

УДК 598.115.33 (477.75)

**VIPERA RENARDI PUZANOVI SSP. NOV. (REPTILIA, SERPENTES, VIPERIDAE) –  
НОВЫЙ ПОДВИД СТЕПНОЙ ГАДЮКИ ИЗ ГОРНОГО КРЫМА****О.В. Кукушкин**

*Карадагский природный заповедник НАН Украины  
Украина, АР Крым, 98188, Феодосия, пгт. Курортное, Науки, 24  
E-mail: vipera\_kuk@pochta.ru*

Поступила в редакцию 10.04.2009 г.

Приводится описание нового подвида степной гадюки (*Vipera renardi puzanovi*) из Горного Крыма (типовая территория: горный массив Чатырдаг). В сравнении с типичной *V. r. renardi* из популяций северного Крыма и материковой Украины *V. r. puzanovi* характеризуется меньшими размерами, олигомеризованным фolidозом и некоторыми особенностями щиткования головы и окраски тела и демонстрирует конвергентное сходство с родственными горными таксонами, населяющими Кавказ и Центральную Азию. Голотип (№ 24/1) хранится в герпетологических фондах Зоомузея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. Характерными станциями гадюки Пузанова являются каменистые склоны ущелий с кустарниковой или фриганоидной растительностью и островками лесо-шибляковых зарослей, томилляры и горно-луговые степи окраин яйлинских плато на высотах от 500 до 1000 м н. у. м. Обсуждается гипотеза неоднократной колонизации степной гадюкой Крымского полуострова. Вероятно, заселение территории Крыма *V. renardi* происходило, по крайней мере, дважды: на рубеже среднего и верхнего неоплейстоцена (в конце днепровского оледенения – начале микулинского межледникового) и в «ксеротермическую» эпоху голоцена. Предполагается, что ведущая роль в формировании эндемичного подвида принадлежит изоляции крымского участка ареала *V. renardi* в эпохи максимальных похолоданий и межледниковых трансгрессий Черноморского бассейна.

**Ключевые слова:** степная гадюка, морфология, *Vipera renardi puzanovi* ssp. nov., Крымские горы, плейстоцен, голоцен.

**ВВЕДЕНИЕ**

Степная гадюка, *Vipera renardi* (Christoph, 1861) – широко распространенный в центральной Евразии (от Правобережья Днепра до предгорий Тянь-Шаня) вид комплекса «*Vipera ursinii*» (Nilson, Andr n, 2001). В последнее десятилетие сложилось представление о его политипичности. Подвидовой статус присвоен периферическим популяциям, занимающим крайние восточную и северную части видового ареала. Из Северо-Западного Китая описан подвид *V. r. parursinii*, из Средней Азии и Южного Казахстана – *V. r. tienshanica* (Nilson, Andr n, 2001), из Южного Татарстана – *V. r. bashkirovi* Garanin, Pavlov et Bakiev, 2004 (Бакиев и др., 2004). Аналогичная картина – существование на периферии ареала широко распространено-

го вида близкородственных узкоареальных форм, населяющих нехарактерные для вида в целом биотопы, – отмечена также для некоторых других видов гадюк и является типичным примером аллопатрического видообразования (Майр, 1947; Tuniyev, Ostrovskikh, 2001; Brito et al., 2006).

Систематика *V. renardi* на сегодняшний день разработана недостаточно. Так, не установлен окончательно таксономический статус «алтайской» формы степной гадюки, не выявлены взаимоотношения «западной» и «восточной» равнинных форм, населяющих соответственно европейскую и большую часть азиатской частей видового ареала (Nilson, Andr n, 2001). Отмечалось также морфогенетическое своеобразие популяции острова Орлов в Черном море (Kotenko et al.,

1999). Весьма оригинальная популяция населяет Северо-Западный Кавказ (Островских, 2004, 2006). Несомненно, должна быть вынесена на обсуждение видовая принадлежность популяций, населяющих юго-восточные склоны Большого Кавказа в Азербайджане (Ведмедеря и др., 2007; неопубл. данные О.В. Кукушкина и А.И. Зиненко).

В Крыму степная гадюка обитает близ южной и западной границ ареала и населяет почти всю равнину (кроме наиболее засушливых участков побережий Керченского и Тарханкутского полуостровов), центральное и восточное предгорье и северный макросклон Главного хребта (Щербак, 1966; Кармышев, 1999; Кукушкин, 2004 а). В Горном Крыму *V. renardi* была обнаружена менее столетия тому назад. А.М. Никольский (1891, с. 424) сообщал, что гадюка (в его понимании, обыкновенная – *V. berus* (Linnaeus, 1758)) «встречается в степной части Крыма; в горы и на южный берег, по-видимому, не заходит... Единственное указание о существовании гадюки в горах Крыма принадлежит Габлицю<sup>1</sup>, по словам которого, эта змея изредка встречается в горных местах полуострова. По всей видимости, однако, Габлиць имел в виду предгорья». А.А. Браунер (1904) среди прочих актуальных задач крымской герпетологии указывал задачи проведения поисков степной гадюки на северном склоне гор и яйле и определения ее видовой принадлежности. Его точка зрения о балканском (в противовес кавказскому) пути формирования герпетофауны Крыма основывалась, в частности, на предположении об отсутствии степной гадюки на яйле (Браунер, 1905). Первое упоминание о находке степной гадюки в зоне Главного хребта относится к первой трети XX столетия. Змея была встречена 20.05.1928 г. в Крымском заповеднике на остепненной вершине горы Голый Шпиль (835.5 м н. у. м) к западу от хребта Чатырдаг: «До сих пор считалось твердо установленным, что в Крыму степная гадюка, в общем, не переходит меловой гряды, хотя отдельные экземпляры ее доходят до деревни

<sup>1</sup>К.И. Габлиц (1785).

Саблы<sup>2</sup>. Нахождение ее на безлесной вершине, на которую она при современных условиях могла пробраться только через лес, довольно загадочно и несколько напоминает распространение степной гадюки на Северном Кавказе, где она, помимо степи, встречается на безлесных вершинах гор» (Пузанов, 1931, с. 34).

В монографии Н.Н. Щербака (1966, с. 215, карта 72), помимо упомянутых выше находок, приводятся сведения о встречах гадюки близ Старого Крыма, на северных склонах яйлы Караби и в зоне Главного хребта над Алуштой. В процессе наших исследований 1995 – 2007 гг. выявлен ряд новых точек обитания вида, в том числе на яйле (Кукушкин, 2004 а, 2007; Котенко, Кукушкин, 2008).

Морфологическая изменчивость крымских популяций *V. renardi* стала предметом детального рассмотрения лишь в последнее десятилетие, однако еще Н.Н. Щербак (1966) отмечал, что некоторые крымские особи в сравнении со змеями из популяций, обитающих восточнее (в настоящее время относимых не только к *V. r. renardi*, но и к *V. r. tienshanica*), имеют меньшее количество брюшных щитков. Впоследствии эта точка зрения нашла подтверждение: средние значения данного признака в Крыму (особенно в южной его части) заметно меньше, нежели в большинстве изученных европейских популяций, за исключением Ставропольского края (Тертышников, Высотин, 1987; Кармышев, 1999, 2001; Табачишина и др., 2002; Тертышников, 2002; Ждокова, 2003; Островских, 2004, 2006; Kukushkin, Zinenko, 2006). Впрочем, характер изменчивости некоторых диагностических признаков фolidоза заставляет предполагать, что в выборку из Ставрополя, помимо *V. renardi*, были включены особи эндемичных кавказских видов комплексов «*V. ursinii*» и «*V. kaznakovi*». В

<sup>2</sup>Саблы (= Орта-Сабла) – совр. с. Партизанское близ южной границы Симферопольского района (~ 44°50'N, 34°02'E). Первое указание на находку *Vipera renardi* Christ. (sic!) «в лесу у Саблов» содержится в отчете С. Мокржецкого и Ф. Дойча (1916).

пользу этого предположения недвусмысленно свидетельствуют приведенные М.Ф. Тертышниковым и А.Г. Высотиным (1987) данные о распространении «*V. ursinii renardi*» в высокогорье Главного Кавказского хребта – в легенде к карте указаны локалитеты *V. lotievi* Nilson, Tuniyev, Orlov, Höggren et Andrén, 1995 и *V. dinniki* Nikolsky, 1913 (Orlov, Tuniyev, 1990; Nilson et al., 1995).

В настоящее время морфология *V. renardi* в Крыму изучена весьма подробно, результатом чего явилось установление многочисленных достоверных отличий между популяциями горной и равнинной частей полуострова (Кукушкин, 2004 а, б, 2005 а, б; Ku-kushkin, 2003; Kukushkin, Zinenko, 2006). Однако вопрос о пересмотре таксономического статуса горных популяций до сих пор поднимался в немногих работах (Кукушкин, 2005 а; Kukushkin, Zinenko, 2006). Эколого-морфологическое своеобразие горно-крымской популяции *V. renardi*, наряду с ее крайним положением в пределах ареала вида, по нашему мнению, позволяет придать ей ранг подвида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1992 – 2007 гг. автором было изучено свыше 2000 особей *V. renardi* из южной Украины (преимущественно из Крыма). При описании внешней морфологии змей за основу была взята схема В.И. Ведмедери (1989), дополненная рядом признаков из других источников (Островских, 2004; Nilson, Andrén, 2001) и несколько модифицированная. Список признаков приводится ниже.

Промеры, мм: *L.* – длина тела; *L. cd.* – длина хвоста; *L. tot.* – общая длина; *L. cap.* – длина головы от кончика морды до заднего края последнего верхнегубного щитка; *L. pil.* – длина пилеуса (от заднего края теменных до шва между апикальным и межчелюстным щитками); *Lt. cap. max.* – наибольшая ширина головы; *Lt. cap. oc.* – ширина головы на уровне центров глаз; *H. oc.* – вертикальный диаметр глаза; *L. ol.* – расстояние от орбиты до края рта; *L. fr.* – длина лобного щитка; *Lt. fr.* – наибольшая ширина лобного

щитка; *L. par.* – длина теменного щитка; *Lt. 2 par.* – наибольшая ширина двух теменных щитков; *H. imx.* – высота межчелюстного щитка; *Lt. imx.* – ширина межчелюстного щитка. Длина тела взрослых змей измерялась рулеткой с точностью до 5 мм. Прочие промеры снимались штангенциркулем с погрешностью 0.05 мм. При сравнении популяций по пропорциям тела использовали ряд индексов на основе данных промеров.

Фолидоз: а) меристические признаки: *Preventr.* – количество превентральных щитков; *Ventr.* – брюшных щитков; *Gul.\** – горловых чешуй (считая II нижнечелюстной щиток); *S. cd.* – соприкасающихся пар подхвостовых щитков; *Sq.* – чешуй вокруг середины тела; *Sq. an.* – чешуй вокруг тела на расстоянии длины головы от клоаки; *V. sr.* – номер брюшного щитка, соответствующего редукции числа туловищных чешуй от 21 до 19; *Apicale* – апикальных щитков; *S. ic.* – интеркантальных; *S. pf.* – парафронтальных (сумма щитков с обеих сторон головы); *Lab.\** – верхнегубных; *Sub.\** – нижнегубных; *S. orb.\** – щитков вокруг глаза; *Lor.\** – скуловых; *Inf.\** – нижнегубных, контактирующих с первым нижнечелюстным; б) альтернативные варианты щиткования: *S. cr* – наличие нерезких ребрышек на внешнем ряду туловищных чешуй; *A2* – апикальный щиток разделен; *Rpf\*\** – количество рядов парафронтальных щитков: [1] – 1 ряд; [2] – 2 ряда; [1, 5] – неполных 2 ряда; [0.5] – 1 неполный ряд (лобный и надглазничный соприкасаются); *ON [+]\*\** – наличие контакта верхнего предглазничного и носового щитков; *ON\_1* – доля особей с касанием верхнего предглазничного и носового щитков хотя бы с одной стороны головы; *Pfr «3»* – комбинация трех предлобных щитков, характеризующаяся отсутствием контакта щитка, занимающего центральное положение, и интеркантальных второго ряда (либо апикального); *Fpr\*\** – фрагментация теменных щитков (наличие полных поперечных швов); *Kfp* – наличие интеркалярных щитков между лобным и теменными; *Fimx* – фрагментация межчелюстного щитка (полный поперечный шов или

«отщепление» гранулы в области контакта с апикальным). Условные обозначения: \**sin.* + *dext.*/2; \*\*состояние признака учитывалось с обеих сторон головы независимо (таким образом,  $N = n \times 2$ ).

Окраска тела: *ZW* – количество изгибов зигзагообразной спинной полосы (от луковичеобразного краниального сегмента до корня хвоста); *DL* – количество рядов пятен на боках (1 ряд крупных или 2 ряда мелких, расположенных в шахматном порядке); *FZ* – фрагментация «зигзага» (хотя бы в одной точке); учитывались также особенности окраски спины, головы и вентральных поверхностей.

Полученные данные обрабатывали статистически (Лакин, 1980). Уровень отличий между выборками оценивали по критерию Стьюдента. Отличия считались достоверными при достижении порога доверительной вероятности  $P < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### *Vipera renardi puzanovi* SSP. NOV. – степная гадюка горно-крымская, или гадюка Пузанова

*Vipera ursinii renardi* – Щербак, 1966: 212 – 220 (part.)

*Vipera ursinii renardi* – Кармышев, 2001: 117 – 119 (part.)

*Vipera renardi* – Kukushkin, 2003: 91 (part.)

*Vipera renardi* – Кукушкин, 2004 а: 397 – 424 (part.)

