

ИТОГИ ТРИДЦАТИ ЛЕТ ИЗУЧЕНИЯ ГЕРПЕТОФАУНЫ КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

История изучения герпетофауны современной территории Кавказского заповедника охватывает более двух столетий, хотя эти исследования до второй половины XX века носили эпизодический характер, и подавляющее большинство исследователей работали на одних и тех же, ограниченных по площади участках заповедника, оставляя без внимания всю остальную территорию. К этим участкам относятся кордоны Киша, Лагерный, Гузерипль, Бабук-Аул, Лаура, Черноречье, Фишт-Оштенский массив, хр. Пастбище Абаго, г. Тыбга, окр. перевала Псеашхо, верховья р. М. Лаба – хр. Аишха, долина р. Мзымта – оз. Кардывач. Этот период герпетологических исследований подробно описан нами ранее (Семагина, Туниев, 2003). По сути, до 80-х годов XX века выходят в свет только три специальные публикации, посвященные герпетофауне заповедника (Красовский, 1933; Бартенев, Резникова, 1935; Орлова, 1973).

В настоящем сообщении подведены итоги трех десятилетий (1977–2007 гг.) изучения автором герпетофауны Кавказского заповедника и сопредельных с ним территорий. За этот период было опубликовано около 200 научных трудов, половина из которых в той или иной степени касалась биоты Кавказского заповедника.

Практически с первых лет фаунистические исследования проводились параллельно с изучением экологии редких видов, занесенных в Красную книгу СССР. В 1983 г. выходит статья «Герпетофауна южной части Кавказского государственного заповедника», где были обобщены все предыдущие материалы и приведен список амфибий и рептилий южного макросклона Главного хребта в заповеднике. Всего перечислено 9 видов амфибий и 16 видов рептилий, из которых соответственно 1 (*Triturus vulgaris lantzi*) и 5 (*Testudo graeca*, *Natrix tessellata*, *Platyiceps najadum*, *Hierophis caspius*, *Zamenis longissimus*) впервые обнаружены непосредственно на заповедной территории.

Одним из наименее изученных видов хвостатых амфибий бывшего СССР являлся малоазиатский тритон (*Triturus vittatus ophryticus*). Исследования биологии размножения вида в Кавказском заповеднике позволили установить наличие ранее не известных у хвостатых амфибий брачных турниров (Туниев, 1981), определить сроки и продолжительность размножения, порционности откладки и развития икры и личинок (Каджая, Туниев, 1981). Позже стало возможным оценить хорологию и экологию вида по всему ареалу в бывшем СССР (Туниев и др., 1986). Материалы, полученные в природе, позволили приступить к разведению в неволе в условиях Московского зоопарка и последующей реинтродукции в Кавказском заповеднике этого уникального вида (Сербинова, Туниев, 1986; Сербинова и др., 1990).

Работы экологической направленности были также посвящены таким видам Красной книги СССР, как эскулапов полоз (*Zamenis longissimus*) (Туниев, 1982), кавказская крестовка (*Pelodytes caucasicus*) (Туниев, 1989).

Обобщение всех собранных автором материалов по хорологии, биологии и экологии редких видов герпетофауны заповедника публикуются в двух обзорных статьях: «Редкие и исчезающие амфибии и рептилии Кавказского заповедника» (Туниев, 1985а) и «Редкие амфибии и рептилии Кавказского биосферного заповедника» (Туниев, 1989б).

Начало комплексных стационарных исследований в заповеднике с использованием лабораторных анализов почв и воды открыли новую страницу в изучении экологии амфибий и рептилий. Для икры и личинок амфибий были установлены пределы кислотной толерантности воды нерестилищ (Туниев, Береговая, 1986). Стало очевидно, что имеющие различный генезис группы амфибий обладают различной рН-толерантностью. Одновременно анализу подверглась роющая способность амфибий и рептилий в зависимости от структурно-агрегатного состава почв (Туниев, Гутиева, 1987).

В экологических исследованиях особое внимание было уделено симпатрическим видам. Анализ экологических взаимоотношений симпатриантов в конечном итоге неразрывно связан с концепцией «экологической ниши» (Pianka and all, 1979; Ананьева, 1981, Пианка, 1981): чем выше степень симпатрии, тем интереснее анализ эволюции и коадаптации видов в данном сообществе. В бывшем СССР наиболее представительные батрахокомплексы были известны в Закарпатье и Западном Закавказье. В тисосамшитовой роще Кавказского заповедника совместно обитают 8 видов амфибий. Высокая степень симпатрии амфибий на ограниченной территории рощи (302 га), наряду с неравномерностью распределения видов явились основой для стационарного исследования (Tuniyev, 1985; Туниев, Береговая, 1986). По мнению Э. Пианки (Pianka et al., 1979; Пианка, 1981) разнообразие видов возникает вследствие их разделения и замещения в трех главных размерностях ниш, а в зависимости от них видовые различия комбинируются в определенных сочетаниях, устраняющих конкуренцию. У изученных нами видов амфибий были обнаружены биотопическая (включая выбор мест размножения, летние станции, зимовки), сезонная, суточная, пищевая и др. изоляции. Усиливающими конкуренцию факторами являются: 1) перекрывание по сезонному и суточному использованию общих ресурсов; 2) перекрывание пищевых ресурсов; 3) хищничество на разных этапах развития. На восточном склоне г. Ахун определяющим фактором обитания и размножения амфибий является гидрологический режим: на стационарных площадках со сравнительно устойчивым гидрологическим режимом отмечено наибольшее количество амфибий. Существенным фактором является температурный режим водоемов, определяющий распределение видов по участкам и оказывающий определяющее влияние на сроки размножения. На наличие видов существенно влияют рельеф и освещенность. По химическому составу и содержанию основных компонентов и биогенных веществ – все стационарные водоемы были однотипны (Туниев, Береговая, 1986; Tuniyev, Beregovaya, 1993).

В 90-х годах XX века были продолжены интенсивные хорологические исследования как на территории заповедника, так и по всему Кавказскому перешейку. В результате существенно расширились представления об ареалах кавказских представителей амфибий и рептилий (Туниев, 1985б) и была заложена база для

таксономических ревизий. Кроме того, накопленные материалы были использованы для пересмотра существующих представлений о природоохранном статусе видов и развития эконета в регионе.

