

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕРПЕТОФАУНЫ ДАГЕСТАНА**Л. Ф. Мазанаева¹, Б. С. Туниев²**

¹ *Дагестанский государственный университет
Россия, 367000, Махачкала, Гаджиева, 43-а
E-mail: mazanaev@mail.ru*

² *ФГУ Сочинский национальный парк
Россия, 354000, Сочи, Московская, 21
E-mail: btuniyev@mail.ru*

Поступила в редакцию 25.10.2010 г.

Рассмотрены история биогеографических взглядов о герпетофауне Дагестана и Кавказа в целом. На базе детального анализа хорологии виды сгруппированы в 8 зоогеографических групп. Описаны мезофильные и ксерофильные рефугиумы герпетофауны Дагестана, дано герпетологическое районирование его территории. Территория Дагестана расположена в Палеарктическом подцарстве Голарктического царства и подразделяется между двумя областями: Туранской и Средиземноморской. Граница между областями проходит по стыку северных предгорий и равнин Восточного Предкавказья. Рассмотрены возможные пути исторического формирования герпетофауны региона.

Ключевые слова: герпетофауна, зоогеография, Дагестан.

ВВЕДЕНИЕ

Герпетофауна Дагестана неоднородна по составу и распределению представителей различных зоогеографических групп, что в значительной степени является следствием различного возраста и генезиса ареалов слагающих ее видов. Современный список включает 9 видов амфибий и 42 вида рептилий. Наряду с автохтонными и эндемичными формами здесь встречаются широкоареальные виды, основная часть ареалов которых лежит в европейской части бывшего СССР, в Передней, Средней Азии или в Восточном Средиземноморье. Вместе с тем ряд видов, имеющих основное ядро распространения в Дагестане, встречаются и за пределами республики, проникая на северные склоны Центрального и даже Западного Кавказа.

Особый интерес представляет безусловное родство фауны Дагестана с фаунами Восточного и Южного Закавказья и Иранского нагорья, практически более нигде не отмечаемое по всему Большому Кавказу. В этой связи необходимо определить принадлежность видов к тем или иным биогеографическим группам и дать анализ их современной хорологии в Дагестане и на Кавказском перешейке в целом.

**КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА ДАГЕСТАНА**

Дагестан, площадь которого 50.3 тыс. км², простирается от северо-восточного склона Кавказа до юго-запада Прикаспийской низменности (42°12' – 45° с.ш., 45°08' – 47°35' в.д.). На севере граничит с Калмыкией по долине р. Кума, на западе – со Ставропольским краем и Чеченской республикой, на юге – с Грузией и Азербайджаном по Водораздельному хребту Большого Кавказа и на небольшом протяжении по р. Самур. Высоты колеблются в пределах от –28 до 4466 м н.у.м., средняя высота 1000 м н.у.м. (Гурлев, 1972).

Главной климатической особенностью является аридность климата, наложившая отпечаток на все составляющие природных зон и вертикальных поясов (Агаханиянц, 1981). Дагестан расположен в широтной зоне пустынь, полупустыня является исходной зоной в системе высотных поясов горной части. Она занимает все низменные пространства. Ее распространение по высоте находится в пределах от –28 м н.у.м. (уровень Каспийского моря) до 100 – 150 м н.у.м. у подножья гор. Естественные ландшафты полупустыни сохранились на безводных площадях Терско-Кумской низменности, а южнее они встречаются только на абсолютно не пригодных

для сельского хозяйства участках. На Приморской низменности она занимает первую и вторую морские террасы. В ее пределах имеются ландшафты, не свойственные данной зоне: пойменные леса по Самуру, Сулаку и Тереку, а также луга на низких водоразделах рек Аксай, Ямансу, Ярыксу и Акташ.

Около половины территории Дагестана получает менее 500 мм осадков в год, остальная часть – 500 – 1000 мм и лишь гребни наиболее высоких хребтов – более 1000 мм. Наименьшее количество осадков (около 150 мм) выпадает на севере, а наибольшее (1100 мм) – в верховьях реки Андийское Койсу и на Богосском хребте. Горную часть Дагестана принято делить на три физико-географических района – Внешнегорный, Внутригорный и Высокогорный (Федина, 1963). В основе этого деления лежат не только особенности ведущих компонентов (климат, орография), но и всех других природных компонентов вместе (рис. 1). Вертикальная поясность в Дагестане имеет свои особенности. Е. В. Шифферс (1946) отмечает, что «одни и те же пояса в различных частях Дагестана располагаются не

вовне на одинаковых высотах и выражены не одинаково полно; границы каждого пояса идут ступенчато, и пояса заходят один на другой» (с. 187).