*Vipera renardi* – Кукушкин, 2005 а: 148 – 153

*Vipera renardi* – Kukushkin, Zinenko, 2006: 61 – 66

*Vipera renardi* – Кукушкин, 2007: 256 – 266, Figs 35 – 37.

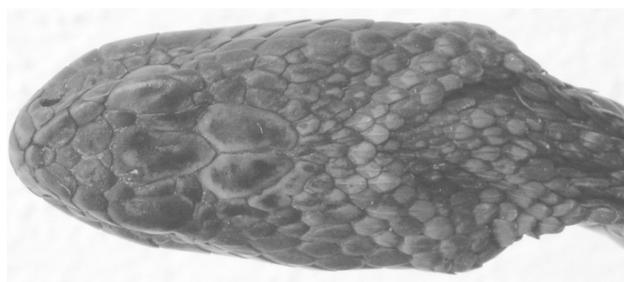
**Этимология.** Подвид назван в честь профессора Таврического университета и Крымского пединститута И.И. Пузанова (1885 – 1971) – выдающегося русского зоолога и популяризатора науки, внесшего весомый вклад в изучение фауны Крыма.

**Диагноз.** Средней величины щитковая гадюка общей длиной менее 600 мм. Вокруг середины тела обычно 21 чешуя. Брюшных щитков не более 140. Среднее количество верхнегубных щитков и чешуй во-

круг глаза меньше 9, интеркантальных и скуловых – незначительно больше 4; сумма интеркантальных и парафронтальных в среднем менее 10. Лобный и теменные щитки крупные, обычно цельные. Глаз отделен от IV верхнегубного щитка одним рядом мелких щитков, как и лобный от надглазничных. У 1/3 особей наблюдается комбинация предлобных *Pfr* «3». Контакт верхнего предглазничного и носового щитков отсутствует более чем в половине случаев. Часто наблюдается дробление апикального и межчелюстного щитков. Зигзагообразная полоса обычно без разрывов. На боках обычно 1 ряд крупных слабо различимых пятен. Брюхо никогда не бывает черным. Значение индекса межчелюстного щитка в среднем больше 1.1. Кончик морды заметно приострен.

**Голотип.** Зоомузей ННПМ НАНУ №24/1, ad. ♀, 26.07.1997, Крым, Симферопольский р-н, окрестности пгт. Перевальное, северные склоны хр. Чатырдаг, Орлиное ущелье (= урочище Тую) (~ 44°48' N, 34°18' E), leg. О. Кукушкин (рис. 1). Экземпляр сперва зафиксирован в формалине, затем переведен в этанол.

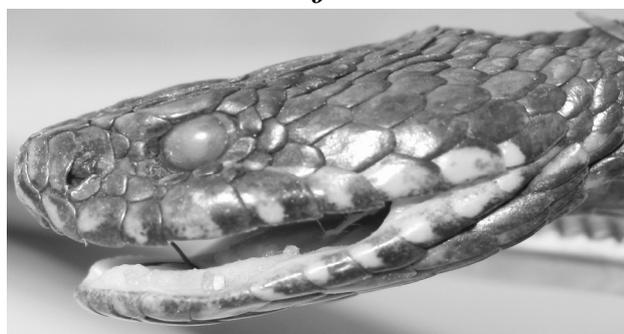
**Морфологическое описание.** *L. tot.* – 595 мм; *L.* – 541 мм; *L. cd.* – 54 мм; *L./L. cd.* – 10.02; *L./L. cap.* – 23.5; *L. cap./Lt. cap. max.* – 1.61; *L. cap./L. pil.* – 1.77; *L. pil./Lt. cap. oc.* – 1.51; *L. fr./Lt. fr.* – 1.73; *L. par./Lt. 2 par.* – 0.94; *L. fr./L. par.* – 1.02; *Lt. fr./Lt. 2 par.* – 0.56; *H. imx./Lt. imx.* – 1.15; *H. oc./L. ol.* – 0.77; *Sq.* – 21 (внешний ряд чешуй гладкий); *Sq. an.* – 17; *Gul.* – 4/4; *Inf.* – 4/4; *Preventr.* – 3; *Ventr.* – 134; *Ventr. + Preventr.* – 137; *S. cd.* – 24; *Ventr. + Preventr./S. cd.* [ $\times 100$ ] – 571; *Apicale* – 1; *S. ic.* – 4; *Pfr.* «3»; *S. pf.* – 5 (3/2); *Rsf* [1/1]; *S. orb.* – 8/9; *Lab.* – 9/9; *Sub.* – 11/9; *Lor.* – 5/4; *ON* [+/+] (точечные швы); лобный и теменные щитки крупные, цельные. Прижизненная окраска: фон спины – серо-коричневый; бока оливково-бурые; *DL* – 1 (слабо заметны); *ZW* – 58; зигзагообразная полоса без разрывов, ее латеральный край сильно изрезан на всем протяжении; брюхо в передней трети тела розовато-серое с мелкими черными и коричневыми пестринами, далее – буровато-серое; кончик хвоста снизу грязно-желтый.



*a*



*б*



*в*



*г*

**Рис. 1.** Голотип *V. r. ruzanovi* (♀): *a* – щиткование головы сверху, *б* – щиткование головы слева, *в* – щиткование головы справа, *г* – общий вид снизу. Фото Н.М. Ковблюка

**Паратипы**<sup>3</sup>. 14 экземпляров (7 ♂♂, 7 ♀♀). Зоомузей ННПМ НАНУ № 884/ 2299, окр. с. Генеральское, Алуштинский горсовет (?), 6.05.1960, leg. – ?; № 25/1, кромка нижнего плато Чатырдагской яйлы, окр. пгт. Перевальное, 20.05.2007, ad. ♀, leg. О. Кукушкин, А. Цвелых; № 26/1, Орлиное ущелье, хр. Чатырдаг, 26.07.1997, ad. ♀, leg. О. Кукушкин (рис. 2 *a, б*); № 26/2, там же, 9.08.2005, ad. ♂, leg. О. Кукушкин (рис. 2, *в*); № 26/3, там же, 9.09.2005, semiad ♀, leg. О. Кукушкин (рис. 2, *г*); № 27/1, там же, 8.05.1996, ad. ♂, leg. О. Кукушкин (рис. 2 *д, е*); № 28/1, окр. с. Переваловка, граница Судакского и Кировского р-нов, 29.09.2007, leg. Л. Знаменская, О. Кукушкин; № 29/1, черта пос. Терскунда (биобазы Таврического национального университета), Симферопольский р-н, ad. ♂ (родился в неволе в сентябре 1991, пал 20.06.1995), leg. И. Ломакин, О. Кукушкин (рис. 2 *ж, з*); № 30/1, Орлиное ущелье, хр. Чатырдаг, 11.05.1997, ad. ♂, leg. О. Кукушкин; № 30/2, урочище Ишачья тропа, хр. Чатырдаг, 1.06.1995, ad. ♀, leg. О. Кукушкин; № 30/3, там же, 1.06.1995, juv. ♀, leg. О. Кукушкин; № 30/4, там же, 10.07.1995, juv. ♂, leg. О. Кукушкин; № 31/1, между с. Краснолесье и с. Доброе, Симферопольский р-н, 21.09.1997, ad. ♀ (голова), leg. О. Кукушкин; № 31/2, там же, 21.09.1997, ad. ♂ (голова), leg. О. Кукушкин.

Описание типовой серии (без № 24/1) *V. r. ruzanovi* ssp. nov. (lim.;  $X \pm S_x$ ): *L.* ♂♂ – 195 – 377 мм ( $346 \pm 2.71$ ), ♀♀ – 183 – 543 мм ( $339 \pm 4.93$ ); *L. cd.* ♂♂ – 29 – 63 мм ( $51.6 \pm 4.26$ ), ♀♀ – 21 – 52 мм ( $35.1 \pm 1.13$ ); *L./L. cd.* ♂♂ – 5.95 – 8.04 ( $6.74 \pm 0.24$ ), ♀♀ – 8.71 – 10.44 ( $9.52 \pm 0.28$ ); *L./L. cap.* ♂♂ – 17.4 – 22.8

<sup>3</sup>Крайний восток Главной гряды, по нашим представлениям, населен *V. r. ruzanovi*, однако, ввиду неконкретности указания локалитета в число паратипов не были включены 4 особи (ННПМ НАНУ) из окрестностей Старого Крыма, лежащего на границе гор и равнины (Доценко, 2003). В типовую серию не вошли также 24 сеголетки из пометов 3 самок из центральной части Главной гряды, родившиеся в неволе в 1997 г. (Зоомузей ННПМ НАНУ: № 3004, Leg. О. Кукушкин).

VIPERA RENARDI PUZANOVI SSP. NOV. (REPTILIA, SERPENTES, VIPERIDAE)

(20.9±0.68), ♀♀ – 16.3 – 26.4 (21.4±1.47); *Preventr.* ♂♂ – 2 – 3 (2.14±0.14), ♀♀ – 1 – 2 (1.71±0.18); *Ventr.* ♂♂ – 134 – 139 (136.3±0.78), ♀♀ – 134 – 140 (137.6±0.78); *S. cd.* ♂♂ – 30 – 35 (33.3±0.64), ♀♀ – 24 – 27 (26.1±0.46); *Gul.* ♂♂ – 4 – 5 (4.43±0.17), ♀♀ – 4 – 6 (4.64±0.36); *Sq.* ♂♂ – 20 – 21 (20.71±0.18), ♀♀ – 21 – 22 (21.14±0.14); *V. sr.* ♂ (n = 1) – 89; *S. ic.* ♂♂ – 4 – 7 (4.57±0.43), ♀♀ – 2 – 7 (4.14±0.60); *S. pf.* ♂♂ – 3 – 10 (5.57±0.84), ♀♀ – 2 – 8 (5.43±0.81); *S. orb.* ♂♂ – 8 (min. 7) – 10 (8.71±0.31), ♀♀ – 8 – 9.5 (8.79±0.18); *Lab.* ♂♂ – 8 – 9 (8.64±0.18), ♀♀ – 8 – 9.5 (8.79±0.18); *Sub.* ♂♂ – 9.5 – 10.5 (9.93±0.13), ♀♀ – 8.5 (min. 7) – 10.5 (9.79±0.24); *Lor.* ♂♂ – 3.5 – 7 (4.86±0.40), ♀♀ – 2 – 5.5 (4.29±0.44); *ZW* ♂♂ (n = 5) – 56 – 66 (60.8±2.15), ♀♀ – 57 – 65 (59.5±1.15); *DL* (♂♂ + ♀♀) – 1 – 2 (1.14±0.14); *FZ* ♂♂ – 28.6%, ♀♀ – 0; *S. cr.* ♂♂ – 28.6%, ♀♀ – 0; *A2* (♂♂ + ♀♀) – 28.6%; *ON* [+] (♂♂ + ♀♀) – 42.9%; *Pfr* «3» (♂♂ + ♀♀) – 35.7%; *Fpr* (♂♂ + ♀♀) – 0%; *Kfp* (♂♂ + ♀♀) – 7.1%; *Fimx* ♂♂ – 28.6%, ♀♀ – 0; у некоторых особей носомежчелюстные щитки соприкасаются точечным швом на передней поверхности морды над межчелюстным щитком (рис. 2, а); лобный щиток крупный, часто почти треугольной формы; парафронтальные щитки нередко очень узкие – палочко-видной формы. Особенности окраски: «зигзаг» коричневый или бурый; его края, как правило, сильно изрезаны, однако у отдельных молодых самок из низкогогорья, не вошедших в число паратипов, края «зигзага» на участках большой протяженности сглажены и представляют собой слабоволнистую линию, как у некоторых особей *V. lotievi* (Nilson

et al., 1993); фон спины палево- или желтовато-коричневый, тусклый пепельно-серый (никогда не бывает очень светлым серым,