Результатом первого десятилетия изучения герпетофауны автором явилась кандидатская диссертация «Герпетофауна Кавказского государственного заповедника. Эколого-систематический анализ» (Туниев, 1987). На территории Кавказского заповедника было выявлено обитание 9 видов амфибий и 18 видов рептилий, из которых соответственно 1 (обыкновенный тритон) и 6 (болотная и средиземноморская черепахи, желтопузик, водяной уж, оливковый и каспийский полозы) указывались впервые. Также впервые для заповедника приводилась грузинская прыткая ящерица (*Lacerta agilis grusinica*). В результате ревизии таксономического положения ряда форм из заповедника были описаны: новый вид ужа – *Natrix megalcephala* Orlov et Tunijev, 1986 (Орлов Туниев, 1986а; Orlov, Tuniyev, 1992; 1999), новый подвид черепахи – *Testudo graeca nikolskii* Sckhikvadze, Tunijev, 1986 (Чхиквадзе, Туниев, 1986); восстановлена видовая самостоятельность *Bufo verrucosissimus* (Pall., 1811), представленной в заповеднике номинативным подвидом и подвидом *B. v. turowi* Krasovsky, 1933 (Орлова, Туниев, 1989); восстановлена таксономическая самостоятельность гадюки Динника – *Pelias dimmiki* (Nikolsky, 1913) (Ведмедеря и др., 1986; Орлов Туниев, 1986б; Orlov, Tuniyev, 1990); установлены принадлежность веретениц Кавказа номинативному подвиду и невалидность колхидского подвида (Туниев, 2001а), принадлежность желтопузиков с Черноморского побережья Кавказа к западному подвиду *Pseudopus apodus thracicus* (Obst, 1978).

В диссертационной работе были также сделаны важные экологические обобщения: 1. Для большинства видов герпетофауны заповедника выявлены оптимумы высокого распространения. Для видов, обитающих в сходных экологических условиях и одном высотном поясе, отмечено совпадение сезонных циклов биологических процессов; 2. На южном макросклоне Главного Кавказского хребта у амфибий и рептилий отмечено увеличение продолжительности активного периода на 1–1,5 месяца, по сравнению с таковым на северном, вместе с тем, на Черноморском побережье Кавказа для ряда видов отмечена круглогодичная активность с различными по продолжительности диапаузами в холодный период года (все тритоны, лягушки, колхидская жаба, личинки крестовок, веретеница ломкая, луговая и скальная ящерицы, эскулапов полоз); 3. Для ряда видов с сумеречной и ночной активностью (малоазиатская лягушка, веретеница ломкая, квакша Шелковникова) на верхнем пределе высотного распространения отмечена инверсия суточной активности на дневную; 4. Для амфибий и рептилий заповедника, встречающихся на обоих склонах Кавказа, отмечена общая закономерность увеличения размеров тела с подъемом в горы; 5. У ряда видов с большой высотной амплитудой распространения (обыкновенный тритон, медянка) по основным признакам морфометрии в высокогорье отмечен половой диморфизм, отсутствующий в предгорных популяциях.

Зоогеографический анализ герпетофауны Кавказского заповедника и его окрестностей (Туниев, 1994а) показал, что эта фауна подразделяется на 4 эколого-географические группы: восточно-средиземноморскую (22,6%) с Балкано-Крымско-Кавказским типом ареала, распространение которой на Западном Кавказе приурочено

к сухим с годовой суммой температур свыше 5000⁰ предгорьям до 200–300 м над у. м; колхидскую (32,2%), с основным ядром распространения в Западном Закавказье и тремя более мелкими рефугиумами (Бело-Лабинский, Боржомский и Кахетинский), ареал которых лежит внутри районов с изотермой января – 3⁰С с изогией 800 мм; кавказскую (19,3%) с более широкими очертаниями ареала на Кавказском перешейке, не выходящими за пределы мезофильных лесных и горно-луговых формаций, и европейскую (25,8%).

В схеме зоогеографического районирования Кавказа территория Кавказского заповедника расположена в Восточно-Средиземноморской подобласти Средиземноморской области и включает 25 участков 6 районов 4 округов 3 провинций соответственно: Крымско-Новороссийской – 1, Колхидской и Кавказской – по 12 (Туниев, 1994а).

Отдельно следует выделить работы, направленные на сохранение биоразнообразия амфибий и рептилий и совершенствование сети природоохранных территорий западной части Кавказского перешейка. Оценка современного состояния охраны амфибий и рептилий в Кавказском заповеднике (Туниев, 1986) показала невозможность длительного сохранения на его территории ряда угнетенных предгорных видов, в том числе кавказской гадюки, оливкового и каспийского полозов, средиземноморской и болотной черепах и др. Поиск мест с высоким представительством перечисленных видов завершился рекомендациями по выделению особо охраняемых участков и памятников природы района Сочи (Туниев, Лебедева, 1986; Туниев и др., 1988). Эти участки представляли основу первого зонирования Сочинского национального парка.

Специальные работы отражали стратегию сохранения герпетофауны Кавказского заповедника (Туниев, 1986), ящериц Черноморского побережья Кавказа (Туніуев, 1992а), герпетофауны бассейнов малых рек Сочи (Туниев, 1992), герпетофауны Черноморского побережья Кавказа (Туниев, 1991), Западного Закавказья (Туніуев, 1992b; Туніуев, Nilson, 1993; 1995), Западного Кавказа (Туниев, Тимухин, 1999) или Северо-Кавказского экорегиона в целом (Крохмаль, Туниев, 2003). Более двух десятилетий шли тщетные попытки обратить внимание научной общественности на единственные в РФ ландшафты понтийских болот Имеретинской низменности Адлерского района Сочи (Лебедева, Туниев, 1995; Туниев, Лебедева, 1995; Туниев, 2003а). Продолжался сбор материалов по редким и исчезающим видам герпетофауны Краснодарского края и Республики Адыгея (Туниев, Тимухин, 2002), критическому анализу подверглась Красная книга Краснодарского края (1994) и были даны рекомендации ко второму изданию Красной книги Краснодарского края (Туниев, 1996; Туниев, 2007а).

Позже, весь обширный пласт материалов по редким видам амфибий и рептилий нашел свое отражение на страницах Красных книг Республики Адыгея (Туниев, 2000а,б), Российской Федерации (Туниев, 2001б), Краснодарского края (Туниев, Туниев, в печати).

