

вып. 3, с. 1-40.

Хохлов А.Н. Современное состояние фауны соколообразных Ставропольского края и Карачаево-Черкесии. // Хищные птицы и совы Северного Кавказа. Тр. Тебердинск. гос. запов. Ставрополь, 1996, вып. 14, с. 25-94.

Хохлов А.Н. Редкие и исчезающие животные Ставрополья (млекопитающие, птицы, насекомые). Ставрополь, 1998, 125 с.

### Щиткоголовые гадюки Кавказа

*Б.С. Туниев*

*Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Сочи*

По современным воззрениям в семействе Viperidae различают 3-4 подсемейства, в том числе Azemiopinae, Crotalinae, Viperinae и отдельное подсемейство, образованное группой Causus (Groombridge, 1980; 1986).

Центральный род - *Vipera* - сборный (Hermann et al., 1987), о систематике которого высказано немало различных суждений. Так, предлагалось разделить его на два рода: *Pelias* Merrem, 1820 и *Vipera* Laurenti, 1768 (Чхиквадзе, Зерова, 1983), либо на род *Daboia* Gray, 1842 и род *Vipera* с двумя подродами - *Vipera* и *Rhinaspis* Bonaparte, 1834 (Obst, 1983; Obst et al., 1988). Одних и тех же представителей, в частности, *V. lebetina*, относили то к подроду, *Daboia* (Zerova, Chikin, 1992), то к подроду *Macrovipera* Reuss, 1927 (Зерова, 1993). Позже был описан новый подрод *Montivipera* (Nilson, Tuniyev, 1992), объединивший гадюк «*xanthina*»-комплекса.

Щиткоголовые гадюки (подрод *Pelias*) имеют обширный ареал в Палеарктике от Британских островов и Северной Африки на западе до Сахалина на востоке и от Скапдинавского полуострова до Ирана и северного Китая на юге. Кавказский перешеек является одним из центров многообразия щиткоголовых гадюк, представленных здесь двумя комплексами

видов: «kaznakovi – complex» и «ursinii-complex». Первый комплекс включает 6 видов, второй – 3 вида. Исследованиями последних лет было принято считать, что *V. kaznakovi* – единственное валидное название для щиткоголовых гадюк западной части Кавказского перешейка и северо-востока Анатолии, а таксономический статус уклоняющихся восточных паходок из Дагестана и Армении не обсуждался (Терентьев и Чернов, 1949; Mertens, 1952, 1960; Klemmer, 1963; Банников и др., 1977; Baran, 1977; Harding a. Welch, 1980). Наши исследования щиткоголовых гадюк «kaznakovi»-комплекса Кавказа (Ведмедеря и др., 1986; Орлов, Туниев, 1986; Orlov, Tuniyev, 1990; Nilson et al., 1994a, b; Hoggren et al., 1994) позволили выделить здесь 6 видов.

Древняя полиморфная группа щиткоголовых гадюк комплекса «kaznakovi» до настоящего времени включала 4 вида: *Vipera kaznakovi* Nikol'skiy, 1909, *V. dinniki* (Nikol'skiy, 1913), *V. darevskii* Vedmederja, Orlov, Tuniyev, 1986 и *V. pontica* Billing, Nilson, Sattler, 1990. Несмотря на реликтовые черты ареалов 4 известных видов, наиболее протяженной областью распространения, как считалось, обладала *Vipera kaznakovi*, населяющая Черноморское побережье Кавказа от окрестностей Геленджика (Краснодарский край, Россия) на севере до Хопы (Артвинский вилайет, Турция) на юге, а также предгорья Западного Кавказа от реки Убинка (Краснодарский край) до реки Большая Лаба на востоке (Карачаево-Черкесская республика, Россия).

*Vipera dinniki* характеризуется более мелкими размерами, чем *V. kaznakovi* и более крупными, чем *V. genardi*, *V. lotievi*. Голова обычно чуть выпуклая, реже плоская и не такая широкая, как у *V. kaznakovi*. Теменные щитки, как правило, короче лобного. Помимо длины тела, отличия от остальных видов «kaznakovi» - комплекса отмечены в фолидозисе. Различные популяции гадюк Динника, распространённые по Большому Кавказу, характеризуются высокой степенью изменчивости особей, порой даже у расположенных недалеко (но изолированных, как, например, в Кавказском заповедни-

ке) популяций. Вместе с тем, они образуют компактную группу по данным кластерного анализа генетических дистанций (алгоритм UPGMA) и наличия (отсутствия) полярных признаков (алгоритм PAUP) также, как и по другим методам кладистического анализа (Nilson et al., 1994b), подтверждающих самостоятельность этого вида и его значительную дистанцированность от близкородственных видов щиткоголовых гадюк Кавказа.