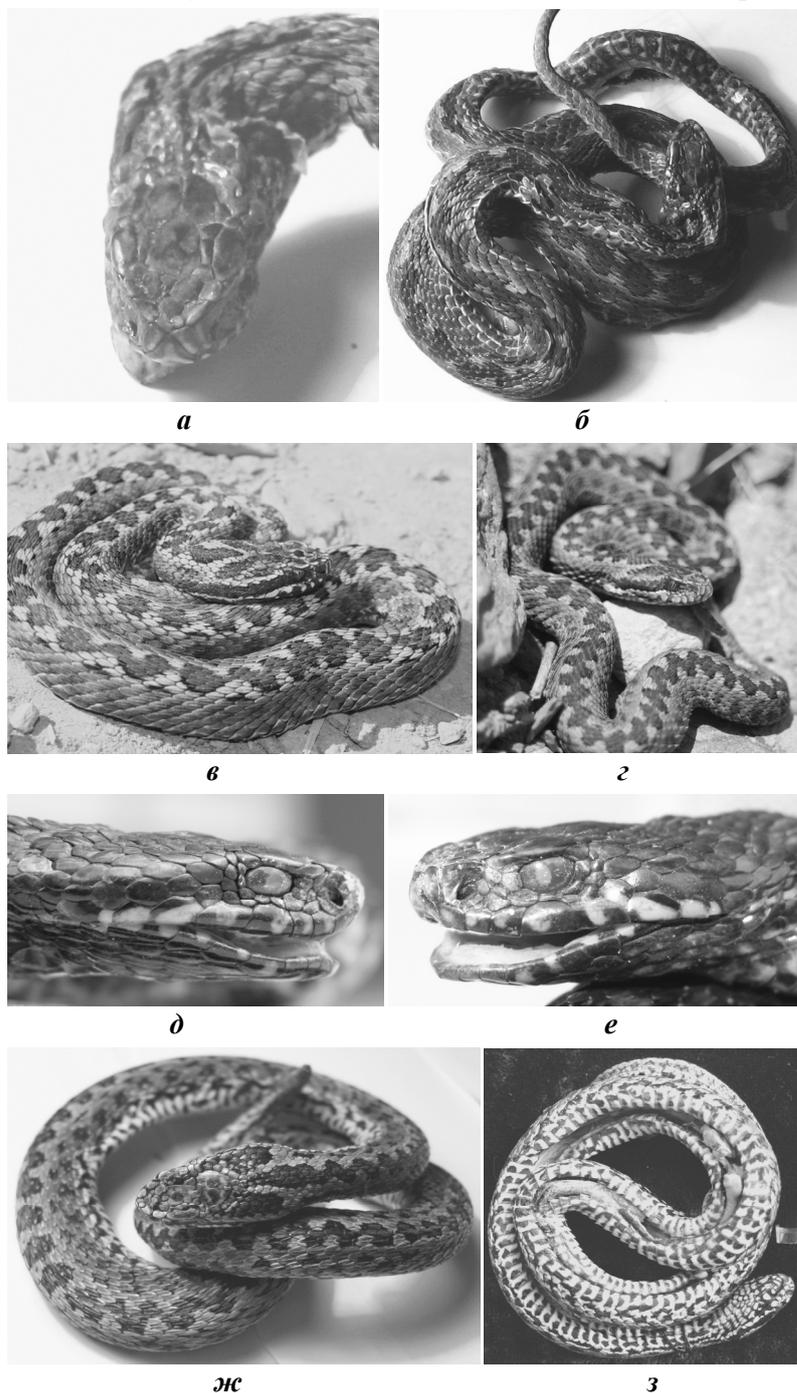
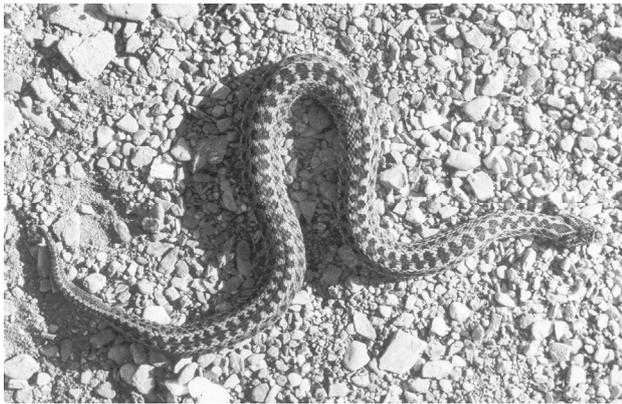


Рис. 2. Паратипы *V. r. puzanovi*: а – Чатырдаг (♀), голова, вид спереди; б – Чатырдаг (♀), общий вид; в – Чатырдаг (♂), общий вид; з – Чатырдаг (semiad. ♀), общий вид; д – Чатырдаг (♂), голова, вид слева; е – Чатырдаг (♂), голова, вид справа; ж – Терскунда (♂), общий вид; з – Терскунда (♂), вид снизу. Фото О.В. Кукушкина (а, б, ж), В.С. Марченко (в, з), Н.М. Ковблюда (д, е) и В.И. Радченко (з)

как у особей на равнине); бока более темные (темно-серые или оливково-бурые); пятна на боках часто едва заметны; брюхо светлее, чем в большинстве равнинных популяций: розовато- или грязно-бурое с черными и серо-коричневыми пятнами, редко черно-белое (рис. 2, з) или почти белое; горло розовато-белое, редко черно-белое; швы между верхнегубными щитками серо-коричневые; нижняя поверхность хвоста розовато-серая или серо-оливковая, его кончик охряно-, грязно- или зеленовато-желтый; у некоторых особей отмечены уникальные для Крыма варианты окраски головы: редукция внутренней ветви V-образного светлого рисунка до небольших точек и (или) очень широкие (шириной до 3 чешуй, против 1 – 2 в норме) светлые заглазничные полосы. Верхняя площадка морды плоская или слабо-выпуклая и никогда не



а



б

**Рис. 3.** Крайние проявления полового диморфизма зигзагообразной полосы в крымских равнинных популяциях *V. renardi* (Сакский район, пересыпь озера Сасык): а – ♂; б – ♀. Фото С.В. Леонова

бывает резко вогнутой, как у многих особей на равнине. Ноздря прорезает нижнюю часть носового щитка, реже смещена к центру.

Морфологическую изменчивость *V. r. puzanovi* более полно характеризуют данные табл. 1. Из приведенного следует, что у гадюки Пузанова выражен половой диморфизм по размерам тела, абсолютной и относительной длине хвоста, относительному диаметру глаза, количеству подхвостовых щитков (и индексу *Ventr. + Preventr. / S. cd.*) и рядов парафронтальных щитков (отличия достоверны). Половые отличия формы «зигзага», ясно выраженные в большинстве равнинных популяций Крыма (Кукушкин, 2004, б) (рис. 3), для гадюки Пузанова не характерны, однако, как и везде, фрагментация «зигзага» достоверно чаще отмечается у самцов.

**Распространение.** Населяет гумидные районы северного макросклона Крымских гор, местами выходя на яйлу (рис. 4). Климат типового местообитания характеризуется высокими величинами инсоляции, прохладным влажным летом и снежной зимой с отрицательными среднемесячными температурами; годовая сумма осадков с высотой увеличивается от 600 до 900 мм (Важов, 1983; Душевский, Шутов, 1987).

**Стации и количественные данные.** Подробное описание стаций *V. renardi* в Горном Крыму приводится в работах автора (Кукушкин, 2004 а, 2007; Котенко, Кукушкин, 2008; Kukushkin, Zinenko, 2006; Kukushkin, 2007). В типовом местообитании *V. r. puzanovi* населяет среднекрутые склоны с островками лесо-шибляковых зарослей и растительностью фриганоидного облика на обширных обнажениях и осыпях верхнеюрских известняков, поросшие густым кустарником карнизы хорошо обводненных ущелий, томилляры и типчаково-осочковые степи окраин яйлинских плато (рис. 5). Индикатором наличия гадюки в биотопе часто являются заросли таволги зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia*). Предельная высота нахождение *V. r. puzanovi* едва не достигает 1100 м н. у. м., однако выше 900 м н. у. м. гадюка встречается очень редко.

Таблица 1

Общестатистические показатели признаков *V. r. puzanovi* ssp. nov.

Признак; индекс	♂♂			♀♀		
	<i>n</i>	<i>lim.</i>	$\bar{X} \pm S_x$	<i>n</i>	<i>lim.</i>	$\bar{X} \pm S_x$
* <i>L. tot.</i> , мм <sup>I</sup>	7	396 – 499	437±1.54	6	352 – 595	496±9.84
* <i>L.</i> , мм	7	344 – 441	381±1.43	6	319 – 543	451±3.70
* <i>L. cd.</i> , мм <sup>III</sup>	7	46 – 63	55.7±2.03	6	33 – 54	45.2±3.22
<i>L./ L. cd. (ad. + semiad.)</i> <sup>I</sup>	10	5.76 – 8.04	6.71±0.22	8	8.41 – 10.44	9.72±0.22
* <i>L./ L. cap.</i>	7	20.0 – 23.9	21.8±1.31	6	20.3 – 26.4	23.7±0.92
* <i>L. cap./ Lt. cap. max</i>	10	1.35 – 1.61	1.45±0.04	8	1.10 – 1.61	1.42±0.06
* <i>L. cap./ L. pil.</i>	10	1.37 – 1.70	1.48±0.03	9	1.35 – 1.77	1.50±0.04
* <i>L. pil./ Lat. cap. oc.</i>	10	1.36 – 1.79	1.59±0.04	9	1.28 – 1.80	1.63±0.06
* <i>L. fr./ Lt. fr.</i>	9	1.17 – 1.69	1.54±0.05	10	1.30 – 1.73	1.59±0.04
* <i>L. par./ Lt. 2 par.</i>	10	0.90 – 1.32	0.99±0.05	10	0.86 – 1.06	0.96±0.02
* <i>L. fr./ L. par.</i>	12	0.78 – 1.28	1.05±0.04	9	0.89 – 1.38	1.05±0.05
* <i>L. fr./ Lt. 2 par.</i>	9	0.60 – 0.77	0.67±0.02	10	0.53 – 0.82	0.64±0.03
* <i>H. oc./ L. ol.</i> <sup>III</sup>	7	0.74 – 1.13	0.97±0.05	8	0.71 – 0.95	0.83±0.04
* <i>H. imx./ Lt. imx.</i>	9	1.00 – 1.38	1.11±0.04	9	1.04 – 1.15	1.12±0.03
<i>Preventr.</i>	10	2 – 3	2.1±0.10	10	1 – 3	1.9±0.18
<i>Ventr.</i>	10	134 – 138	136.0±0.58	10	134 – 140	137.5±0.70
<i>Ventr. + Preventr.</i> <sup>III</sup>	36	135 – 141	138.8±0.39	28	136 – 144	140.1±0.44
<i>S. cd.</i> <sup>I</sup>	36	30 – 38	34.6±0.25	28	24 – 29	26.1±0.27
<i>Ventr. + Preventr./ S. cd. [× 100]</i> <sup>I</sup>	36	368 – 457	403±2.83	28	488 – 588	539±5.25
<i>Gul.</i>	35	2.5 – 6	4.33±0.13	27	2 – 6	4.22±0.18
<i>Inf.</i>	36	4	4.0±0.00	27	3 – 4,5	3.94±0.06
<i>Sq.</i>	28	19 – 21	20.86±0.09	28	21 – 22	21.04±0.04
<i>Sq. an.</i>	6	15 – 17	16.3±0.33	5	16 – 17	16.8±0.20
<i>S. ic.</i>	36	2 – 7	4.19±0.19	28	2 – 7	3.89±0.17
<i>S. pf.</i>	36	2 – 10	4.97±0.28	28	2 – 11	5.50±0.43
<i>S. orb.</i>	36	7.5 – 10	8.56±0.11	28	8 – 9,5	8.63±0.09
<i>Lab.</i>	36	8 – 9	8.72±0.06	26	8 – 9	8.75±0.08
<i>Sub.</i>	32	9.5 – 11	10.20±0.07	26	8.5 – 11.5	10.14±0.11
<i>Lor.</i>	36	2 – 7	4.06±0.18	28	2 – 5.5	4.23±0.17
<i>ZW</i>	29	50 – 66	59.6±0.78	24	52 – 65	58.4±0.72
<i>DL</i>	35	1 – 2	1.23±0.07	28	1 – 2	1.33±0.09
Альтернативные варианты щиткования и окраски тела	$P \pm S_p, \% (n)$					
	<i>n</i>	♂♂		<i>n</i>	♀♀	
<i>Rpf</i> (N)	[0,5] [1] <sup>II</sup> [1,5] <sup>II</sup>	72	8.3±3.25 77.8±4.90 13.9±4.08	56	10.7±4.13 51.8±6.68 37.5±6.47	
<i>Pfr</i> «3» (n)		36	36.1±8.01	28	21.4±7.75	
<i>Fpr</i> (N)		68	0	58	6.9±3.33	
<i>Kfp</i> (n)		36	11.1±5.24	28	14.3±6.62	
<i>A 2</i> (n)		36	16.7±6.22	27	14.8±6.83	
<i>ON</i> [+] <sup>(N)</sup>		72	43.1±5.84	54	57.4±6.73	
<i>ON 1</i> (n)		36	52.8±8.32	27	74.1±8.43	
<i>Fimx</i> (n) <sup>III</sup>		36	16.7±6.22	28	0	
<i>S. cr.</i> (n)		36	19.4±6.59	28	7.1±4.85	
<i>FZ</i> (n) <sup>I</sup>		37	29.7±7.51	28	0	

Примечание. Отличия между полами достоверны при:  $P < 0.001$  (I),  $P < 0.01$  (II),  $P < 0.05$  (III); \*ad. ( $L. \geq 300$  мм).

Плотность популяций *V. renardi* на склонах Чатырдага в оптимальных биотопах варьирует обычно от 0.1 до 3 особей / 1 га, локально может достигать 9 – 10 разновозрастных особей / га. В низкогорье центральной части Главной гряды по окраинам лес-

ных массивов местами учитывали до 2 – 3 особей / 50 – 200 м маршрута.