На исходе второго десятилетия работы в Кавказском заповеднике, в 1995 г., автором защищается докторская диссертация «Герпетофауна гор альпийской складчатости Кавказа и Средней Азии». Положение альпид Кавказа и Средней

Азии в схеме биогеографического разделения Палеарктики оставалось дискуссионным. Их самостоятельность в формировании самобытной флоры и фауны, либо принадлежность к смежным областям Европы, Передней и Центральной Азии, по-разному трактовались в литературе. Учитывая факт отсутствия целостного эколого-фаунистического и зоогеографического анализа герпетофауны гор альпийской складчатости Кавказа и Средней Азии, как составных отрезков восточного сектора Древнего Средиземья, была предпринята попытка восполнить имеющийся пробел. В широком смысле возникали такие вопросы, как идентификация и таксономический анализ фауны, определение основных типов ареалов представителей герпетофауны в альпидах Кавказа и Средней Азии, анализ исторического происхождения этих ареалов и попытка выявления факторов, определяющих современное распространение этих видов. Весь круг вопросов замыкался на определении: являются ли фауны амфибий и рептилий этих, по сути, краевых хребтов Древнего Средиземья единым образованием, либо они представляют продукты независимого становления. Вопросы общности и оригинальности герпетофауны каждой из перечисленных горных стран и их взаимного влияния имели общетеоретическое значение для понимания генезиса ландшафтов и фаун не только гор альпийской складчатости юга бывшего СССР, но и обширных прилегающих районов Европы, Передней, Средней и Центральной Азии (Tuniyev, 1998a).

Одним из центральных разделов докторской диссертации являлась таксономическая ревизия щиткоголовых гадюк комплекса *Pelias kaznakovi* и *Pelias ursinii* на Кавказе (Ведмедеря и др., 1986; Орлов, Туниев, 1986б; Orlov, Tuniyev, 1990). В конце XX века осуществлялось совместное изучение таксономии гадюк Кавказа, Армянского нагорья и Копетдага автором, российским герпетологом Н.Л. Орловым, шведскими герпетологами Ё. Нильсоном и К. Андреном, при участии специалиста из Института генетики Упсальского университета М. Хоггрена (Hoggren et al, 1993; Nilson et al, 1994; 1995; Tuniyev et al, 1997).

Н.Л. Орлов и Б.С. Туниев (1986б; 2005а,б) считали, что *P. kaznakovi* объединяет, по крайней мере, три близкородственных вида, распространенных преимущественно в западной части Кавказского перешейка: *Pelias kaznakovi* (Nikolsky, 1909) в Колхиде и предгорьях Северо-Западного Кавказа, *P. dimmiki* (Nikolsky, 1913) в высокогорье Большого Кавказа и *P. darevskii* (Vedmederja, Orlov & Tuniyev, 1986) в Мокрых горах Армении. Все три вида хорошо различимы по своей морфологии и экологии (Ведмедеря и др., 1986; Орлов и Туниев, 1986б; Orlov, Tuniyev, 1990; 2005а; 2005б). Накопленный материал последних лет с территории семиаридной части Черноморского побережья Кавказа (Крымско-Новороссийская провинция Средиземноморской области) и ряда локалитетов Скалистого хребта позволил придти к заключению о наличии трех самостоятельных видов «kaznakovi» – комплекса в пределах ареала *Pelias kaznakovi*: *Pelias kaznakovi*, *P. orlovi* с крайней северо-западной части Большого Кавказа, *P. magnifica* – со Скалистого хребта в пределах Краснодарского края и Республики Адыгея (Tuniyev, Ostrovskikh, 2002).

В комплексе степной гадюки был описан новый вид из семиаридных котловин среднегорий Северного Кавказа – *Pelias lotievi* (Nilson, Tuniyev, Orlov, Hoggren, Andren, 1995) и возведены в ранг самостоятельных видов *Pelias renardi*,

Pelias ursinii, *Pelias eriwanensis* (Nilson et al, 1995). Позже видовой состав всех щиткоголовых гадюк Кавказа и их природоохранный статус были рассмотрены Б.С. Туниевым (2002).

На рубеже двух столетий предметом особого внимания вновь становятся биогеографические исследования. Был описан мезофильный Колхидский центр видообразования амфибий и рептилий с тремя небольшими рефугиумами за его пределами (Туниев, 1990а; Tuniyev, 1990). Изучение экологии представителей герпетофауны Западного Кавказа, их современного распространения и распределения с привлечением литературы по сопредельным странам, а также оценка фитоландшафтных условий рассматриваемого региона и антропогенных изменений биоценозов позволили выделить эколого-географические группы представителей герпетофауны с достаточно чёткими современными границами их ареалов. Для колхидских видов отмечались такие характерные черты, как древность (сохранение с третичного периода), автохтонность, широкая изменчивость, для ряда видов – угнетённость (*Pelias kaznakovi*, *Darevskia clarkorum*, *Lacerta agilis grusimica*), наличие северо-колхидского известнякового и южно-колхидского вулканического центров формирования узкоэндемичных форм. У рептилий отмечена общая тенденция к меланизму, а у амфибии – предпочтительность к низкотемпературным порогам размножения, что является адаптивными признаками, приобретёнными в ледниковый период.

Позже были уточнены и подробно описаны границы Колхидской биогеографической провинции (Tuniyev, 1997; Туниев, 1998). Ценозы колхидского типа, т.е. насыщенные мезофильными колхидского корня реликтами третичного периода, представлены достаточно широко на обоих склонах Большого Кавказа, в западной части Малого Кавказа и на северном побережье Анатолии. Однако если брать за основу секторальный многопоясный подход, просматриваются значительные различия в композиции высотно-экологических поясов различных районов Кавказского перешейка и Понтийского хребта. Парадоксально, но собственно Колхидская (Рионская) низменность бедна эндемичными видами и, скорее, представляет эксклав европейской водно-болотной биоты. Причины подобной бедности колхидскими элементами собственно Колхидской низменности кроются в генезисе ландшафтов этой низменности, неоднократно уходившей под воды Понта, а затем и Черного моря, вплоть до плейстоцена включительно. Северо-западная граница Колхиды определяется зоной воздействия зимних северо-западных ветров, влияние которых ощутимо вплоть до долины р. Аше, где уже отсутствуют *Pterocarya pterocarpa*, *Buxus colchica*, *Lacerta agilis grusimica*, *Darevskia derjugini* и многие другие типичные колхидские представители, появляющиеся в соседней долине р. Псецуапсе и распространённые далее к юго-востоку вдоль всей Колхиды. Таким образом, граница Колхидской биогеографической провинции проходит от берега Черного моря по водоразделу рек Аше и Псецуапсе до гребня Главного хребта, затем через вершину Шесси спускается по правобережью реки Пшеха до северной подошвы Скалистого хребта, где тянется на восток, примерно, по линии Черниговское – Каменноостровский – Шедок до р. Малая Лаба, вверх по которой проходит вновь до гребня Главного Кавказского хребта и далее на восток по гребню до Сурамского хребта, охватывая с востока Западное Закавказье, с иррадиациями в ущелье среднего течения реки Кура

до западных склонов Триалетского хребта (Восточное Закавказье) и далее от стыка Арсианского и Шавшетского хребтов на юг по гребню последнего до р. Чорох, с захватом ее левобережья до Артвина включительно, а по черноморскому склону Понтийского хребта граница продолжается вдоль гребня до уровня Сюрмене на западе, где замыкается на берегу Черного моря. Из очерченного контура, по-видимому, следует исключить нижнюю – центральную части Рионской низменности.