Низменности носят черты климата полупустыни с годовым количеством осадков от 292 (Терекли-Мектеб) до 430 мм (Махачкала). На низменностях континентальный климат на севере несколько смягчается к юго-востоку. Показатели метеостанции «Чечень маяк» (191 мм) соответствуют пустынным. Величина возможного испарения превышает 800 мм.

Климат Внешнегорного района наряду с влиянием Каспия определяется высокой (до 2700 м н.у.м.) грядой передовых хребтов, ограждающих Внутригорный район с северо-запада, севера и северо-востока. Годовое количество осадков резко возрастает на наветренных крутых склонах гор до 900 мм. Сочетание высоких летних температур с орографическими осадками способствовало распространению на высотах от 500 до 1500 м н.у.м. широколиственных лесов. На восточных склонах нижняя граница их распространения проходит на 500 – 600 м н.у.м., на северо-восточных – 800 – 900 м н.у.м., а на наиболее увлажняемых северных склонах – 450 – 500 м н.у.м. в пределах Казбековского и Новоллакского районов (среднегодовое количество осадков – 700 – 900 мм, в летний период – 500 мм).

Во Внутригорном районе основной особенностью климата является сухость, которая особенно хорошо заметна в котловинах, отгороженных барьером передовых хребтов от увлажняющего влияния западных ветров. Сравнительно мягкий климат этого района происходит за счет частых фенных, сильно повышающих зимние температуры. Среднегодовое количество осадков во Внутригорном районе 400 – 600 мм.

В Высокогорном районе смена высотных поясов в западной части соответствует классической последовательности (от степи до субнивальной), на юго-востоке, почти лишенном орографических осадков (являющимся таким же засушливым, как котловины Внутригорного района), развитию древесной растительности мешают распространенные здесь глинистые сланцы. Верхняя граница и вертикальный диапазон распространения степей снижаются с востока на запад по мере увеличения высоты местности, что объясняется климатическими особенностями. Западная часть хорошо увлажняется из-за общего значительного поднятия местности, приводящей к конденсации паров, приносимых запад-

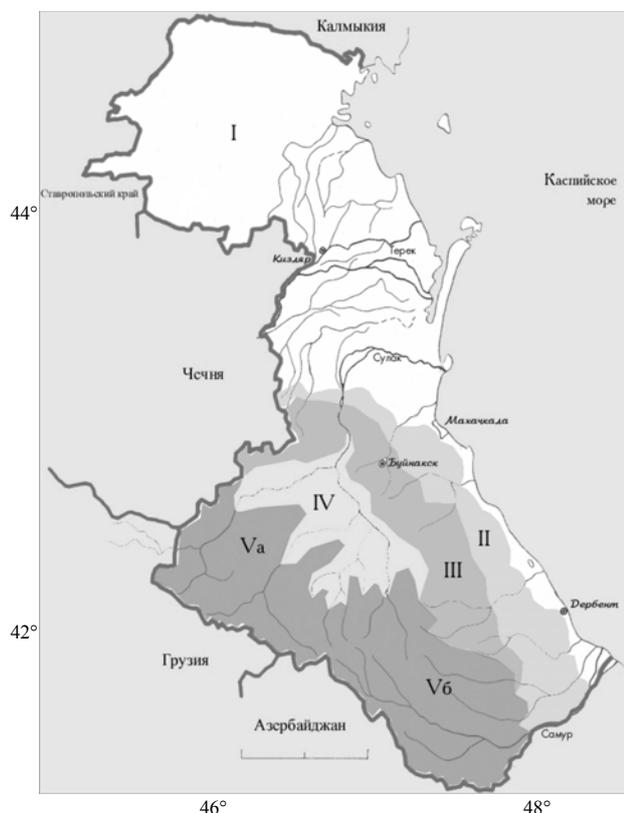


Рис. 1. Карта ландшафтных зон Дагестана: I – низменность, II – предгорья, III – передовые хребты, IV – внутригорный, V – высокогорный: западный (а) и восточный (б) районы