*V. renardi* внесена в Красную книгу Украины (1994) в категории уязвимых видов (II). В проекте третьего издания национальной Красной книги прежний охранный ста-



**Рис. 4.** Распространение *V. r. puzanovi* ssp. nov. и *Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927 (<sup>1</sup>Кукушкин, 2004 а; <sup>2</sup>Котенко, Кукушкин, 2008; <sup>3</sup>неопубл. данные автора; во всех остальных случаях источник указан в скобках): **Бахчисарайский р-н:** 1 – окр. с. Соколиное, гора Куртлер-Богаз (~ 44°32'N; 33°56'E)<sup>1</sup>; 2 – между с. Прохладное и с. Машино<sup>3</sup>; 3 – гора Голый Шпиль (Пузанов, 1931); **Симферопольский р-н:** 4 – с. Орта-Сабла (Мокржецкий, Дойч, 1916); 5 – окр. с. Кизилровка<sup>2</sup>; 6 – с. Тотайкой (ныне с. Ферсманово) (Никольский, 1891); 7 – окр. с. Лозовое<sup>1</sup>; 8 – окр. с. Андрусово<sup>2</sup>; 9 – окр. с. Дружное, ущелье р. Малый Салгир<sup>1</sup>; 10 – окр. с. Доброе<sup>1</sup>; 11 – окр. с. Краснолесье<sup>1</sup>; 12 – окр. пос. Терскунда<sup>1</sup>; 13 – гора Гапка<sup>2</sup>; 14 – с. Заречное<sup>1</sup>; 15 – окр. с. Мраморное<sup>1</sup>; 16 – Долгоруковская яйла<sup>1</sup>; 17 – окр. с. Перевальное<sup>1</sup>; 18 – гора Таз-Тау и побережье Аянского вдхр.<sup>1</sup>; 19 – северные склоны Чатырдага: Орлиное ущелье, урочища Ишачья тропа и Скальное, плато Куртбаир<sup>1</sup>; 20 – нижнее плато Чатырдага, КСС<sup>2</sup>; 21 – урочище Чумнох<sup>3</sup>; 22 – окрестности пещеры Монашья (Е.В. Беднарская, личн. сообщ.); 23 – 1 км к югу от пещеры Суук-Коба (подъем на верхнее плато Чатырдага) (И.С. Турбанов, личн. сообщ.); **Алуштинский горсовет:** 24 – окр. с. Генеральское (Щербак, 1966; Доценко, 2003); 25 – плато Караби, Эгиз-Тинахская балка (Е.В. Беднарская, личн. сообщ.); **Белогорский р-н:** 26 – долина р. Су-Ат<sup>1</sup>; 27 – окр. с. Пчелиное, северные отроги хр. Кабарга (А.Н. Цвелых, личн. сообщ.); 28 – северные склоны яйлы Караби (Щербак, 1966); 29 – окр. с. Межгорье, гора Баксан<sup>2</sup>; 30 – окр. с. Тополевка, гора Кубалач<sup>2</sup>; **Кировский р-н:** 31 – окр. с. Переваловка<sup>3</sup>; 32 – окр. монастыря Сурб-Хач (~45°00'N, 35°04'E)<sup>1</sup>; 33 – окр. Старого Крыма (Щербак, 1966). Даны координаты наиболее западной (и одновременно самой южной) и восточной точек находок. Римскими цифрами обозначены пункты находок *L. a. tauridica*; проведены юго-западная (I – III), южная (IV – VI) и восточная (VII – VIII) границы ее ареала: I – окр. с. Терновка (Свириденко, Кукушкин, 2005 а); II – Байдарская долина (Kalyabina-Hauf et al., 2004); III – г. Трапан-Баир (Свириденко, Кукушкин, 2005 а); IV – юго-восточные склоны яйлы Бабуган (Свириденко, Кукушкин, 2005 а, б); V – северные окрестности Алушты (Котенко, 2005); VI – окр. с. Лучистое (Щербак, 1966; Свириденко, Кукушкин, 2005 а; Котенко, 2005); VII – г. Большой Агармыш<sup>3</sup>; VIII – окр. пгт. Краснокаменка, седловина между горами Френк-Мезер и Сандык-Кая<sup>3</sup>. Стрелки указывают пути проникновения *L. agilis* в зону южного макросклона в центральной части Главной гряды (горные перевалы: КВ – Кебит-Богаз, АВ – Ангар-Богаз). Черный кружок отмечает расположение пещеры Эмине-Баир-Хосар

тус сохраняется (Котенко, Кукушкин, 2008). Как узкоареальная форма с низкой плотностью популяций *V. r. puzanovi* заслуживает

особой охраны. Угрозу благополучному существованию степной гадюки в Горном Крыму представляют коммерческий отлов,

уничтожение туристами и низовые пожары на склонах яйл. Для гарантированного сохранения гадюки Пузанова в типовом местообитании рекомендуется включить Орлиное ущелье в состав Крымского природного заповедника, граница которого проходит по нижнему плато Чатырдага двумя – тремя километрами южнее основного места распространения *V. r. puzanovi* на северных склонах горного массива.

**Заметки по систематике.** Наше первоначальное предположение о возможном родстве гадюк Горного Крыма и *V. (u.) moldavica* Nilson, Andr n et Joger, 1993, базирующееся на определенном сходстве их морфологии (см.: Nilson et al., 1993; Nilson, Andr n, 2001), не подтвердилось, и в настоящее время очевидно, что *V. r. puzanovi* морфологически и генетически наиболее близка к «западной» форме *V. r. renardi* (B. Halpern, A.I. Zinenko, personal comm.)<sup>4</sup>. Ее сходство по ряду признаков с центральноазиатскими таксонами (ssp. *tienshanica* и *parursinii*) и некоторыми близкородственными видами, населяющими, главным образом, Кавказский перешеек (*V. lotievi*, *V. erivanensis* (Reuss, 1933), *V. ebneri* Knoepffler et Sochurek, 1955), вероятно, объясняется формированием конвергентных адаптаций в условиях горного климата (Кукушкин, 2005 а; Nilson et al., 1994, 1995; Nilson, Andr n, 2001; Kukushkin, Zinenko, 2006) (табл. 2). Для пустынных и саванных гадюк рода *Echis* Merrem, 1820 показано, что изменчивость некоторых структур фолидоза имеет адаптивный характер и коррелирует с климатическими параметрами местообитаний (годовой амплитудой температур, увлажнением) (Черлин, 1983).

Отмечалось сходство морфологии крымских и предкавказских популяций

<sup>4</sup>Результаты анализа филогенетических отношений двух равнинных центральноевропейских форм комплекса «*V. ursinii*» (*V. (u.) racosiensis* M hely, 1893; *V. (u.) moldavica*) и *V. renardi* (включая горно-крымские популяции) с использованием молекулярных методов на сегодняшний день отражены лишь в тезисной форме (Halpern et al., 2007).



а



б

**Рис. 5.** Стации *V. r. puzanovi* в типовом местообитании: а – верхняя часть Орлиного ущелья Чатырдага (на заднем плане видна яйла Демер-джи), б – нижняя часть Орлиного ущелья (на заднем плане – Долгоруковская яйла). Фото В.С. Марченко

*V. renardi*. Вывод Ю.В. Кармышева (1999) о существовании клинальной изменчивости в направлении Крым – Кавказ, основывающийся на результатах сравнения по немногим признакам фолидоза небольших выборок из Крыма с ранее опубликованным описанием *V. renardi* с Северного Кавказа (Nilson et al., 1995), трудно признать вполне корректным. В свою очередь, С.В. Островских (2001, 2004, 2006), производя сравнение степных гадюк Крыма и Кавказа, опирался на данные упомянутого выше исследователя как на единственно доступные. Тем не менее сопоставление репрезентативных выборок *V. renardi* из Крыма и юга Украины с приводящимися С.В. Островских детальными описаниями степной гадюки из Краснодарского края и Адыгеи, позволяет го-

Таблица 2

Сравнительная морфологическая характеристика подвидов *V. renardi* (включая формы с неясным таксономическим статусом) и близкородственных видов комплекса «*Vipera ursinii*» (♂♂/ ♀♀)

Среднее значение признака (индекса)	<i>V. renardi</i>						Близкие виды*			
	<i>tianshanica</i> **	<i>parursinii</i> **	«Altai-form»**	«East-renardi»**	«West-renardi»**	<i>bashkirovi</i> ***	<i>puzanovi</i> ssp. nov.	<i>lotievi</i> **	<i>ebneri</i> **	<i>erivanensis</i> **
<i>L. tot. max.</i> , мм	456/ 400	415/ 354	~ 400		~ 800 <sup>1</sup>	710 (♂+♀)	499/ 595	468/ 600	428/ 438	447/ 501
<i>H. imx./ Lt. imx.</i>	1.05	1.03	1.05	1.04	1.04	?	1.12	1.11	1.18	1.23
<i>Preventr.</i>	2.40/ 1.75	2.33/ 2.20	2.20/ 2.16	2.15/ 2.16	1.54/ 2.50	?	2.10/ 1.90	2.50/ 2.33	2.0/ 1.75	1.92/ 2.09
<i>Ventr.</i>	135.7/ 137.5	133.9/ 137.6	144.8/ 147.7	143.4/ 146.4	140.5/ 143.2	144.4/ 147.9	136.0/ 137.5	140.5/ 141.2	128.5/ 131.3	136.4/ 138.5
<i>S. cd.</i>	34.4/ 27.8	32.7/ 25.7	36.0/ 27.3	34.3/ 27.5	34.9/ 26.8	32.3/ 25.8	34.6/ 26.1	35.2/ 25.6	30.4/ 23.4	35.0/ 26.7
<i>Sq.</i>	20.60/ 21.00	19.06/ 19.02	20.80/ 20.83	20.85/ 21.08	20.94/ 21.00	20.96/ 20.82	20.86/ 21.04	20.83/ 20.83	20.75/ 20.75	21.03/ 21.00
<i>Apicale</i>	1.05	1.00	1.00	1.06	1.03	Очень редко 2	1.16	1.00	1.26	1.26
<i>Lab.</i>	8.73/ 8.75	8.63/ 9.03	9.10/ 9.17	8.89/ 9.12	8.84/ 9.00	8.88/ 8.74	8.72/ 8.75	8.42/ 8.75	8.88/ 9.13	9.00/ 9.02
<i>Sub.</i>	10.11/ 10.50	9.67/ 9.63	9.50/ 9.88	10.04/ 10.28	10.19/ 10.04	9.14/ 9.05	10.20/ 10.14	10.42/ 9.96	10.13/ 10.13	10.02/ 9.91
<i>S. orb.</i>	9.60/ 10.13	10.00/ 10.07	9.30/ 9.67	9.62/ 10.00	9.11/ 8.85	9.82/ 9.53	8.56/ 8.63	9.50/ 8.88	8.81/ 8.88	9.67/ 8.93
<i>Lor.</i>	4.04/ 5.00	5.17/ 5.47	3.50/ 5.33	4.27/ 4.84	4.22/ 4.60	?	4.06/ 4.23	3.75/ 4.13	3.75/ 4.19	4.87/ 4.87
<i>S. ic. + S. pf.</i>	12.87/ 11.75	11.00/ 13.60	9.60/ 14.50	11.00/ 13.46	10.11/ 9.73	?	9.17/ 9.39	9.00/ 10.75	11.87/ 12.25	12.73/ 13.57
<i>Fpr.</i> , %	93.3	100.0	54.5	51.7	42.3	?	3.2	14.3	68.8	20.5
<i>ZW</i>	48.80/ 48.75	56.53/ 53.0	69.0/ 63.16	61.46/ 59.4	59.06/ 56.45	68.03 (♂+♀)	59.62/ 58.38	70.80/ 62.20	60.12/ 60.25	65.80/ 64.71
<i>ON_1</i> , %	80.7	96.8	57.1	82.8	76.9	Обычно имеется	61.9	78.6	62.5	22.7
Верхнегубные щитки светлые, %	6.7	0	62.5	0	0	Редко	0	71.4	100.0	46.5
Пятна на боках тела отсутствуют, %	6.7	3.3	0.0	10.7	0	У меланистов отсутствуют	0	28.6	12.5	38.6
Брюхо светлое, %	100.0	100.0	86.7	37.0	7.7	Иногда	15.0	78.6	71.8	71.8
Меланистический тип окраски, %	0	0	0	0	0	61.3 (♂) 48.2 (♀)	0	0 <sup>2</sup>	0	0

Примечания. \* U. Joger, O. Dely (2005) рассматривают эти формы в составе вида *V. renardi*, признавая также существование выделенных G. Nilson, C. Andr n (2001) центральноазиатских подвидов. \*\* По: Nilson, Andr n (2001); \*\*\* – по: Бакиев и др. (2004).

<sup>1</sup> Крупнейшие особи *V. renardi* известны с острова Орлов: *L. max.* ♂♂ – 695 мм, ♀♀ – 700 мм; *L. cd. max.* ♂♂ – 85 мм, ♀♀ – 68 мм (Котенко, 1989); общая длина, следовательно, достигает почти 800 мм (Котенко, Кукушкин, 2008).

<sup>2</sup> 25% выборки принадлежит к «bronze»-морфе.

ворить об их сходстве (табл. 3). У 77% особей из Западного Предкавказья верхний предглазничный щиток не касается носового хотя бы с одной стороны головы – весьма редкий признак в комплексе «*V. ursinii*» (Nilson et al., 1994; Nilson, Andr n, 2001), проявляющийся также в наиболее южных популяциях Крыма. Имеются и другие общие черты: пониженное в сравнении с большинством европейских популяций количество брюшных и верхнегубных щитков, повышенная доля особей с касанием лобного и надглазничного (5.7%), редкая фрагментация «зигзага», высокое значение индекса межчелюстного щитка. Не исключено, что сходство гадюк из соседних регионов обусловлено их генетической близостью. Косвенно это подтверждается родственными

связями других типичных «степняков», обитающих в Крыму и Предкавказье. Например, на основании морфологического сходства крымского и кавказского подвидов общественной полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1771) предполагается их обособление в недавнем прошлом (Загороднюк, 1993). Впрочем, некоторые из перечисленных выше черт присущи популяциям *V. renardi*, географически весьма удаленным от Крыма. Так, у особей из Заволжья резко снижена частота контакта между носовым и предглазничным щитками (имеется у 1/3 особей), среднее количество верхнегубных меньше 9, а окраска брюха характеризуется как беловатая (Завьялов и др., 2001; Табачишина и др., 2002); в Калмыкии отмечены высокие значения индекса межчелюстного щитка (Ждокова, 2003).