Помимо мезофильного центра в рассматриваемом регионе был описан также ксерофильный Черноморский рефугиум средиземноморских видов герпетофауны в статье «On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and its main xerophylous refugia» (Tuniyev, 1996). Их распространение на Черноморском побережье Кавказа приурочено к узкой приморской полосе от Анапы на северо-западе до Сухуми на юго-востоке. Для этого рефугиума характерны черты угасания в силу современного высокого уровня влажности и количества осадков, не позволяющих экспансию средиземноморских видов.

Масштабы воздействия плейстоценового оледенения и сопряжённой с ним подвижки вниз горно-лугового пояса на Северо-Западном Кавказе были рассмотрены на примере двух индикаторных для высокогорья видов – *Darevskia alpina* и *Pelias dinniki*. Наличие этих индикаторных для высокогорья видов далеко в отрыве от основных ареалов является косвенным подтверждением бывшего сплошного простиранья субальпийских лугов до ближайших окрестностей Туапсе и Сочи (гг. Наужи, Сахарная и др.). В свою очередь, отсутствие западнокавказской ящерицы к западу от вершины Фишт свидетельствует о значительных экспансиях лесной растительности в голоцене, приведшей к замещению западнокавказской ящерицы близкими в систематическом и экологическом планах видами и сегодня населяющими луговые вершины Черноморской цепи (Туниев, 2000а).

Давая общую оценку воздействия плейстоценовых оледенений на герпетофауну Западного и Центрального Кавказа, укажем: 1) сокращение количества видов и лимитирование ареалов сохранившихся видов до серии локальных рефугиумов на обоих макросклонах Главного хребта; 2) накопление оригинальных признаков в конкретных условиях микрорефугиумов с последующим становлением обособленных географических форм (подвидов) на противоположных склонах Западно-Центрального Кавказа; 3) возникновение перигляциального центра неозндемизма высокогорных видов рептилий; 4) изменение особенностей биологии размножения автохтонных колхидских видов амфибий в направлении микротермного предпочтения (Туниев, 1994).

Голоценовое потепление на Западном Кавказе дало возможность: 1) выходу колхидских видов из отдельных микро-рефугиумов и восстановлению значительной части доплейстоценовых ареалов; 2) сокращению и дизъюнкции на западе и расширению в центральных районах ареалов высокогорных видов; 3) на северном макросклоне проникновению по долинам крупных рек в предгорья европейских степных видов, а на Черноморском побережье Кавказа и восточно-средиземноморских видов амфибий и рептилий (Туниев, 1994).

С биогеографическими исследованиями тесно соприкасались вопросы экологии и изменчивости видов. Анализ географической изменчивости трех видов тритонов

Западного Кавказа (*Triturus vittatus ophryticus*, *T. karelinii*, *T. vulgaris lantzi*) показал неоднозначность направленности микроэволюционных процессов в их популяциях (Tuniyev, 1994). *T. vulgaris lantzi* и *T. vittatus ophryticus* имеют ряд общих черт как в тенденциях морфологической изменчивости, так и в современной хорологии на Кавказском перешейке. Напротив, *T. karelinii* по этим показателям выпадает в сторону и характеризуется своими уникальными особенностями. Полученные результаты свидетельствуют о наличии двух тенденций в изменчивости *T. vulgaris* на Западном Кавказе: широтной и высотной. Широтная изменчивость представлена в основном увеличением размеров животных, пропорций тела и конечностей с севера на юг, от предгорий Западного Предкавказья к приморским амфитеатровым холмам Черноморского побережья Кавказа. Высотная изменчивость в целом показывает увеличение размеров *T. vulgaris* с подъёмом в горы, причём эта закономерность характерна для представителей обоих склонов Западного Кавказа. Характер изменчивости популяций *T. vittatus ophryticus* несколько отличается от такового у предыдущего вида. В целом для *T. vittatus* возможно отметить совпадение широтной и высотной изменчивости, выраженной в наличии наиболее крупных животных в среднегорье Главного Кавказского хребта, восточнее г. Чугуш, во всех направлениях от которого животные мельчают. *Triturus karelinii* отличается слабой дифференциацией морфологических признаков в различных популяциях на Западном Кавказе, чему могло способствовать позднее голоценовое вселение вида вместе с другими представителями средиземноморской фауны, как, например, *Pseudopus apodus*, *Testudo graeca*, *Platyceps najadum* и др. (Tuniyev, 1994).

Для гадюки Динника в верховье р. Мзымта был описан фенетический полиморфизм (Туниев, 1990б) и рассмотрена термобиология дифференциально для четырех морф, с обсуждением эволюционных аспектов формирования полиморфизма вида (Tuniyev, Volcik, 1990). Также впервые были приведены материалы по ночной активности рептилий, традиционно считавшихся исключительно дневными видами, в том числе *Natrix natrix*, *Natrix tessellata*, *Lacerta agilis grusinica* из различных районов Западного Кавказа (Туниев, 2001в).

Еще более интересные результаты были получены при обобщении тридцатилетних наблюдений за высокогорными змеями в природе и в террариуме Кавказского заповедника. Понятно, что становление облигатных ореофилов в условиях высокогорья было направлено в первую очередь на выработку специфических стратегий размножения, как основных механизмов, поддерживающих репродуктивную способность видов. У ряда беременных самок гадюки Динника в террариуме отмечалось позднее рождение молодых: в последней декаде сентября – первой декаде ноября. Самки гадюк в природе не имели возможности родить молодых в этот период и должны были уйти на зимовку беременными, что подтверждалось встречами недавно рожденных сеголеток *Pelias dinniki* в природе в конце июня – начале июля. Отмеченная способность самок *Pelias dinniki* перезимовывать беременными не несет массового характера, но отмечается регулярно. Другая интересная особенность в размножении высокогорных змей – способность повторно приносить потомство спустя год от последнего спаривания. Это наблюдалось нами при содержании в террариуме *Pelias dinniki* и *Natrix natrix persa*. Возможность безсамцового размно-

жения змей в высокогорье Кавказа могло отражать либо наличие партеногенеза, либо длительного сохранения жизнеспособной спермы, либо задержку развития оплодотворенных яйцеклеток. Партеногенез нами исключается, по крайней мере, для рассматриваемых видов, поскольку известно, что и *Pelias dinniki* и *Natrix natrix* – обоеполые виды с достаточно высокой плотностью популяций. Без специального гистологического анализа невозможно ответить на вопрос, является ли рождение потомства без спаривания результатом сохранения спермы в организме самки, либо завершением развития оплодотворенных год назад при спаривании яйцеклеток. В любом случае, и возможность сохранения беременности в период зимовки и способность приносить потомство без спаривания – уникальные черты в стратегии размножения высокогорных змей Кавказа, приобретенные ими в гляциальный период в ходе автохтонного развития в верхних поясах гор (Туниев, 2007б).