ными и северо-западными ветрами, а в межгорных котловинах (Дидойская, Бежтинская, Нукатлинская) – еще и с Закавказья. Климат пояса лесов Высокогорного района типичен для областей умеренных широт. Средние июльские температуры в пределах высотного распространения пояса колеблются от +11.5 до +15°C, средние январские от -6.6 до -8.7°C. Период, возможный для вегетации древесных пород, длится от 100 до 147 дней. В селении Бежта (1600 м н.у.м.) 141 день в году имеет среднюю суточную температуру свыше +10°C. Такая температура допускает развитие некоторых широколиственных пород и в том числе бука. На высоте 1900 м н.у.м., где широколиственные породы уже отсутствуют, температура июля, определенная методом интерполяции, относительно пунктов Тлярата, Шаури и Сулак – высокогорная, равна +13°C, а период вегетации равен 120 дням (Гурлев, 1972).

ИСТОРИЯ ИДЕЙ

Зоогеографические работы, затрагивающие Кавказ, появились со второй половины XIX в. А. Уоллес (Wallace, 1876), как позже и В. Гаак (1896), разделили Кавказский перешеек по гребню Большого Кавказа, отнеся Предкавказье к Европейской подобласти, а Закавказье – к Средиземноморской. Н. А. Северцов (1877) относил к Средиземноморскому округу весь Большой Кавказ, западное Предкавказье и западное Закавказье, а остальную часть Кавказского перешейка – к Среднеазиатскому округу. По сути дела, в этой, очень близкой к современной, схеме районирования Северцов признавал разнородность фауны Кавказа.

Наиболее полное описание неоднородности происхождения фауны Кавказа сделано К. А. Сатуниным (1910, 1912). В 1912 г. Сатунин разделил Кавказский перешеек на 5 подобластей и 11 округов.

А. М. Никольский (1913) относил к Средиземноморью весь Кавказ, кроме Восточного Предкавказья, выделенного им в Северокавказскую провинцию Среднеазиатской подобласти, рассматриваемого «как клочок пустынь Турана» (с. 252). Он указывал, что «едва ли может быть какое-нибудь сомнение в том, что фауну Кавказа, за исключением некоторых небольших ее частей, следует относить к Средиземноморской подобласти Палеарктической области. В герпетологическом отношении такой взгляд оправдывается наличием в фауне Кавказа многих характерных для Средиземноморской подобласти

родов и видов» (с. 252). К этим родам Никольский относил: *Gymnodactylus* (= *Mediodactylus*), *Agama* (= *Laudakia*), *Ophisaurus* (= *Pseudopus*), *Ophiops* (= *Ophisops*), *Contia* (= *Eirenis*), *Tarbophis* (= *Telescopus*), *Coelopeltis* (= *Malpolon*) и *Pelodytes*, и виды *Typhlops vermicularis*, *Eryx jaculus*, *Vipera ammodytes* (= *V. transcaucasiana*), *Vipera* (= *Macrovipera*) *lebetina*. Наличие же эндемичных видов, по мнению А. М. Никольского, позволяло выделить особую Кавказскую провинцию Средиземноморской подобласти.

М. А. Мензбир (1934) включил Кавказ и Закавказье в Кавказскую подпровинцию Восточносредиземноморской провинции Средиземноморской подобласти Палеарктики. По мнению Мензбира, Кавказ находился под влиянием двух фауногенных центров – Средиземноморского и Центральноазиатского.

И. И. Пузанов (1938) относит к Средиземноморской подобласти всё Закавказье, которое вместе с Греческим архипелагом, Малой Азией, горным Крымом входит в Восточносредиземноморскую провинцию. Северные склоны Эльбурса и Талыша выделены им в Гирканскую провинцию.

Многочисленные последующие работы 40 – 60-х гг. XX в. были основаны главным образом на результатах терио- и орнитологического районирования, где Кавказ помещали то в Средиземноморье (Кузнецов, 1949), то в провинцию широколиственных лесов Европы (Рустамов, 1945; Кузнецов, 1950; Бобринский, 1951).

В зоогеографических работах энтомологов территория равнинного Дагестана была отнесена к прикаспийской подпровинции северотуранской (равнинной) провинции Ирано-Туранской подобласти Сетийской (Сахаро-Гобийской) пустынной области (Емельянов, 1974), либо области Древнего Средиземья (Крыжановский, 2002).