От *V. renardi* из популяций Западного Присивашья и юга континентальной Украины, в полной мере соответствующей диагнозу *V. r. renardi*, змеи Горного Крыма отличаются меньшим количеством брюшных, верхнегубных, орбитальных, скуловых, парафронтальных<sup>5</sup> и интеркантальных щитков, отсутствием удвоенного ряда щитков между глазом и верхнегубными щитками, меньшим максимальным количеством чешуй вокруг середины тела (особи с 23 – 24 чешуями отсутствуют), обычно цельными теменными щитками, повышенной частотой встречаемости некоторых редких в комплексе «*V. ursinii*» альтернативных вариантов щиткования (разделенные апикальный и межчелюстной, отсутствие контакта верхнего предглазничного и носового щитков, касание лобного и надглазничного, комбинация предлобных *Pfr* «3»), более светлым брюхом, яркой окраской и редкой фрагментацией «зигзага», обычно единственным рядом малозаметных пятен на боках, меньшими максимальными размерами тела, высоким значением индекса межчелюстного щитка, плоской верхней площадкой морды (Кукушкин, 2005 а, б; Kukushkin, Zinenko, 2006) (см. табл. 1, 3). Отмеченные у *V. r. puzanovi* состояния большинства перечисленных признаков рассматриваются как архаичные (плезиоморфные) (Nilson et al., 1994; Nilson, Andr n, 2001).

Взаимоотношения популяций, населяющих горы и южную часть крымской равнины (западное побережье, центральный Крым, Керченский полуостров), остаются не вполне ясными. Все южные равнинные популяции обладают уникальным набором признаков внешней морфологии, при этом в некоторых из них отмечены признаки, характерные для *V. r. puzanovi* (см. табл. 3). Ранее отмечалось, что в юго-западном сек-

<sup>5</sup>В популяциях Херсонского и Джанкойского секторов Присивашья до 1% самцов и 6% самок имеют удвоенный ряд парафронтальных щитков. На юге Крымской равнины самцы с данным вариантом щиткования не отмечены, а доля самок снижается до 1.5 – 4%.

торе Керченского полуострова (мыс Чауда) у особей снижена частота контакта между верхним предглазничным и носовым щитками (42%); на пересыпи озера Сасык на западном побережье часто встречаются особи с комбинацией предлобных щитков *Pfr* «3» (24%) и касанием лобного и надглазничного щитков (11.4% – у самцов); змеи Чауды, озера Сасык и центрального Крыма сходны с горно-крымскими змеями некоторыми особенностями окраски: желтовато-серым или красновато-бурым оттенком спины (Чауда, Сасык – около 50%), ярко-коричневой окраской «зигзага» (Сасык) и редкой его фрагментацией (Чауда – 14.5%), сравнительно светлым брюхом (центральный Крым – 21%), количеством рядов пятен на боках (Чауда, Сасык – 1.45 в среднем, против 1.62 – 1.66 в Присивашье) (Кукушкин, 2004 б, 2005 а, б; Kukushkin, Zinenko, 2006). Однако только в Горном Крыму все перечисленные особенности проявляются одновременно, а концентрация редких состояний признаков, как правило, достигает максимальных значений. Уровень отличий между популяциями юга материковой Украины (с Херсонским и Джанкойским секторами Присивашья), с одной стороны, и популяциями южной части Степного Крыма – с другой, ниже такового при сравнении последних с горно-крымской популяцией (см. табл. 1, 2). Таким образом, при определении подвидовой принадлежности змей южной части Степного Крыма по комплексу признаков внешней морфологии затруднений не возникает (*V. r. renardi*), в то время как горно-крымская группировка уклоняется по многим признакам и занимает обособленное положение.

Изменчивость *V. renardi* в Крыму напоминает клинальную. В направлении распространения с севера на юг у этих особей четко проявляется тенденция к олигомеризации фолидоза (Kukushkin, 2003; Kukushkin, Zinenko, 2006). Однако постепенное нарастание отличий от *V. r. renardi* в южном направлении распространения вряд ли можно считать проявлением типичной клинальной изменчивости, реализуемой в градиенте ус-

ловий среды (Новоженков, 1982). Сходство популяций Главной гряды и причерноморских областей Степного Крыма не может быть объяснено, исходя из адаптаций к климату или другим параметрам биотопов, так как обитают они в весьма контрастных экологических условиях: первые населяют наиболее влажную и прохладную гористую часть полуострова, вторые – самую засушливую и теплую часть равнины с положительными средними температурами зимних месяцев.

**Палеогеографическая реконструкция.** Наиболее ранние находки щиткоголовых гадюк (подрод *Pelias* Merrem, 1820) известны из миоцена Центральной Азии и Восточной Европы (Szyndlar, 1991). Высказывалось мнение, что в плиоцене *V. renardi* уже обитала на равнине к северу от Кавказских гор (Тертышников, 1977; Nilson et al., 1994). Действительно, на Восточно-Европейской равнине первые ископаемые остатки гадюк, идентифицируемых как *V. cf. ursinii*, относятся к верхнему плиоцену (Ратников,

Таблица 3

Сравнительная морфологическая характеристика некоторых южных популяций «западной» формы *V. r. renardi*

Признак; индекс*	Окр. г. Токмак, Запорожская область Украины		Крым, Присивашье к югу от устья р. Салгир (Нижнегорский, Советский и Кировский районы)		Центральный Крым (окр. пгт. Октябрьский, Красногвардейский район)		Северо-Западный Кавказ**	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L. max.</i> , мм (n)	(20) 573	(13) 631	(200) 522	(500) 677	(64) 453	(34) 491	(275) 560	(275) 670
<i>L. cd. max.</i> , мм (n)	(19) 79.0	(12) 65.0	(100) 70.0	(100) 54.0	(15) 64.0	(31) 47.0	(275) 75.0	(275) 68.0
<i>L./L. cd.</i> (n)	(19) lim. 6.54 – 7.80 X±S <sub>x</sub> 7.15±0.08	(12) 8.57 – 10.3 9.57±0.15	(82) 5.69 – 7.69 6.51±0.06	(42) 7.40 – 13.66 9.63±0.17	(15) 6.09 – 8.19 6.82±0.15	(31) 8.02 – 11.53 9.84±0.15	(60) 5.97 – 8.97 7.3±0.08 <sup>III</sup>	(60) 8.25 – 13.50 10.2±0.94
<i>L. cap./Lt. cap. max.</i> (n)	(20) lim. 1.26 – 1.58 X±S <sub>x</sub> 1.39±0.03	(12) 1.27 – 1.51 1.36±0.02	(70) 1.20 – 1.96 1.45±0.01	(60) 1.03 – 1.88 1.40±0.02	(1) 1.26	(4) 1.23 – 1.42 1.31±0.04	(60) 1.02 – 1.70 1.30±0.02 <sup>III</sup>	(60) 1.03 – 1.56 1.23±0.12 <sup>I</sup>
<i>H. imx./Lt. imx.</i> (n)	–	–	(100) (♂+♀) 0.8 – 1.34 1.07±0.01				(38) 0.78 – 1.48 1.10±0.02	(38) 0.91 – 1.80 1.18±0.02
Ventr.+Preventr. (n)	(20) lim. 137 – 147 X±S <sub>x</sub> 142.9±0.56 <sup>I</sup>	(13) 143 – 149 145.2±0.53 <sup>I</sup>	(54) 130 – 153 140.6±0.57 <sup>III</sup>	(77) 129 – 149 142.9±0.35 <sup>I</sup>	(11) 138 – 145 141.9±0.65 <sup>I</sup>	(27) 140 – 149 143.7±0.50 <sup>I</sup>	(60) 137 – 151 142.8±0.40 <sup>I</sup>	(60) 137 – 151 144.0±0.36 <sup>I</sup>
<i>S. cd.</i> (n)	(19) lim. 33 – 39 X±S <sub>x</sub> 35.8±0.39 <sup>III</sup>	(12) 25 – 31 27.8±0.55 <sup>II</sup>	(54) 28 – 38 33.5±0.28 <sup>II</sup>	(76) 21 – 32 25.6±0.21	(10) 34 – 38 35.8±0.36 <sup>II</sup>	(25) 22 – 28 25.8±0.34	(60) 27 – 37 34.0±0.27	(60) 22 – 30 26.0±0.26
<i>Sq.</i> (n)	(20) lim. 21 – 23 X 21.1	(13) 21 – 23 21.2	(70) 20 – 21 21.0	(100) 21 – 23 21.0	(21) 21 21.0	(33) 21 – 23 21.2	(120) 19 – 23 21.0	
<i>S. orb.</i> (n)	(20) lim. 8.5 – 9.5 X±S <sub>x</sub> 9.2±0.08 <sup>I</sup>	(13) 8.5 – 10.5 9.3±0.21 <sup>II</sup>	(61) 7 – 10.5 9.3±0.09 <sup>I</sup>	(90) 7 – 11 9.3±0.08 <sup>I</sup>	(11) 9 (min. 8) – 10 9.3±0.12 <sup>I</sup>	(29) 8 (min. 7) – 10.5 9.2±0.13 <sup>I</sup>	(120) 7.5 – 11.5 9.15±0.14 <sup>II</sup>	
<i>Lab.</i> (n)	(20) lim. 8.5 – 10 X±S <sub>x</sub> 9.1±0.08 <sup>I</sup>	(13) 9 – 9.5 9.1±0.05 <sup>I</sup>	(51) 8 – 9 8.9±0.03 <sup>II</sup>	(39) 8 – 9.5 8.9±0.05	(10) 9 – 9.5 9.1±0.07 <sup>I</sup>	(30) 7.5 – 9.5 9.0±0.07 <sup>III</sup>	(120) 7 – 10 8.88±0.09	
<i>Sub.</i> (n)	(20) lim. 9 – 12.5 X±S <sub>x</sub> 10.6±0.18 <sup>III</sup>	(13) 9.5 – 11.5 10.3±0.19	(45) 9 – 12 10.2±0.08	(45) 9 – 11 10.1±0.06	(11) 9.5 – 11.5 10.4±0.19	(32) 9.5 – 11 10.0±0.08	(60) 9 – 11.5 10.2***	(60) 9 – 11.5 9.9***
<i>S. ic.</i> (n)	(20) lim. 2 – 6 X±S <sub>x</sub> 3.85±0.28	(13) 3 – 7 5.0±0.30 <sup>II</sup>	(111) 2 – 10 4.1±0.13	(168) 2 – 10 4.5±0.13 <sup>II</sup>	(17) 3 – 6 4.2±0.23	(34) 3 – 7 4.9±0.22 <sup>I</sup>	(60) 2 – 8 4.0±0.19	(60) 2 – 8 5.1±0.19 <sup>I</sup>
<i>S. pf.</i> (n)	(20) lim. 2 – 11 X±S <sub>x</sub> 5.85±0.56	(13) 6 – 11 8.7±0.46 <sup>I</sup>	(40) 2 – 12 5.6±0.35	(72) 0 – 13 6.4±0.31	(19) 3 – 11 6.7±0.56 <sup>II</sup>	(33) 3 – 11 7.0±0.41 <sup>III</sup>	–	–

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lor.</i> (n)	(20)	(13)	(95)	(132)	(11)	(30)	(60)	(60)
lim.	3 – 6	3.5 – 7	2.5 – 6.5	1.5 – 7.5	3.5 – 6	3.5 – 7.5	3 – 6.5	3 – 6.5
X±S <sub>x</sub>	4.4±0.17	4.9±0.27 <sup>III</sup>	4.6±0.08 <sup>II</sup>	5.0±0.08 <sup>I</sup>	4.7±0.22 <sup>III</sup>	5.2±0.20 <sup>I</sup>	4.50 <sup>***</sup>	5.05 <sup>***</sup>
<i>S. cr.</i> , % (n)	(33) 27.3±7.76		(120) 0.8±0.81 <sup>II</sup>		(53) 3.8±2.63 <sup>III</sup>		(120) 31.4±4.24 <sup>II</sup>	
<i>A 2</i> , % (n)	(33) 3.0±2.98 <sup>III</sup>		(283) 8.1±1.62		(52) 13.5±4.74		(120) 4.2±1.83 <sup>III</sup>	
<i>Fimx.</i> , % (n)	(33) 0 <sup>III</sup>		(190) 1.1±0.76 <sup>III</sup>		(53) 0 <sup>III</sup>		(120) 0.8±0.81 <sup>III</sup>	
<i>Pfr</i> [«3»], % (n)	(33) 6.1±4.17 <sup>II</sup>		(300) 13.7±1.99 <sup>III</sup>		(53) 11.3±4.35 <sup>III</sup>		–	
<i>Fpar.</i> , % (N)	(20) 10.0±6.71	(13) 23.1±1.17 <sup>I</sup>	(278) 1.8±0.80	(328) 7.0±1.41	(19) 0	(34) 26.5±7.57 <sup>III</sup>	(n = 120) 22.0±3.78 <sup>III</sup>	(у самок чаще)
<i>ON</i> [+], % (N)	(66) 87.9±4.01 <sup>I</sup>		(238) 67.8±3.03 <sup>I</sup>		(82) 70.7±5.03 <sup>II</sup>		?	
<i>ON</i> _1, % (n)	(20) 100±0.00 <sup>I</sup>	(13) 76.9±11.69	(76) 71.1±5.20	(42) 81.0±6.05	(11) 81.8±11.63 <sup>III</sup>	(30) 80.0±7.30	(120) 23.0±3.84 <sup>I</sup>	
<i>ZW</i> (n)	(20)	(13)	(84)	(97)	(10)	(28)	–	
lim.	58 – 61	55 – 66	51 – 79	46 – 67	50 – 64	42 – 72	–	
X	62.0±1.11	57.8±4.40	59.5±0.61	56.7±0.44 <sup>III</sup>	56.3±1.33 <sup>III</sup>	58.3±1.12	–	
<i>FZ</i> , % (n)	(20) 35.0±10.67	(13) 15.4±10.01	(121) 64.5±4.35 <sup>I</sup>	(56) 10.7±4.13 <sup>III</sup>	(18) 27.3±10.50	(34) 5.9±4.04	(120) 2.3±1.37 <sup>II</sup>	
Брюхо черное, % (n)	(19) 52.6±11.46 <sup>I</sup>	(13) 14.3±9.71	(50) 22.0±5.86 <sup>III</sup>	(57) 0	(18) 5.6±5.42	(34) 0	У меланистов и части «криптических» особей	

Примечания. \* Пропорции даны для взрослых змей ( $L. \geq 300$  мм). \*\* По: Островских (2001, 2004, 2006). \*\*\* В оригинальном источнике (Островских, 2004) значения данных признаков даны как сумма элементов фolidоза с обеих сторон головы.