О значительной полиморфности *Vipera kaznakovi* указывалось ранее (Орлов, Туниев, 1986; Nilson et al., 1995), но животные рассматривались, главным образом, с северного (Сочи) и южного (Хопа) формостов Колхидской биогеографической провинции (Tuniyev, 1990) и, предполагалось возможным не более, чем описание двух подвидов. Кроме того, различия отмечены в фолидозе и аллозимах (Nilson et al., 1995).

Однако в северо-колхидской части ареала мы сталкиваемся с дополнительными трудностями. Вслед за сравнительно сплошным ареалом от р. Ингури до Туапсе появляется серия изолятов с самой западной точкой (гора Папай). Особи из этой западной точки морфологически резко отличаются от типичной «*kaznakovi*». Для них характерна небольшая и узкая голова, так что, пользуясь диагнозом вида, приведенным А.М. Никольским (1909), эти особи не могут быть определены, как *Vipera kaznakovi*. Для них характерен светлый фон спины, как для «*ursinii*» - группы, очень светлая окраска головы и шеи, белые кантальные щитки и очень узкий, с острыми крыльями зигзаг. Аналогичные особи обнаружены нами и на изолированной вершине Большой Псеушко. Таксономический статус перечисленных популяций до недавнего времени оставался открытым. Накопленный материал последних лет с территории семиаридной части Черноморского побережья Кавказа (Крымско-Новороссийская провинция Средиземноморской области) и ряда локалитетов Скалистого хребта позволил прийти к заключению о наличии трех самостоятельных видов «*kaznakovi*» - комплекса в пределах ареала *Vipera kaznakovi*.

В настоящее время в печати находится описание двух новых видов: гадюки Орлова, названной в честь отечественного герпетолога - Николая Люциановича Орлова и реликтовой гадюки (Tuniyev, Ostrovskikh, in press).

Дизъюнктивный ареал первого вида охватывает оба склона наиболее низкой северо-западной части Большого Кавказа от горы Папай (818 м н.у.м.) на западе до вершины Большой Псеушхо (1100 м н.у.м.) на востоке в пределах Краснодарского края .

Гадюка Орлова обитает в различных вариантах средиземноморских и субсредиземноморских ландшафтов: от интразональных прирусловых полей до остепненных лугов и экотонов можжевельниковых лесов. Диапазон высотного распространения колеблется от 450 до 950 м н.у.м.

Реликтовая гадюка встречается вдоль южного склона Скалистого хребта в пределах Республики Адыгея (гора Афонка) и Краснодарского края (хребет Малый Бамбак). Возможно нахождение вида в Карачаево-Черкесской республике. Биотопы представлены светлыми травянистыми дубравами и участками сухих лугов и кустарников на скальных карнизах известняковых массивов в интервале высот от 700 до 1000 м н.у.м.

Сравнение трех видов гадюк комплекса «kaznakovi» показывает существенные различия во внешней морфологии, размерах и окраске. Среди рассматриваемых змей самыми мелкими представителями является реликтовая гадюка. Для этого же вида характерно наибольшее число вентральных щитков и чешуй верхней поверхности головы. Рисунок этой гадюки наиболее схож с рисунком *Vipera dinniki*, однако в окраске отсутствуют яркие тона и, по-видимому, это наименее интенсивно окрашенный вид из всех представителей «kaznakovi» — комплекса.

Для гадюки Орлова характерно более светлое окрашивание головы, по сравнению с окраской туловища, коричневый зигзаг и наличие белых или почти белых щитков головы (кантальных, губных). Среди представителей этого вида есть

как ярко окрашенные особи (но уступающие в яркости *Vipera kaznakovi*), так и экземпляры, приближающиеся по окрашиванию к *Vipera renardi*. Для гадюки Орлова характерно наименьшее число вентральных щитков и число щитков верхней поверхности головы.

Особо следует подчеркнуть различия в экологии рассматриваемых видов. *Vipera kaznakovi* является типичным термофильным и мезофильным видом, населяющим предгорные колхидские ценозы и их дериваты. Область распространения гадюки Орлова целиком лежит в области влияния средиземноморского климата и развития ксеро-мезофильных биоценозов. Наконец, ареал реликтовой гадюки охватывает так называемый Бело-Лабинский рефугиум колхидской биоты (Tuniyev, 1990) и представляет сложный вариант дериватов колхидской растительности, обогащенных элементами средиземноморской и даже степной растительности.