Особо следует остановиться на классической работе «Млекопитающие Кавказа» большого знатока кавказской фауны – Н. К. Верещагина (1959). Критикуя работы авторов, умалявших значение Средиземноморья (к которому Верещагин относил Кавказ), он писал: «Средиземноморье представляло всегда больше возможностей для иммиграции животных и растений, нежели Сахара и Кара-Кумы, но значение его, как самостоятельного древнего формообразовательного центра, от этого не уменьшалось. Правильное толкование понятия «Средиземноморье», а следовательно, и средиземноморского типа фауны, может быть достигнуто лишь при комплексном

освещении природных преобразований, происходивших в кайнозое в пределах средиземноморской геосинклинали. Как известно, Сарматское море, тянувшееся от Гибралтара до Закаспия, позднее – в плиоцене и плейстоцене – неоднократно распадалось на цепь изолированных бассейнов, имевших временами взаимную связь в эпохи трансгрессий. Побережья Арала и северной части Каспия по условиям рельефа и большей континентальности были рано опустынены и выведены из единой системы зональности средиземноморского типа. Тем не менее, остальные участки побережий этой цепи кайнозойских бассейнов, в том числе и Кавказ, унаследовали ряд единых первобытных черт ландшафтов, корни которых уходят в миоцен. Именно поэтому под Средиземноморьем, учитывая его палеогеографическую сущность, следует понимать южные окраины Европы (включая юг Украины и Крым), Северную Африку, Малую Азию, Кавказский перешеек (за исключением Приманьчья), Талыш и Эльбурский хребет» (с. 462). В пределах Дагестана, согласно Верещагину, в горной части расположен Кавказский округ, внутри которого отдельно выделен Дагестанский район, зажатый между мезофитными ландшафтами краевых хребтов Восточного Кавказа. К Дагестанскому району Верещагиным отнесены бассейны Аргуна, Андийского Койсу, Аварского Койсу и Самура. Равнинная часть Дагестана выделена Верещагиным в Терско-Кумский участок подобласти Среднеазиатских пустынь.

Толкование Верещагиным Средиземноморья в целом совпадает с границами флористического Средиземноморья, проведенными М. Рикли (Rikli, 1946), хотя у ботаников биогеографическое положение Кавказа также вызывало длительные споры. Так, П. Буассье (Boissier, 1867) в своей книге «Flora Orientalis» отнёс лесной Кавказ, а также занятые широколиственными и, частично, тёмнохвойными лесами Северную Анатолию и некоторые районы европейской Турции к региону Средней Европы. В «Средиземноморский регион» им, помимо стран, тяготеющих к побережью Средиземного моря, включён и южный Крым.

Не только горный Крым, но и весь Кавказ включали в Средиземноморскую подобласть (провинцию) на территории бывшего СССР В. В. Алёхин (1938) и Е. В. Вульф (1944). На родство кавказских формаций маквиса, гариги, фриганы, широколиственных лесов с такими же формациями Средиземноморья указывали А. А. Гроссгейм (1948) и В. П. Малеев (1946). С ними не со-

глашались Т. И. Исаченко и Е. М. Лавренко (1980), относя Кавказ к двум ботанико-географическим областям: Европейской широколиственной и Афро-Азиатской пустынной, причём Лавренко (1958) считал, что в фитогеографическом смысле лесная область Кавказа по происхождению и экологии родственна широколиственным лесам Европы, а не Средиземноморью. Интересно отметить, что А. А. Гроссгейм в своей знаменитой работе «Флора Кавказа» (1939) относил Восточное Предкавказье к Туранской провинции вместе с пустынями Куро-Араксинской равнины и Апшеронским полуостровом. Позже Е. М. Лавренко (1965) включил эти пустыни (без Восточного Предкавказья) в особую Куро-Араксинскую провинцию Ирано-Туранской подобласти Афро-Азиатской (Сахаро-Гобийской) пустынной области.

А. Л. Тахтаджян (1978), критически переработав большое количество литературы, к Средиземноморской области отнёс предгорную часть Западного Кавказа между Анапой, Краснодаром и Туапсе, остальные части Кавказа отнесены им к Эвксинской и Кавказской провинциям Бореального подцарства и Армено-Иранской, Гирканской и Туранской провинциям Ирано-Туранской области.