Отличия от *V. r. puzanovi* достоверны при:  $P < 0.001$  (I),  $P < 0.01$  (II),  $P < 0.05$  (III).

2002; Бакиев и др., 2007). Однако сами эти авторы признают, что надежных доказательств их принадлежности именно к *V. renardi* не существует.

По молекулярным данным, *V. renardi* около 1.5 млн лет назад дивергировала от формы, близкой к *V. eriwanensis* (Nilson, Andrén, 2001; Gvozdik et al., 2007), что позволяет предполагать кавказское происхождение этого таксона. Мы допускаем, что *V. renardi* оформилась как один из видов восточной ветви комплекса «*V. ursinii*» в низких горах Восточного Закавказья или на равнинах Предкавказья и получила возможность расселения в западном и восточном направлениях не ранее эоплейстоцена, после того как произошло соединение Кавказа с Русской платформой (Белуженко, 2006). На юге Восточно-Европейской равнины в это время доминировали саванные и степные ландшафты, благоприятствовавшие продвижению склерофильной фауны на север (Завьялов и др., 2002). Обычно высказывается противоположная точка зрения, и *V. renardi* на Кавказе считается вселенцем с севера (Тертышников, 1977; Киреев, 1987; Orlov, Tuniyev, 1990; Nilson et al., 1994; Tuniyev, 1995).

Середина неоплейстоцена ознаменовалась аридизацией климата, формированием центральноевразийского степного пояса (Nilson, Andrén, 2001), вымиранием большинства термофильных видов герпетофауны в Центральной Европе вследствие увеличения продолжительности ледниковых эпох (Ivanov, 2007). G. Nilson и С. Andrén (2001) считают, что близкая к анцестральной равнинная форма *V. ursinii* s. l. в ледниковые эпохи сохранялась в Центральной Азии. Вторичная ее радиация могла осуществляться в интерстадиалы плейстоцена либо в голоцене. Палеонтологические данные не противоречат данной точке зрения: ископаемые остатки степной гадюки (с высокой степенью вероятности принадлежащие *V. renardi*) известны из нижнего и среднего неоплейстоцена Восточной Европы в составе тираспольского и хазарского фаунистических комплексов (Ратников, 2002).

Генезис южно-крымских популяций *V. renardi* ясен не вполне. Сведение в исторический период лесов в предгорье в какой-то мере могло способствовать продвижению вида на юг на отдельных участках (Кукушкин, 2004 а). Очевидно, однако, что вы-

двигавшаяся Н.Н. Щербаком (1966) гипотеза «вытеснения» степной гадюки в горы в результате хозяйственного освоения равнины не выдерживает критики, и этот вид населяет Горный Крым несравненно более продолжительное время. На первый взгляд, кажется вероятным, что гадюка заселила Крым, в том числе безлесные северные склоны Чатырдага и восточных яйл, являющиеся непосредственным продолжением равнинных степей Крыма (Привалова, 1958), относительно недавно – в «ксеротермическую» эпоху голоцена, отмеченную сдвигом границы степной зоны на юг и продвижением степных ландшафтов в горы (Монин, Шишков, 1979). Такой точки зрения на время появления *V. renardi* в Крыму придерживался Н.Н. Щербак (1966). Заселение *V. renardi* северного склона Большого Кавказа также связывают с голоценом (Orlov, Tuniyev, 1990). Однако изучение отложений карстовой пещеры Эмине-Баир-Хосар, открывающейся на северо-западной кромке плато Чатырдага на высоте 990 м н. у. м. (см. рис. 3), показало, что в середине валдайской эпохи (молодошекснинский интерстадиал, витачевская теплая фаза; ~ 50 – 27 тыс. лет назад) на Чатырдагской яйле или в непосредственной близости к ней уже обитали щитоголовые гадюки (*Vipera* sp.) в составе достаточно богатого герпетокомплекса, включающего *Lacerta* aff. *agilis*, *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 и такие термофильные формы, как *Podarcis tauricus* (Pallas, 1814), *Zamenis situla* (Linnaeus, 1758) и даже Scincidae (Vremir, Ridush, 2005). Датировка остатков не вызывает сомнений: остеологический материал, переотложенный из погадок гнездившихся на входе в пещеру хищных птиц, был извлечен непосредственно из слоя (Б.Т. Ридуш, личн. сообщ.). Здесь же обнаружены остатки млекопитающих мамонтовой фауны. Поскольку большинство перечисленных рептилий обитают в Крыму по сей день, очень высока вероятность того, что остатки гадюк принадлежат именно *V. renardi*. Климат интерстадиала характеризовался мягкими, но малоснежными зимами; растительность Ча-

тырдага была близка к современной (с тем отличием, что на северном склоне массива большие площади занимали сосновые леса), в крымском предгорье, как и на всем пространстве Северного Причерноморья, распространялись теплые лесостепи и сухие полынно-злаковые степи (Герасименко, 2005; Сапожников, 2005; Vremir, Ridush, 2005, 2006). Природная обстановка благоприятствовала продвижению пресмыкающихся в средние широты. Ископаемые остатки степной гадюки, датируемые серединой валдайской эпохи, известны с территорий, лежащих значительно севернее Крыма – даже из Тартарстана (Ратников, 2002; Бакиев и др., 2004). К этому же периоду относят заселение Восточно-Европейской равнины прыткой ящерицей (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

G. Nilson и C. Andrén (2001) отмечали определенный параллелизм эволюции гадюк комплекса «*V. ursinii*» и прыткой ящерицы в Южной Европе и на Кавказском перешейке. В Крыму прыткая ящерица в ископаемом состоянии известна с палеолита (по крайней мере, с эпохи Мустье – 100 – 40 тыс. лет) (Щербак, 1966). Молекулярные исследования последних лет выявили эволюционную дискретность прытких ящериц Крыма, результатом чего явилась ревалидизация горно-крымского подвида – *L. a. tauridica* Suchow, 1927 (Kalyabina-Hauf et al., 2004). Расхождение *L. a. exigua* (Eichwald, 1831) и линии *tauridica* произошло, по-видимому, в позднем неоплейстоцене. Предполагается, что «...прыткая ящерица попала... на территорию Крымских гор... в плейстоцене непосредственно с Кавказа... При последующем похолодании гаплотип *exigua* сохранился в Кавказском рефугиуме, а генетическая линия крымских ящериц... оставалась изолированной и в качестве рефугиума использовала территорию Юго-Восточного Крыма...» (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004, с. 71). Поскольку низкогорного моста, напрямую связывавшего Горный Крым с Новороссийским районом Кавказа, в это время уже не существовало (Новосад, 1992), колонизация могла осуществляться через обнажавшуюся в

период регрессий Понта широкую полосу шельфа где-то в Керченско-Таманском регионе (Санников и др., 2003). Логично предположить, что одновременно с прыткой ящерицей в Крым проникла и степная гадюка. Ареалы *V. renardi* и *L. agilis* в Крыму в значительной мере совпадают. Эти виды, связанные преимущественно с открытыми биотопами, за редким исключением, сопутствуют друг другу (прыткая ящерица несколько более эвритопна и, в отличие от степной гадюки, местами проникает не только на южный макросклон, но и в зону Южного берега, а на яйлах достигает верхних отметок высот) (Щербак, 1966; Котенко, 2005; Свириденко, Кукушкин, 2005 а) (см. рис. 3). Синхронность флуктуаций ареала *V. renardi* и *L. agilis*, на наш взгляд, может иллюстрировать и наличие в Крыму небольших изолятов, где эти виды обитают совместно (например, на пересыпи озера Сасык). В пользу высказанного предположения косвенно свидетельствуют и аналогичные тенденции в морфологической изменчивости *V. renardi* и *L. agilis* в Крыму: у обоих видов отчетливо прослеживается олигомеризация многих структур фолидоза в направлении распространения с севера на юг (Свириденко, Кукушкин, 2005 б; Kukushkin, 2003; Kukushkin, Zinenko, 2006).

Опираясь на данные палеогеографии, можно предложить следующую реконструкцию гипотетических событий второй половины четвертичного периода. Являясь умозрительной и, безусловно, упрощенной, данная схема объясняет своеобразие степной гадюки Горного Крыма, не вступая в противоречие с изложенной выше точкой зрения G. Nilson и C. Andrén (2001).

В начале среднего плейстоцена (лихвинское межледниковье; ~ 440 – 297 тыс. лет) климат на всей территории Украины был близок к субтропическому: на севере господствовали смешанные леса с участием видов арктотретичной флоры, в Крыму, в географическом отношении представлявшем собой остров, произрастали вечнозеленые леса аридного типа (Сиренко, Турло, 1986;

Зеленая книга..., 1987; Дидух, 1992). Поэтому инвазию степных фаунистических элементов (в том числе степной гадюки, приуроченной в своем распространении с типичными суббореальными ландшафтами) мы связываем с более поздним временем.

Днепровская эпоха характеризовалась суровыми климатическими условиями. По долине Днепра язык ледника спускался до 48°N; в перигляциальной зоне Украины средние температуры июля составляли лишь +5, +6°C, января – -34, -15°C при годовом количестве осадков 100 – 250 мм (Монин, Шишков, 1979; Сиренко, Турло, 1986). На северном склоне Крымских гор среднегодовая нулевая изотерма проходила по высотам 800 – 900 м н. у. м (Макаров, Клюкин, 1999). Климатические и орографические условия благоприятствовали развитию локальных ледников и снежников (Муратов, 1960). На Чатырдаге и других яйлах обнаружены формы рельефа, трактуемые рядом исследователей как морены и ледниковые цирки (Ена и др., 1991). Крым широко соединялся с материком, что способствовало обогащению его флоры бореальными элементами (*Carex humilis*, *Pinus sylvestris*, *Juniperus sabina*, *Betula pendula* и др.), сохранившимися ныне на нагорье (Молявко, Підоплічко, 1955; Зеленая книга..., 1987; Дидух, 1992).

В конце среднего неоплейстоцена потепление на фоне иссушения климата повлекло за собой иррадиацию на запад из Центральной Азии и проникновение в Крым аридно-степных флористических элементов, ныне широко представленных в сообществах Горного Крыма (*Paeonia tenuifolia*, *Adonis vernalis*, *Filipendula vulgaris* и др.) (Дидух, 1992). По-видимому, в это время в Крым переселились и виды животных, связанные в своем распространении с открытыми ландшафтами. Показательно, что данной эпохой в Крыму датируются наиболее ранние находки большого тушканчика (*Allactaga major* Kerr, 1792) и общественной полевки (Дулицкий, 2001). Первичную фазу колонизации Крыма степной гадюкой логично связывать с этим периодом. Рельеф

горной части полуострова к этому времени сформировался в основных чертах (Муратов, Николаев, 1940; Муратов, 1960), сложились и все основные флористические комплексы (Дидух, 1992). Черноморский бассейн находился в регрессивной стадии, и географическая ситуация в регионе способствовала фаунистическому обмену (Молявко, Підплічко, 1955; Федоров, 2000).

С последующим микулинским межледниковьем (~ 128 – 72 тыс. лет) связано развитие карангатской трансгрессии, в максимальную фазу которой Крым представлял собой остров (Свиточ и др., 1999; Байгушева, Титов, 2007). В это время могли сформироваться оригинальные черты крымской популяции. Во второй половине интерстадиала на юге Украины распространились сообщества неморального типа, граница зоны широколиственных лесов проходила южнее современной на 1 – 2°; предполагается контакт лесов Крыма и Северного Кавказа (Дидух, 1992). В ландшафте предгорного Крыма преобладали засушливые степи и редколесья *Juniperus oxycedrus* (Бонч-Осмоловский, 1940). Ископаемые остатки степной гадюки известны из микулинского горизонта Белгородской области (Ратников, 2002). Несомненно, были условия для существования этого вида и в Крыму.

В конце валдайской эпохи на Русской равнине и в Предкавказье южнее 47 – 48°N господствовали опустыненные злаково-полынно-маревые степи с перелесками из сосны и карликовых берез, что говорит о высокой континентальности климата (Маркова и др., 2002; Сапожников, 2005). В Крымских горах сохранялся изолированный эксклав неморальной флоры (Дидух, 1992). Мы не располагаем достоверными данными об обитании степной гадюки на равнинах Причерноморья во время максимума валдайского оледенения, но допускаем, что она могла существовать здесь в микрорефугиумах (например, в интразональных биотопах). На потенциальную возможность этого ясно указывает современное распространение *V. renardi*. Северная граница ареала вида

достигает Закамья, верховий Тобола, Иртыша и Оби (~ 50 – 55°N) (Банников и др., 1977; Nilson, Andrén, 2001; Чибилев, 2006; Табачишина и др., 2007), причем в районах, характеризующихся наиболее суровым климатом (юг Западной Сибири, Северный Казахстан), средние январские температуры составляют -20, -17°С, среднегодовые – всего +0.5, +1.5°С, годовая сумма осадков едва достигает 300 мм (Борисов, 1948). Доказано, что некоторые виды рептилий (*Emys orbicularis* Linnaeus, 1758, *L. agilis*, *N. tessellata* (Laurenti, 1768), *V. berus*) во время последнего оледенения сохранялись в одном или нескольких рефугиумах в Понто-Каспийском регионе (Ursenbacher et al., 2006; Joger et al., 2007). Безусловно, в число этих «холодостойких» форм входила и *V. renardi*.