Глобальное потепление и изменение термического режима летних месяцев отразились на рептилиях Западного Кавказа, проявившись в пульсации их ареалов: мезофильные виды стали сокращать область распространения, тогда как ксерофильные виды проявили тенденции к экспансии ареала (Туниев, 2003б).

Наконец в последнее десятилетие изучения герпетофауны заповедника проводились уточнение региональных фаун не только в границах Кавказского заповедника (Туниев, 1999), но и сопредельных территорий (Туниев, 2004; Туниев, Туниев, 2006а; 2006б), или отдельных изолированных горных массивов. В частности, были рассмотрены видовой состав и современное распределение герпетофауны западного форпоста высокогорных ландшафтов Кавказа – Фишт-Оштенского массива и Лагонакского нагорья. Прослежены восстановительные процессы герпетокомплексов после возвращения данной территории в состав Кавказского заповедника. Отмечены уникальные биогеографические особенности рассматриваемого района и высокое представительство редких и исчезающих видов (Туниев, Туниев, 2006в).

Эти региональные работы во многом определялись монографическими описаниями герпетофауны бывшего СССР, с учетом всех новейших изменений в систематике и понимании объемов таксонов. К их числу относится и работа «A systematic List of Amphibians from the Alpides of the Caucasus and Middle Asia, with comments on their taxonomy» (Tuniyev, 1998b).

Завершая обзор тридцатилетних исследований герпетофауны Кавказского заповедника, отметим, что выявленный состав амфибий представлен 9 видами, рептилий – 22 видами. Из них практически исчезли оба вида черепах, но добавились новые виды рептилий (табл.). В Красном списке МСОП (IUCN) значится 11 видов, в Красных книгах РФ – 9, Краснодарского края – 21, Республики Адыгея – 12, Карачаево-Черкесской республики – 3.

Из редких видов, внесенных в Красные книги различного ранга, пока не вызывает опасения состояние популяций малоазиатского и обыкновенного тритонов, кавказской крестовки, колхидской жабы, западнокавказской ящерицы и гадюки Динника. Для сохранения большинства остальных видов необходимо присоединение к заповеднику предгорных территорий в междуречье Белой – М. Лабы (особенно участок Малого Бамбака с балкой Капустина), разведение в питомниках с последующей реинтродукцией. Вдоль южных границ заповедника отчасти этот вопрос был

решен при проведении последнего зонирования Сочинского национального парка, когда все представительные участки обитания редких видов герпетофауны были включены в состав заповедной и особо охраняемой зон (Комин и др., 2007).

Кавказский заповедник является основным резерватом гадюки Динника и единственным местом обитания реликтовой гадюки: сохранение этих видов во многом зависит именно от заповедника. Слабые стороны охраны амфибий и рептилий по-прежнему связаны как с несоответствием границ заповедника его роли эталонного участка биосферы, так и сохраняющейся косностью в подходе к охране амфибий и рептилий.

Таблица

Видовой состав и созологический статус герпетофауны
Кавказского заповедника

№	Вид	Красный список МСОП	Красная книга РФ	Красная книга КК	Красная книга РА	Красная книга КЧР	Статус
1	Малоазиатский тритон – <i>Triturus vittatus</i>	-	+	+	+	+	3
2	Тритон Карелина – <i>Triturus karelinii</i>	+	+	+	+	-	1
3	Тритон Ланца – <i>Triturus vulgaris lantzi</i>	-	+	+	+	-	3
4	Колхидская жаба - <i>Bufo verrucosissimus</i>	+	+	+	+	-	2
5	Зеленая жаба – <i>Bufo viridis</i>	-	-	-	-	-	1
6	Кавказская крестовка – <i>Pelodytes caucasicus</i>	+	+	+	+	+	3
7	Квакша Шелковникова – <i>Hyla arborea schelkownikowi</i>	-	-	-	-	-	3
8	Малоазиатская лягушка – <i>Rana macrocnemis</i>	+	Прил.	+	-	-	3
9	Озерная лягушка – <i>Rana ridibunda</i>	-	-	-	-	-	3
10	Черепаша Никольского – <i>Testudo graeca nikolskii</i>	+	+	+	-	-	0
11	Болотная черепаха – <i>Emys orbicularis</i>	+	-	+	+	-	0
12	Желтопузик – <i>Pseudopus apodus</i>	-	-	+	-	-	0

13	Веретеница ломкая – <i>Anguis fragilis</i>	-	-	-	-	-	3
14	Прыткая ящерица – <i>Lacerta agilis</i>	-	Прил.*	+	-	-	1
15	Луговая ящерица – <i>Darevskia praticola</i>	-	-	-	-	-	3
16	Артвинская ящерица – <i>Darevskia derjugini</i>	-	-	+	+	-	3
17	Ящерица Браунера – <i>Darevskia brauneri</i>	-	-	-	-	-	3
18	Скальная ящерица – <i>Darevskia saxicola</i>	-	-	-	-	-	3
19	Западнокавказская ящерица – <i>Darevskia alpina</i>	+	-	+	+	-	3
20	Сванская ящерица – <i>Darevskia rudis svanetica</i>	-	-	+	-	-	2
21	Медянка – <i>Coronella austriaca</i>	-	-	-	-	-	3
22	Обыкновенный уж – <i>Natrix natrix</i>	-	-	-	-	-	2
23	Водяной уж – <i>Natrix tessellata</i>	-	-	-	-	-	2
24	Колхидский уж – <i>Natrix megaloccephala</i>	+	-	+	+	-	2
25	Каспийский полоз – <i>Hierophis caspius</i>	-	Прил.*	+	+	-	1
26	Оливковый полоз – <i>Platyceps najadum</i>	-	Прил.*	+	-	-	1
27	Эскулапов полоз – <i>Zamenis longissimus</i>	-	+	+	-	-	2
28	Гадюка Динника – <i>Pelias dinniki</i>	+	+	+	+	-	3
29	Гадюка Казнакова – <i>Pelias kaznakovi</i>	+	+	+	+	+	1
30	Гадюка Лотиева – <i>Pelias lotievi</i>	-	-	+	-	-	2
31	Гадюка реликтовая – <i>Pelias magnifica</i>	+	-	+	-	-	1