Гадюки «ursinii»- группы Кавказского перешейка рассматривались как не более, чем подвиды. В том числе указывались *Vipera ursinii renardi*, *V.u. eriwanensis*, *V.u.ebneri* (Банников и др., 1977). Изучение гадюк комплекса «ursinii» последних лет (Nilson, Andren, 1987; Joger et al., 1991; 1992; Nilson et al., 1993) способствовало эволюции взглядов от признания одного полиморфного вида до двух надвидов, состоящих в общей сложности не менее, чем из 5 самостоятельных видов. Однако во всех указанных работах форма «eriwanensis» рассматривалась традиционно как подвид, объединяемый то с *V. ursinii* s. str., то с *V. renardi*.

*Vipera renardi* (Christoph, 1861) в отечественной литературе традиционно считалась подвидом *V. ursinii*, что отражено и в последней фаунистической сводке (Боркин, Даревский, 1987). Вместе с тем, начиная с работы Э. Крамера (Kramer, 1961), была показана эволюционная независимость восточных равнинных гадюк «renardi» - группы и горных западных гадюк «ursinii» - группы (Nilson, Andren, 1987; Joger et al., 1991; 1992; Nilson et al., 1993). Видовая самостоятельность этой формы и ее значительная дистанцированность от горных

представителей «ursinii» - группы Кавказа и Закавказья вытекает и из наших исследований (Nilson et al., 1994a; Nilson et al., 1994b).

По нашим материалам (Nilson et al., 1994b, a), кладограммы, основанные на анализе признаков внешней морфологии, поразительно согласовывались с анализами, базировавшимися на аллозимах и демонстрировали принадлежность к различнымкладам представителей *V. kaznakovi*, *V. dinniki*, *V. eriwanensis* + «ursinii» - формы из Восточного Кавказа (= *V. lotievi*) также, как и отдельной клады, представленной *V. renardi*. В нашем исследовании (UPGMA) чёткая генетическая дистанция между сравниваемыми таксонами щиткоголовых гадюк Кавказа показывает, что *V. renardi* с одной стороны и *V. eriwanensis* – *V. lotievi* -- с другой являются эволюционно разделёнными таксонами. Изложенные данные свидетельствуют в пользу восстановления видовой самостоятельности *Vipera eriwanensis* (Reuss, 1833).

Наиболее сложной и запутанной оставалась ситуация с видовой принадлежностью гадюк Центрального и Восточного Кавказа (Орлов, Туниев, 1986а). Подавляющее большинство авторов указывало для этой территории *Vipera ursinii renardi* (Герентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977; и мн. др.), либо дополнительно *Vipera bebus dinniki* (Красовский, 1933) и даже *Vipera kaznakovi* (Высотин и др., 1989).

Использованные нами методы традиционной морфологической обработки в комплексе с биохимическими методами и кладистическим анализом позволили близкую морфологически к *V. eriwanensis* горную степную гадюку с Восточного-Центрального Кавказа описать, как новый вид – *Vipera lotievi* (Nilson et al., 1994a). Основные отличия нового вида от симпатричной, а местами – и синтопичной с ним *V. dinniki* соответствуют общим различиям представителей «kaznakovi» - комплекса и «ursinii» - комплекса.

Не менее интересна внутривидовая изменчивость у высокогорных видов *V. dinniki* и *V. lotievi*. Для каждого из этих видов уже сейчас можно было бы без особого труда описать

по два подвида. Мозаичность распространения обоих видов вдоль Большого Кавказа столь велика, что даже у особей *Vipera dinniki* из расположенных недалеко популяций в Кавказском заповеднике (г. Фишт - оз. Кардывач - оз. Инпси) наблюдаются большие отличия в морфологии и биохимии. Если до недавнего времени изолированный Фишт - Оптенский массив считался западным пределом распространения *V. dinniki*, то сейчас изолированные популяции обнаружены и на самых западных вершинах Главного Кавказского хребта, на которых имеется хотя бы небольшой субальпийский луговой пояс (горы Хакудж, Лысая). Аналогично, *V. lotievi*, известная из Центрального и Восточного Кавказа, была найдена нами и на Западном Кавказе в Кавказском заповеднике. Работы по выяснению таксономического статуса особей из отмеченных популяций будут продолжены.

Вопрос становления и дифференциации видов щитко-головых гадюк Кавказа выходит за рамки настоящего сообщения, но очевидно, что помимо общих закономерностей развития герпетофауны в горных условиях Кавказского перешейка и Передней Азии, заслуживает внимания факт существования узкоареальных видов (таких, как *Vipera pontica*, гадюка Орлова, реликтовая гадюка) по периферии ареала более широко распространенного близкородственного вида (*V. kaznarovi*). Учитывая факт наличия контакта по периферии с представителями других комплексов гадюк («*timodytes-complex*», «*ursinii-complex*»), возможно, мы сталкиваемся с еще не обсуждавшимся ранее особым механизмом «защиты» предкового вида, усиленно генерирующим новые формы.