В период главного «климатического минимума» плейстоцена, соответствовавшего осташковскому стадиалу (~ 24 – 18 тыс. лет), обитающие в Крымских горах термофильные виды рептилий, могли спускаться на сопредельную равнину либо переходить на приморский склон гор. Чатырдагский массив ограничен с запада и востока невысокими (~ 600 – 750 м н. у. м.) перевалами (см. рис. 3), что теоретически создавало благоприятные условия для миграции рептилий на южный макросклон в холодные эпохи. Впрочем, некоторые виды змей (*C. austriaca*, *V. renardi*) и ящериц (*Darevskia lindholmi* Lantz et Cyrén, 1936, *L. agilis*), составляющие ядро герпетокомплекса нагорья и обладающие высокой терморезистентностью, вероятно, могли сохраняться в долинах, прорезающих северные склоны яйл, даже в максимальную стадию похолодания. В подтверждение данного предположения говорит тот факт, что в ущельях северного и восточного склона Чатырдага произрастают такие реликтовые виды флоры, как *Jasminum fruticans* и *Juniperus excelsa* – элементы прашибляка, сохранявшиеся здесь, по мнению Я.П. Дидуха (1992), с позднего плиоцена. Сохранению теплолюбивой флоры и фауны в среднегорье могли способствовать вертикальные температурные инверсии, обычные

в условиях резко континентального климата с устойчивыми зимними антициклонами (Борисов, 1948; Мони́н, Шишков, 1979). Таким образом, Крымский полуостров в конце валдайской эпохи наверняка служил ледниковым убежищем для степной гадюки. Не вызывает сомнения также существование крупного рефугиума *V. renardi* в Предкавказье. В периоды морских трансгрессий, сопровождавшихся возникновением широкого (до 55 км) Маныч-Керченского пролива, эффект изоляции северо-кавказских популяций, безусловно, усиливался.

На рубеже плейстоцена и голоцена вновь складываются благоприятные условия для фаунистического обмена между Крымом и соседними регионами. Вплоть до заполнения Черноморской впадины водами Средиземного моря (~ 7.1 тыс. лет), уровень новоэвксинского бассейна был ниже современного на 80 – 110 м, на месте Азова простиралась заболоченная низменность, объединенная дельта Дона и Кубани располагалась в 50 км южнее нынешнего Керченского пролива; в регионе господствовали степные ландшафты (к концу оледенения степи продвинулись на север на 50 км, лесостепи – на 300 км) (Симакова, 2005; Байгушева, Титов, 2007; Yena et al., 2005). С этим периодом мы связываем начало завершающей фазы колонизации Крыма *V. renardi* и *L. agilis*. Подвижки «степняков» на север и запад могли быть инициированы не только прогрессирующим потеплением, но и быстрым (до 20 км / год) наступлением Каспия в период раннехвалынской трансгрессии (~ 16 – 14 тыс. лет), когда под водой оказались огромные территории (Свиточ и др., 1999; Завьялов и др., 2002, 2003). В первой половине голоцена на вновь освободившихся от воды территориях в Прикаспии и Предкавказье развивается степная растительность, и на фоне дальнейшего потепления и иссушения климата происходит становление современного степного фаунистического комплекса (Мони́н, Шишков, 1979; Завьялов и др., 2003). В среднем голоцене (~ 7 – 2.7 тыс. лет) в Причерноморье в составе степных ценозов доминировали пон-

тические элементы, генетически связанные со степями Центральной Азии (*Festuca valesiaca*, *Amygdalus nana*, *Spiraea hypericifolia*, виды родов *Stipa*, *Artemisia*, *Linosyris*, *Astragalus*, *Caragana*), в степях юго-востока Украины возрастала роль ксерофильных горнокрымских и кавказских элементов (*Paronychia*, *Genista*, *Thymus*), на яйле сформировались сообщества луговых степей, в предгорье – настоящие степи (Зеленая книга..., 1987; Дидух, 1992). К этому периоду, вероятно, следует относить образование на юге Крымской равнины зон интерградации между голоценовыми вселенцами (*V. r. renardi* и *L. a. exigua*) и формами, изолированными в Крыму с плейстоцена. Переходный характер морфологии южных равнинных популяций *V. renardi* и *L. agilis* вполне может быть обусловлен интрогрессией генов широкоареальных форм. Предполагается, что аналогичный процесс – «растворение» реликтовой формы (*V. b. nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986) экспансивным вселенцем (*V. b. berus*) – происходил в конце плейстоцена в лесостепной зоне Восточной Европы (Zinenko, 2004).

### Благодарности

Выражаю благодарность А.И. Зиненко (Музей природы Харьковского национального университета) за консультации в процессе работы, Е.М. Писанцу, И.Б. Доценко и В.И. Радченко (Зоомузей ННПМ НАНУ, Киев) за предоставление возможности обработки коллекций, С.В. Марченко (Национальный университет «Киево-Могилянская Академия», Киев), С.В. Леонову, Н.М. Ковблюку (Таврический национальный университет, Симферополь) и В.И. Радченко за выполнение фотографий, А.Н. Цвельх (Институт зоологии НАНУ, Киев), И.С. Турбанову (государственная экологическая инспекция г. Севастополь) и Е.В. Беднарской (Симферополь) за предоставление сведений о находках степной гадюки в Горном Крыму, А.И. Зиненко, С.В. Островских (Кубанский государственный университет, Краснодар), Б.Т. Ридушу (Черновицкий национальный университет),

А.Г. Бакиеву (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти), Т.И. Котенко (Институт зоологии НАНУ) и С.Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург) за предоставление необходимых литературных источников, С.А. Шарыгину (Государственный Никитский ботанический сад, Ялта), Н.М. Ковблюку, С.В. Островских и В.Ю. Ратникову (Воронежский государственный университет) за ценные критические замечания. Особую признательность выражаю К.В. Титовой, без моральной поддержки которой эта работа вряд ли была завершена.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байгушева В.С., Титов В.В.* 2007. Природная среда и условия жизни охотников на зубров в Приазовье // *Вестн. антропологии. Науч. альманах* (Москва). Вып. 15, ч. 1. С. 113 – 119.
- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю.* 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. науч. центра РАН. 192 с.
- Бакиев А.Г., Ратников В.Ю., Зиненко А.И.* 2007. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна // *Изв. Самар. науч. центра РАН*. Т. 9, № 1. С. 163 – 170.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.* 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Белуженко Е.В.* 2006. Континентальные и субконтинентальные отложения верхнего миоцена – эоплейстоцена Западного Предкавказья: Автореф. ... дис. канд. геол.-минерал. наук. М. 24 с.
- Бонч-Осмоловский Г.А.* 1940. Палеолит Крыма. Вып. 1. Грот Киик-Коба. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 225 с.
- Борисов А.А.* 1948. Климаты СССР. М.: Учпедгиз. 222 с.
- Браунер А.* 1904. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы Европейской России // *Зап. Крымск. горного клуба* (Одесса). 64 с.
- Браунер А.А.* 1905. Предварительное сообщение о пресмыкающихся и земноводных Крыма, Кубанской области, Волынской и Варшавской губерний // *Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей* (Одесса). Т. 28. 14 с.
- Важов В.И.* 1983. Целебный климат. Симферополь: Таврия. 96 с.
- Ведмедеря В.И.* 1989. Гадюки подрода *Reilias* // *Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся*. Киев: Наук. думка. С. 35 – 39.
- Ведмедеря В.И., Зиненко А.И., Гончаренко Л.А.* 2007. Каталог коллекций Музея природы Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина. Змеи (Reptilia: Serpentes). Харьков: Изд-во Харьк. нац. ун-та. 82 с.
- Габлиц К.И.* 1785. Физическое описание Таврической области по ее местоположению и по всем трем царствам природы. СПб.: Типография И. Вейтбрехта. 199 с.
- Герасименко Н.П.* 2005. Палеоэкология среднего и позднего палеолита на археологических памятниках Горного Крыма // *Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий*. Ростов н/Д: ЦВВР. С. 14 – 16.
- Дидух Я.П.* 1992. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). Киев: Наук. думка. 256 с.
- Доценко И.Б.* 2003. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи / Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАНУ. Киев. 85 с.
- Дулицкий А.И.* 2001. Млекопитающие. История, состояние, охрана, перспективы. Симферополь: СОНАТ. 208 с.
- Душевский В.П., Шутов Ю.И.* 1987. Чатырдаг. Симферополь: Таврия. 80 с.
- Ена В.Г., Кузнецов В.Г., Лысенко Н.И.* 1991. Охрана природопроявлений плейстоценовых ландшафтов Горного Крыма // *Экологические аспекты охраны природы Крыма*. Киев: УМК ВО. С. 11 – 14.
- Ждокова М.К.* 2003. Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки *Vipera ursinii* (Reptilia, Viperidae) в Калмыкии // *Современная герпетология* (Саратов). Т. 2. С. 143 – 147.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В.* 2001. Современное распространение и морфологическая характеристика степной гадюки (*Vipera ursinii*) в Поволжье // *Вопросы герпетологии*. М.: Изд-во МГУ. С. 101–104.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Березуцкий М.А., Якушев Н.Н.* 2002. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщ. 3. Генезис фауны и флоры в четвертичное время. Плейстоцен // *Поволж. экол. журн.* (Саратов). № 3. С. 217 – 235.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Забалуев А.П., Якушев Н.Н.* 2003.

Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщ. 4. Генезис фауны и флоры в четвертичное время. Голоцен // Поволж. экол. журн. (Саратов). № 1. С. 3 – 19.

Загороднюк И.В. 1993. Таксономия и распространение серых полевков (Rodentiformes: Arvicolini) фауны Украины // Млекопитающие Украины. Киев: Наук. думка. С. 63 – 76.

Зеленая книга Украинской ССР. Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества. 1987. Киев: Наук. думка. 216 с.

Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б. 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b) // Тр. Зоол. ин-та РАН (Санкт-Петербург). Т. 302. 108 с.

Кармышев Ю.В. 1999. Распространение и морфологическая изменчивость степной гадюки Крыма и сопредельных территорий // Проблемы изучения фауны юга Украины. Одесса; Мелитополь: Астропринт; Бранта. С. 54 – 59.

Кармышев Ю.В. 2001. Распространение и таксономический статус степной гадюки (*Vipera ursinii*) на юге Украины // Вопросы герпетологии: Материалы I съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. М.: Изд-во МГУ. С. 117 – 119.

Киреев В.А. 1987. История формирования герпетофауны Калмыкии и ее зоогеографические особенности // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 59 – 64.

Котенко Т.И. 1989. Темпы роста и линька степной гадюки на Украине // Вестн. зоологии (Киев). № 3. С. 55 – 58.

Котенко Т.И. 2005. Некоторые данные о стациях и плотности популяций *Lacerta agilis tauridica* (Reptilia, Lacertidae) // Вестн. зоологии (Киев). Т. 39, № 5. С. 26.

Котенко Т.И., Кукушкин О.В. 2008. Гадюка степова, *Vipera renardi* (Christ.), – вид Червоної книги України // Знахідки тварин Червоної книги України / Ін-т зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. Київ. С. 101 – 132.

Кукушкин О.В. 2004 а. Распространение, репродуктивные особенности, размерно-возрастная структура и современное состояние популяций степной гадюки, *Vipera renardi* (Christoph, 1861), в Крыму // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сб. науч. тр. Симферополь: СОНАТ. Кн. 1. С. 397 – 424.

Кукушкин О.В. 2004 б. Материалы к изучению герпетофауны Восточного Крыма // НАН Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Симферополь: СОНАТ. Т. 20. С. 119 – 215.

Кукушкин О.В. 2005 а. О морфологическом своеобразии степной гадюки (*Vipera renardi*) Крымского нагорья // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Материалы III науч. конф. Симферополь: Экология и мир. Ч. 2. С. 148 – 153.

Кукушкин О.В. 2005 б. О степной гадюке (*Vipera renardi*) на западном побережье Крыма // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны / Центрально-Черноземный гос. заповедник. Курск. С. 311 – 314.

Кукушкин О.В. 2007. Материалы к познанию раритетной герпетофауны восточного и центрального участков Горного Крыма // НАН Украины. Карадагский природный заповедник. Летопись природы. Симферополь: СОНАТ. Т. 22. С. 217 – 270.

Кукушкин О.В., Котенко Т.И. 2003. Особенности распространения змей на Крымском полуострове. Ч. 2 // Змеи Восточной Европы: Материалы Междунар. конф. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. С. 41 – 45.

Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк. 293 с.

Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Гос. изд-во иностр. лит. 502 с.

Макаров Н.Н., Ключкин А.А. 1999. Свидетельства древнего оледенения Понтиды // Понтида: Приложение к науч.-практ. дискус.-аналит. сб. «Вопросы развития Крыма». Симферополь: Таврия-плюс. С. 18 – 29.

Маркова А.К., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю. 2002. Экосистемы Восточной Европы в эпоху максимального похолодания валдайского оледенения (24 – 18 тыс. лет назад) по флористическим и териологическим данным // Докл. РАН. Сер. географ. Т. 386, № 5. С. 681 – 685.

Мокржецкий С., Дойч А. 1916. Отчет по естественно-историческому музею Таврического губернского земства за 1915 год. Симферополь: Типография Таврич. губерн. земства. 15 с.