Примечания: КК – Краснодарский край; РА – Республика Адыгея; КЧР – Карачасво-Черкесская республика; + вид внесен; - вид отсутствует; Прил. – приложение Красной книги РФ; * – один из подвидов; 0 – в заповеднике, по-видимому, исчез; 1 – в заповеднике находится под угрозой исчезновения; 2 – в заповеднике состояние стабильно критическое; 3 – в заповеднике обычен.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьева, Н.Б., 1981. К изучению симпатрических видов (на примере рептилий) / Н.Б. Ананьева. – В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. АН СССР. – С. 15–26.
- Бартенев, А. Материалы по фауне амфибий и рептилий западной и центральной части Кавказского государственного заповедника / А. Бартенев, М. Резникова // Бюлл. музея Грузии. – 1935. – Т. 8. – С. 11–42.
- Ведмедеря, В.И. Систематика гадюк комплекса *Vipera kaznakowi* / В.И. Ведмедеря, Н.Л. Орлов, Б.С. Туниев // Труды Зоол. Ин-та АН СССР. – 1986. – Т. 157. – С. 55–61.
- Каждая, Т.Л. К биологии размножения малоазиатского тритона на Западном Кавказе / Т.Л. Каждая, Б.С. Туниев // Вопросы герпетологии. – Вып. 5. – Л.: Наука, 1981. – С. 61–62.
- Комин, Г.Е. Функциональное зонирование территории Сочинского национального парка / Г.Е. Комин, А.А. Семиколоснов, Б.С. Туниев // 170 лет со дня рождения основателя Сочинского «Дедрария» Сергея Николаевича Худскова. – Сочи, 2007. – С. 98–101.
- Красная книга Краснодарского края. – Краснодарское кн. изд. 1994. – 285 с.
- Красовский, Д. Материалы к познанию фауны рептилий и амфибий Кавказского государственного заповедника / Д. Красовский // Изв. 2-го Сев.-Кав. пед. ин-та, 1933. – Т. 6. – С. 89–95.
- Крохмаль, А.Г. Состояние и перспективы развития особо охраняемых природных территорий Северо-Кавказского экорегиона / А.Г. Крохмаль, Б.С. Туниев // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. – Ростов-на-Дону, 2003. – Вып. 17. – С. 46–57.
- Лебедева, А.А. Уникальные экосистемы приморской литорали Имеретинской бухты / А.А. Лебедева, Б.С. Туниев // Актуальные вопросы экологии и охраны природы водных экосистем и сопредельных территорий. – Краснодар, 1995. – С. 61–64.
- Орлов, Н.Л. Новый вид ужа *Natrix megalcephala* sp. nov. с Кавказа (Ophidia: Colubridae) / Н.Л. Орлов, Б.С. Туниев. – Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, 1986а. – Т. 158. – С. 116–130.
- Орлов, Н.Л. Современные ареалы, возможные пути их формирования и филогения трех видов гадюк евро-сибирской группы комплекса *Vipera kaznakowi* на Кавказе / Н.Л. Орлов, Б.С. Туниев // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1986б. – Т. 157. – С. 107–135.
- Орлова, В.Ф. Герпетофауна северной части Кавказского государственного заповедника / В.Ф. Орлова // Вестник зоологии, 1973. – № 2. – С. 61–65.
- Орлова, В.Ф., 1989. К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas)(Amphibia, Anura, Bufonidae) / В.Ф. Орлова, Б.С. Туниев // Бюлл. МОИП. – Т. 94. – вып. 3. – С. 13–24.
- Пианка, Э. Эволюционная экология / Э.М. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 357 с.
- Семагина, Р.Н. Научные исследования в Кавказском заповеднике за 80 лет / Р.Н. Семагина, Б.С. Туниев // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. – Ростов-на-Дону, 2003. – Вып. 17. – С. 7–45.
- Сербинова, И.А. Содержание, разведение и реинтродукция малоазиатского тритона (*Triturus vittatus* Jen.) / И.А. Сербинова, Б.С. Туниев // Первое Всесоюзное совещание по проблемам зоокультуры. – М., 1986. – С. 147–151.
- Сербинова, И.А. Создание поддерживаемой в искусственных условиях популяции малоазиатского тритона (*Triturus vittatus ophryticus*, 1846) / И.А. Сербинова, Б.С. Туниев, В.К. Утешев, О.И. Щубравый, Б.Ф. Гончаров // Зоокультура амфибий. – М., 1990. – С. 75–81.
- Туниев, Б.С. К размножению малоазиатского тритона / Б.С. Туниев // Вестник зоологии. – № 2. – 1981. – С. 69–70.
- Туниев, Б.С. Эскулапов полоз / Б.С. Туниев // Биология в школе. – № 2. – 1982. – С. 79–80.
- Туниев, Б.С. Герпетофауна южной части Кавказского государственного заповедника / Б.С. Туниев // Охрана реликтовой растительности и животного мира Северо-Западного Кавказа. – Л., 1983. – С. 84–94.
- Тунисв, Б.С. Редкие и исчезающие амфибии и рептилии Кавказского заповедника / Б.С. Туниев // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. – Ростов-на-Дону: изд. РГУ, 1985а. – С. 104–116.

- Туниев, Б.С., Новые находки амфибий и рептилий на Кавказе / Б.С. Туниев // Вопросы герпетологии, вып.6, Л., Наука, 1985б. – с. 213 - 214.
- Туниев, Б.С. Современное состояние охраны амфибий и рептилий в Кавказском заповеднике / Б.С. Туниев // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. ч. II. – 1986. – С. 217–219.
- Туниев, Б.С. Герпетологическая фауна Кавказского заповедника. Эколого-систематический анализ / Б.С. Туниев // Автореферат дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. – 1987. – 21 с.
- Туниев, Б.С. Распространение, биология и экология кавказской крестовки на Западном Кавказе / Б.С. Туниев // Вопросы герпетологии. – вып. 7. – Киев : Наукова Думка, 1989а. – С. 159–160.
- Туниев, Б.С. Редкие амфибии и рептилии Кавказского биосферного заповедника / Б.С. Туниев // Редкие и нуждающиеся в охране животные. – М. : Изд. ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1989б. – С. 96–101.
- Туниев, Б.С. Герпетофауна уникальных колхидских лесов и ее современные рефугиумы / Б.С. Туниев // Почвенно-биогеоценологические исследования на Северо-Западном Кавказе. – Пушкино, 1990а. – С. 55–70.
- Туниев, Б.С., Фенетический полиморфизм гадюки Динника в верховье р. Мзымты / Б.С. Туниев // Фенетика природных популяций. – М., 1990б. – С. 281–282.
- Туниев, Б.С., Современное состояние и перспективы охраны герпетофауны Черноморского побережья Кавказа / Б.С. Туниев // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем Черноморского побережья. – ч. 2. – 1991. – С. 238–241.
- Туниев, Б.С. Пути сохранения герпетофауны в бассейнах малых рек курорта Сочи / Б.С. Туниев // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем малых рек. – Краснодар, 1992. – С. 210–211.
- Туниев, Б.С., Зоогеографический анализ герпетофауны Кавказского государственного заповедника и герпетогеографическое районирование его территории / Б.С. Туниев // Итоги изучения природных экосистем Кавказского биосферного заповедника. – Вып. 15. – Сочи, 1994а. – С. 159–173.
- Туниев, Б.С. О четвертичных изменениях состава и распределения герпетофауны северо-западного Кавказа / Б.С. Туниев // Итоги и перспективы экологического мониторинга в заповедниках. – Сочи, 1994б. – С. 170–173.
- Туниев, Б.С. Герпетофауна гор альпийской складчатости Кавказа и Средней Азии / Б.С. Туниев // Автореферат дисс. на соиск. уч. степ. д.б.н. – Санкт-Петербург, 1995. – 44 с.
- Туниев, Б.С. Редкие и исчезающие представители герпетофауны Краснодарского края и республики Адыгея / Б.С. Туниев // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных и центральных регионов России. – Краснодар, 1996. – С. 140–141.
- Туниев, Б.С. О границах Колхидской биогеографической провинции / Б.С. Туниев // Тезисы XI Межреспубликанской научно-практ. конференции. – Краснодар, 1998. – С. 80–82.
- Туниев, Б.С. Земноводные и пресмыкающиеся / Б.С. Туниев // Флора и фауна заповедников. Фауна Кавказского заповедника. – М., 1999. – С. 43–53.
- Туниев, Б.С., Биогеографические особенности герпетофауны Лазаревского района / Б.С. Туниев // Материалы четвертой научно-практической конференции Майкопского государственного технологического института «Организмы, популяции, экосистемы». – Майкоп, 2000а. – С. 103–104.
- Туниев, Б.С., Земноводные Amphibia / Б.С. Туниев // В кн. Красная книга Республики Адыгея. – Майкоп, 2000б. – С. 305–310.
- Туниев, Б.С. Пресмыкающиеся Reptilia / Б.С. Туниев // В кн. Красная книга Республики Адыгея. Майкоп, 2000в. – С. 313–320.
- Туниев, Б.С. О валидности колхидской веретеницы (*Anguis fragilis colchicus* (Nordmann, 1840)). / Б.С. Туниев // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2001а. – С. 144–146.
- Туниев, Б.С. (Очерки по малоазийскому тритону, тритону Карелина, сирийской чесночнице, эскулапову полозу, гадюке Динника, гадюке Казнакова) / Б.С. Туниев // В кн. Красная книга Российской Федерации (животные), 2001. – М. : АСТ, 2001б. – 862 с.

- Туниев, Б.С. Ночная активность рептилий Западного Кавказа / Б.С. Туниев // Материалы научно-практической конференции (V Неделя науки МГПИ). – Майкоп, 2001в. – С. 229–30.
- Туниев, Б.С. Щитоголовые гадюки Кавказа / Б.С. Туниев // Биологическое разнообразие Кавказа. – Сухум, 2002. – С. 288–294.
- Туниев, Б.С. Современное состояние колхидских болот Имеретинской низменности в Адлере. / Б.С. Туниев // Современные проблемы охраны и рационального использования водно-болотных угодий и их разнообразия в новых независимых государствах Европы. – Ереван, 2003а. – С. 49.
- Туниев, Б.С. Современная пульсация ареалов ящериц на Северо-Западном Кавказе / Б.С. Туниев // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2003б. – С. 86–88.
- Туниев, Б.С. Герпетофауна известняковых массивов междуречья Псоу – Бзыбь в Абхазии / Б.С. Туниев // Биологическое разнообразие Кавказа. – Сухум, 2004.
- Туниев, Б.С. Природоохранный статус гадюк «*kaznakovi*»-комплекса Краснодарского края / Б.С. Туниев // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2007а. – С. 65–67.
- Туниев, Б.С. Стратегия размножения змей высокогорья Кавказа / Б.С. Туниев // Вопросы герпетологии. Пушино-на-Оке. – Санкт-Петербург, 2007б. – С. 388–394.
- Туниев, Б.С. О распространении и экологии малоазиатского тритона, *Triturus vittatus* (Jenyns, 1835) / Б.С. Туниев, М.А. Бакрадзе, С.Ю. Береговая // Труды Зоол. Ин-та АН СССР, 1986. – Т. 158. – С. 161–169.
- Туниев, Б.С. Симпатрические амфибии тисосамшитовой роши / Б.С. Туниев, С.Ю. Береговая // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1986. – Т. 157. – С. 136–151.
- Туниев, Б.С. К вопросу о влиянии структурно-агрегатного состава почв на распределение амфибий и рептилий / Б.С. Туниев, Н.М. Гутиева // Проблемы региональной фауны и экологии животных. – Ставрополь, 1987. – С. 76–83.
- Туниев, Б.С. Дополнение к списку памятников природы Большого Сочи // В кн. Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране / Б.С. Туниев, А.А. Лебедева. – Ставрополь, 1986. – С. 70–71.
- Туниев, Б.С. Водно-болотные экосистемы Имеретинской низменности / Б.С. Туниев, А.А. Лебедева // Актуальные вопросы экологии и охраны природы водных экосистем и сопредельных территорий. – Краснодар, 1995. – Ч. 2. – С. 64–67.
- Туниев, Б.С. Рекомендации по выделению особо охраняемых участков и памятников природы района / Б.С. Туниев, А.А. Лебедева, Г.П. Григорьева. – Сочи, 1988. – Ч.1. – 33 с.
- Туниев, Б.С. Основные аспекты сохранения биологического разнообразия Западного Кавказа / Б.С. Туниев, И.Н. Тимухин // Роль заповедников Кавказа в сохранении биоразнообразия природных экосистем. – Сочи, 1999. – С. 15–19.
- Туниев, Б.С. Новые находки редких видов флоры и фауны на Северо-Западном Кавказе: тревога и оптимизм / Б.С. Туниев, И.Н. Тимухин // Актуальные проблемы экологии в условиях современного мира. – Майкоп, 2002. – С. 137–139.
- Туниев, Б.С. Герпетофауна Сочинского национального парка / Б.С. Туниев, С.Б. Туниев // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. Монография. – Москва : Престиж, 2006а. – С. 195–204.
- Туниев, Б.С. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся Сочинского национального парка / Б.С. Туниев, С.Б. Туниев // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, зоологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. Монография. – Москва : Престиж, 2006б. – С. 205–225.
- Туниев, Б.С. Герпетофауны Фишт-Оштенского массива и Лагонакского нагорья Кавказского государственного природного биосферного заповедника / Б.С. Туниев, С.Б. Туниев // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. СНИЦ РАН. – Сочи, 2006в. – С. 193–205.
- Туниев, Б.С. Амфибии. Рептилии / Б.С. Туниев, С.Б. Туниев // В кн. Красная книга Краснодарского края – Изд. 2-е (в печати).