Моляк Г.І., Підплічко І.Г. 1955. До палеогеографії Причорноморських степів півдня УРСР у неогені і антропогені // Геологічний журн. (Київ). Т. 15, вып. 1. С. 9 – 25.

Монин А.С., Шишков Ю.А. 1979. История климата. Ленинград: Гидрометеиздат. 407 с.

- Муратов М.В. 1960. Краткий очерк геологического строения Крымского полуострова. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геологии и охране недр. 207 с.
- Муратов М.В., Николаев Н.И. 1940. Четвертичная история и развитие рельефа Горного Крыма // Учен. зап. МГУ. Вып. 48. С. 65 – 73.
- Никольский А.М. 1891. Позвоночные животные Крыма // Зап. Императорской АН. (Санкт-Петербург). Т. 68 (Приложение), № 4. 484 с.
- Новоженев Ю.И. 1982. Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С. 78 – 90.
- Новосад В.В. 1992. Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация, генезис, перспективы рационального использования и охраны). Киев: Наук. думка. 277 с.
- Островских С.В. 2001. Половой диморфизм метрических характеристик головы и ее элементов у степной гадюки // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 147 – 149.
- Островских С.В. 2004. Биология степной гадюки (*Vipera renardi* Christoph, 1861) на Северо-Западном Кавказе: Дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 150 с.
- Островских С.В. 2006. Изменчивость внешней морфологии восточной степной гадюки – *Vipera (Peliias) renardi* на Северо-Западном Кавказе // Современная герпетология (Саратов). Т. 5/6. С. 61 – 70.
- Привалова Л.А. 1958. Растительный покров нагорий Бабугана и Чатырдага. Общее заключение по всему крымскому нагорью // Тр. Гос. Никитского бот. сада (Ялта). Т. 28. 203 с.
- Пузанов И.И. 1931. Предварительные итоги изучения фауны позвоночных Крымского заповедника // Сб. работ по изучению фауны Крымского гос. заповедника. М.; Л.: Гос. мед. изд-во. С. 5 – 39.
- Ратников В.Ю. 2002. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Тр. НИИ геологии Воронеж. гос. ун-та. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. 138 с.
- Санников С.Н., Шлапаков П.И., Петрова И.В., Егоров Е.В., Санникова Н.С. 2003. Феногеографический анализ дифференциации популяций сосны обыкновенной Крыма и смежных регионов // Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана. Алушта: СП ЧИП. С. 115 – 117.
- Сапожников И.В. 2005. Хронология и палеоэкология позднего палеолита Черноморско-Азовских степей // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Ростов н/Д: ЦВВР. С. 84 – 86.
- Свириденко Е.Ю., Кукушкин О.В. 2005 а. Заметки о распространении и численности прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia, Sauria, Lacertidae), в Горном Крыму // Материали I конф. Українського герпетол. тов-ва / Зоол. музей Национального науково-природо-вченого музею НАНУ. Київ. С. 158 – 161.
- Свириденко Е.Ю., Кукушкин О.В. 2005 б. К морфологической характеристике прыткой ящерицы (*Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927) юго-западной части Крымского нагорья // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны / Центрально-Черноземный гос. заповедник. Курск. С. 348 – 352.
- Свиточ А.А., Селиванов А.О., Янина Т.А. 1999. Новейшая история трех морей // Природа. № 12. С. 17 – 25.
- Симакова А.Н. 2005. История развития растительности юга Русской равнины в позднем неоплейстоцене – голоцене // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Ростов н/Д: ЦВВР. С. 89 – 90.
- Сиренко Н.А., Турло С.И. 1986. Развитие почв и растительности Украины в плейстоцене и плиоцене. Киев: Наук. думка. 188 с.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2002. Морфо-экологическая характеристика нижневолжских популяций степной гадюки (*Vipera ursinii*) // Поволж. экол. журн. (Саратов). № 1. С. 76 – 81.
- Табачишина И.Е., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. 2007. К уточнению северной границы распространения восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) в Поволжье // Поволж. экол. журн. (Саратов). № 3. С. 271 – 277.
- Тертышников М.Ф. 1977. Эколого-зоогеографическая характеристика батрахо- и герпетофауны Северо-Западного Кавказа // Фауна Ставрополя. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. Вып. 11. С. 3 – 25.
- Тертышников М.Ф. 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: Ставропольсервисшкола. 239 с.
- Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 1987. Пресмыкающиеся Ставропольского края. Сообщ. 2. Змеи // Проблемы региональной фауны и

экологии животных. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 91 – 137.

Федоров П.В. 2000. Отражение климатических событий плейстоцена в геологической истории Черного моря // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 8, № 5. С. 74 – 81.

Черлин В.А. 1983. Зависимость щиткования змей рода *Echis* от климатических факторов // Зоол. журн. Т. 42, вып. 2. С. 252 – 257.

Чибилев Е.А. 2006. Рептилии Челябинской области. Материалы по распространению и Красной Книге // Природа и культурное наследие Урала: Материалы III регион. науч.-практ. конф. / Челябинский обл. краеведческого музей. Челябинск. С. 106 – 112.

Щербак Н.Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. *Herpetologia Taurica*. Киев: Наук. думка. 240 с.

Червона книга України. Тваринний світ. 1994. Київ: Українська енциклопедія ім. М.Л. Бажана. 493 с.

Brito J.C., Santos X., Pleguezuelos J.M., Fahd S., Llorente G.A., Parellada X. 2006. Morphological variability of the Lataste's viper (*Vipera latastei*) and the Atlas dwarf viper (*Vipera monticola*): patterns of biogeographical distribution and taxonomy // *Amphibia – Reptilia*, Leiden. Vol. 27. P. 219 – 240.

Gvozdik V., Koltik P., Jandzik D., Cordos B., Rehak I. 2007. Phylogenetic relationships among vipers of the *Vipera ursinii – renardi* complex // Programme and Abstracts: 2<sup>d</sup> Biology of the Vipers Conf. Porto. P. 50.

Halpern B., Pechy T., Dankovics R., Major A., Kiss J.B., Zamfirescu S., Zinenko A., Kukushkin O., Ghira I. 2007. Genetic differentiation of the endangered populations of meadow vipers (*Vipera ursinii rakosiensis*, *Vipera ursinii moldavica* and *Vipera renardi*) in East Europe // Programme and Abstracts: 2<sup>d</sup> Biology of the Vipers Conf. Porto. P. 20.

Ivanov M. 2007. Herpetological assemblages from the Pliocene to middle Pleistocene in Central Europe: palaeoecological significance // *Geodiversitas*, Paris. № 29 (2). P. 297 – 320.

Joger U., Dely O.G. 2005. *Vipera (Pelias) renardi* – Steppenotter // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Bd 3. IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag. S. 343 – 354.

Joger U., Fritz U., Guiking D., Kalyabina-Hauf S., Nagy Z.T., Wink M. 2007. Phylogeography of western Palaearctic reptiles – spatial and temporal

speciations patterns // *Zoologischer Anzeiger*, Amsterdam. Vol. 246. P. 293 – 313.

Kalyabina-Hauf S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B., Joger U., Kotenko T.I., Wink M. 2004. Reevaluation of the status of *Lacerta agilis tauridica* Suchov, 1926 // *Rus. J. of Herpetology*, Moscow. Vol. 11, № 1. P. 65 – 72.

Kotenko T.I., Morozov-Leonov S.J., Mezhzhirin S.V. 1999. Biochemical genetic differentiation of the steppe viper (*Vipera ursinii* group) in Ukraine and Romania // Programme and Abstracts of 10<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (SEH). Irakleio. P. 88 – 90.

Kukushkin O.V. 2003. Morphological variation of steppe viper (*Vipera renardi*) from the Crimea // Programme and Abstracts of 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (SEH). Saint-Petersburg. P. 91.

Kukushkin O.V. 2007. Ecology of the prey population of the steppe viper from Chatyrdagh mountain massif (the Crimea) // *Біологія: від молекули до біосфери*. Харків: Планета-Принт. С. 272 – 273.

Kukushkin O.V., Zinenko O.I. 2006. Morphological peculiarities and their possible bearing on the taxonomic status of the Crimean montane populations of the steppe viper, *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Proc. of 13<sup>th</sup> Congress of the Societas Europaea Herpetologica (SEH). Bonn. P. 61 – 66.

Nilson G., Andrén C. 2001. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia: the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, Budapest. Vol. 47, № 2 – 3. P. 87 – 267.

Nilson G., Andrén C., Joger U. 1993. A reevaluation of the taxonomic status of the Moldavian steppe viper based on immunological investigations with a discussion of the hypothesis of secondary intergradation between *Vipera ursinii racosiensis* and *Vipera (ursinii) renardi* // *Amphibia – Reptilia*, Leiden. Vol. 14. P. 45 – 57.

Nilson G., Höggren M., Tuniyev B.S., Orlov N.L., Andrén C. 1994. Phylogeny of the vipers of the Caucasus (Reptilia, Viperidae) // *Zoologica Scripta*, London. Vol. 24, № 4. P. 353 – 360.

Nilson G., Tuniyev B.S., Orlov N., Höggren M., Andrén C. 1995. Systematics of the vipers of the Caucasus: polymorphism or sibling species? // *Asiatic Herpetological Research*, Berkeley. Vol. 6. P. 1 – 26.

Orlov N.L., Tuniyev B.S. 1990. Three species in the *Vipera kaznakowi* complex (Eurosiberian group) in the Caucasus: their present distribution,

possible genesis, and phylogeny // Asiatic Herpetological Research, Berkeley. Vol. 3. P. 1 – 36.

*Szyndlar Z.* 1991. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part 2: Natricinae, Elapidae, Viperidae // *Estudios geologicos*, Kraków. Vol. 47. P. 237 – 266.

*Tuniyev B.S.* 1995. On the Mediterranean influence of the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and its main xerophylous refugia // *Rus. J. of Herpetology*, Moscow. Vol. 2, № 2. P. 95 – 119.

*Tuniyev B.S., Ostrovskikh S.V.* 2001. Two new species of vipers of «kaznakovi» complex (Ophidia, Viperinae) from the Western Caucasus // *Rus. J. of Herpetology*, Moscow. Vol. 8, № 2. P. 117 – 126.

*Ursenbacher S., Carlsson M., Hefler H., Tegelström H., Fumagalli L.* 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // *Molecular Ecology*, Oxford. Vol. 15. P. 3425 – 3437.

*Vremir M.M., Ridush B.* 2005. The Emine-Bair-Khosar «Mega Trap» (Ukraine) // *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung. Österreichische Akademie der Wissenschaften*, Wien. Vol. 14. P. 235 – 239.

*Vremir M.M., Ridush B.* 2006. The paleoenvironmental significance of some Late Pleistocene (Middle Valdai) *Diptera puparia* (Callyphoridae) from the Emine Bair Khosar trap-cave (Chatyrdag, Crimea) // *Archives of Climate Change in Karst: Proceedings of 4<sup>th</sup> Conference «Climate Change: the Karst Record» / Karst Waters Institute Special Publication. Băile Herculane*. Vol. 10. P. 206 – 210.

*Yena An., Yena Al., Yena V.* 2005. «Stankiewicz pine» in Crimea: some new taxonomical, chorological and paleo-landscape considerations // *Dendrobiology*, Solna. Vol. 53. P. 63 – 69.

*Zinenko O.* 2004. New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederya, Grubant & Rudaeva, 1986 and *Vipera berus berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine // *Mertensiella, Rheinbach*. Vol. 15. P. 17 – 28.

**VIPERA RENARDI PUZANOVII SSP. NOV. (REPTILIA: SERPENTES: VIPERIDAE)  
AS A NEW SUBSPECIES OF STEPPE VIPER FROM MOUNTAIN CRIMEA**

**O.V. Kukushkin**

*Karadagh Nature Reserve of Ukrainian National Academy of Sciences  
24 Nauki Str., settlement Kurortnoye, Theodosiya 98188, Ukraine  
E-mail: vipera\_kuk@pochta.ru*

A new subspecies of the steppe viper (*Vipera renardi puzanovi*) from Mountain Crimea is described (with the Chatyrdagh mount massif in the central part of Main Range as a typical territory). In comparison with the typical *V. r. renardi* from its populations of Northern Crimea and mainland Ukraine, *V. r. puzanovi* is characterized by a shorter body, a comparatively low number of elements in many pholidosis structures, and some distinctive peculiarities of the head sculation and color pattern. Besides, it demonstrates a certain convergence similarity with the related mountain taxa from Caucasus and Central Asia. Its holotype (№ 24/1) is deposited in the herpetological funds of Zoological Museum of the National Museum of Natural History (UNAS) in Kiev. Typical habitats of Puzanov's viper are steep stony slopes of gorges with shrub or phrygana-type vegetation and insular groves of deciduous forests or shiblyaks, tomillares and mountain meadow steppes of borderlands of the mountain plateau at altitudes of 500 to 1,000 m a.s.l. A hypothesis of repeated colonization of the Crimean Peninsula by the steppe viper is discussed. Probably, *V. renardi* settled the Crimea in two phases, i) during the final stage of Middle Neopleistocene or the initial phase of Late Neopleistocene (at the end of Riss ice-age or the beginning of Riss-Wurm interglacial), and ii) again in the «xerothermal» epoch of Holocene. It is supposed that the intermittent insulation of the Crimean part of the species range in the periods of greatest temperature falls and the interglacial transgressions of the Black Sea basin has a leading role in the formation of this endemic subspecies.

**Key words:** steppe viper, morphology, *Vipera renardi puzanovi* ssp. nov., Crimean Mountains, Pleistocene, Holocene.