Чхиквадзе, В.М. О систематическом положении современной сухопутной черепахи Западного Закавказья / В.М. Чхиквадзе, Б.С. Туниев // Сообщ. АН Груз. ССР. – т. 124. – № 3. – 1986. – С. 617–620.

Hoggren M., Nilson G., Andren C., Orlov N., Tuniyev B., 1993. Vipers of the Caucasus: Natural History and Systematic Review. // Herpetological Natural History. 1 (2), p. 11–19.

Nilson G., Hoggren M., Tuniyev B., Orlov N., Andren C., 1994. Phylogeny of the vipers of the Caucasus (Reptilia, Viperidae) // Zoologica Scripta. Vol. 23, No. 4, p. 353–360.

Nilson G., Tuniyev B.S., Orlov N., Hoggren M., Andren C., 1995. Systematics of the Vipers of the Caucasus: Polymorphism or Sibling Species? // Asiatic Herpetological Research. Vol. 6, p. 1–26.

Orlov N.L., Tuniyev B.S., 1990. Three Species in the *Vipera kaznakovi* Complex (Euro Siberian Group) in the Caucasus: Their Present Distribution, Possible Genesis, and Phylogeny // Asiatic Herpetological Research. Vol. 3, p. 1–36.

Orlov N., Tuniyev B., 1992. A New Species of Grass Snake, *Natrix megalcephala*, from the Caucasus (Ophidia:Colubridae). // Asiatic Herpetological Research. Vol. 4, p. 42–54.

Orlov N., Tuniyev B., 1999. *Natrix megalcephala* Orlov und Tunijew, 1987 – Grobkopf-Ringelnatter. - In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIA: Schlangen II. Serpentes II: Colubridae (Boiginae, Natricinae). AULA-Verlag, s. 505–512.

Orlov N., Tuniyev B., 2005a. *Vipera (Pelias) dinniki* Nikolskij, 1913 – Dinniks Kaukasusotter. – In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band.3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. AULFA-Verlag GmbH, Wiesbelsheim, s. 311–323.

Orlov N., Tuniyev B., 2005b. *Vipera (Pelias) kaznakovi* Nikolskij, 1909 – Gemeine Kaukasusotter. – In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band.3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. AULFA-Verlag GmbH, Wiesbelsheim, s. 325–341.

Pianka E.R., Hucy R.B. and Lawlor L.R., 1979. Niche Segregation in Desert Lizards.- In: Analysis of Ecological Systems. Ohio Si. Univ. Press, p. 67–115.

Tuniyev B.S., 1985. Sympatric amphibians of the Yew-box Grove. // Abstracts Third Ord. Gen.Meet. SEH, p.118–119.

Tuniyev B.S., 1990. On the Independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile Speciation. // Asiatic Herpetological Research. Vol. 3, p. 67–84.

Tuniyev B.S., 1992a. Conservation of lizards on the Caucasian Black Sea Coast. // Abstr. 1st International Congress on the Lacertids of the Mediterranean basin. P. 25.

Tuniyev B.S., 1992b. Modern Situation and Perspective of the Herpetofauna in the Western Transcaucasia. // First Asian Herpetological Meet. Huangshan, P. 66–67.

Tuniyev B.S., 1994. Peculiarities of variation of the spotted newt *Triturus vulgaris lantzi* Wolt., crested newt *T. cristatus karelinii* Str., and the banded newt *T. vittatus ophryticus* Berth. in the Western Caucasus. // Russian Journal of Herpetology. Vol.1, No.2, p.143–160.

Tuniyev B.S., 1996. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and main xerophylous refugia. // Russian Journal of Herpetology. Vol. 6, p. 95–119.

Tuniyev B.S., 1997. About exact borders of the Colchis biogeographical province. // Russian Journal of Herpetology. Vol. 4, No 2, pp. 182–185.

Tuniyev B., 1998a. Biogeographical status of the Caucasus and Central Asian Alpides. // Abstracts of Third Asian Herpetological Meeting, Almaty, p. 41.

Tuniyev B., 1998b. A Systematic List of Amphibians from the Alpides of the Caucasus and Middle Asia, with Comments on Their Taxonomy. // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 3, pp. 43–75.

Tuniyev B.S., Beregovaya S.Yu., 1993. Sympatric amphibians of the Yew-box Grove, Caucasian State Biosphere Reserve, Sochi, Russia. // Asiatic Herpetological Research. Vol. 5, p.74–84.

Tuniyev B.S., Nilson G., 1993. The present situation and future perspectives on the West Transcaucasian herpetofauna. // Abstract 7th Ord. Gen. Meet. SEH. Barcelona, p. 126.

Tuniyev B.S., Nilson G., 1995. Modern situation and perspective of conservation of the herpetofauna in the Western Transcaucasia. // Scientia Herpetologica. Barcelona, p. 357–360.

Tuniyev B., Orlov N., Nilson G., Andren C., 1997. Vipers of the Caucasus: Taxonomical Considerations. // Abstracts of the Third World Congress of Herpetology. Prague, p. 213.

Tuniyev B.S., Ostrovskikh S.V., 2001. Two new species of vipers of "kazakovi" complex (Ophidia, Viperinae) from the Western Caucasus. // Russian Journal of Herpetology, Vol. 8, No. 2, pp. 117-126

Tuniyev B.S., Volcik S., 1995. On placing and thermobiology of polymorphic population of *Vipera diniki* (Nikolsky, 1913) (Serpentes, Viperidae) at uppermost Mzymta - river valley // Scientia Herpetologica. Barcelona, p. 244-249.