К. В. Станюкович (1973) относит Северный Кавказ и Закавказье к типу поясности гор субтропической зоны. Н. К. Верещагин (1959) считал, что сходство и близкое родство териокомплексов Западного Средиземноморья с Кавказом (до Талыша – Эльбурса на востоке) связано с единым временем происхождения и становления высокогорных ландшафтов. Как справедливо писал А. П. Ильинский (1937), под ландшафтом средиземноморского типа биогеографы нередко понимают современный ландшафт Испании, Сицилии, Палестины. На самом же деле, как в западной, так и в восточной части Средиземноморья наряду с ксерофитными ландшафтами гариги, фриганы и нагорных степей имеются реликтовые ландшафты третичных хвойных и широколиственных лесов, мезофитных лугов альпийского и субальпийского типов.

И. С. Даревский (1957 а) рассматривает 7 различных по своему происхождению групп видов и подвидов в герпетофауне Закавказья, в том числе иранскую (*Laudakia caucasia*, *Trapelus ruderatus*, *Eremias strauchi*, *E. pleskei*, *Trachylepis septemtaeniata*, *Eumeces schneideri*, *Ablepharus bivittatus*, *Hemorrhhois ravergieri*, *Eirenis collaris*, *E. punctatolineatus*, *Rhynchocalamus melanocephalus*).

lus, Macrovipera lebetina), малоазиатскую (*Parvolacerta parva, Lacerta strigata, Eirenis modestus, Zamenis hohenackeri*), европейскую (бореальную) (*Emys orbicularis, Anguis fragilis, Coronella austriaca, Elaphe sauromates, Natrix natrix*), средиземноморскую (*Testudo graeca, Malpolon monspessulanus, Natrix tessellata*), восточно-средиземноморскую (*Mauremys caspica, Pseudopus apodus, Ophisops elegans, Typhlops vermicularis, Eryx jaculus, Platyceps najadum, Zamenis situla, Natrix natrix persa*), среднеазиатскую (туранскую) (*Cyrtopodion caspius, Phrynocephalus helioscopus, Eremias arguta, E. velox, Psammophis lineolatum, Gloydus halys*) и автохтонную (*Darevskia saxicola, D. praticola, D. brandti, D. chlorogaster, D. derjugini, Lacerta media, L. agilis brevicaudata, Ablepharus chernovi, Hemorrhoids nummifer, Telescopus fallax iberus, Montivipera raddei, Vipera transcaucasiana*).

Н. Н. Щербак (1984) для различных очагов видообразования в пределах Средиземноморья указывал как ксерофильные, так и мезофильные виды амфибий и рептилий. Этот факт, на наш взгляд, связан с развитием высотно-экологической поясности горных территорий, входящих в состав Средиземноморья и, как следствие, различиями в структуре фауны Средиземноморья. Для Кавказского очага им указано 12 эндемичных видов с 22 формами комплекса «*Darevskia saxicola*», а также *Mertensiella caucasica, Pelodytes caucasicus, Pelias kaznakovi*.

Безусловно, Кавказ, имея несколько центров видообразования, в целом относится к Средиземноморью. Помимо более 25 форм комплекса «*Darevskia saxicola*», здесь, по мнению некоторых авторов (Orlova, Bischoff, 1984; Bischoff, 1988), обитают 5 форм *D. derjugini*, 7 форм *Lacerta agilis* и многие другие Lacertidae. Кроме того, здесь значительно число эндемичных видов амфибий и рептилий. Мезофильный Колхидский центр видообразования с тремя небольшими рефугиумами за его пределами описан ранее (Tuniyev, 1990, 1997). Аналогично были описаны и ксерофильные рефугиумы Кавказского перешейка (Tuniyev, 1995).

Для понимания современной картины распространения амфибий и рептилий в Дагестане для нас особое значение имеет наличие на Кавказе ксерофильного ядра фауны, общего для всего или большей частью для Восточного Средиземноморья. Последний комплекс, в зависимости от характера распространения видов, нередко подразделяется на Средиземноморскую и Восточно-Средиземноморскую группы (Дарев-

ский, 1957 а). Понимание объёма средиземноморской группы варьирует у различных авторов (Соболевский, 1929; Даревский, 1957 а; Алекперов, 1978; Киреев, 1987; Тертышников, 1992; Туниев и др., 2009; Bodenheimer, 1944; Anderson, 1968 и др.). Вместе с тем подавляющее большинство авторов включает в число средиземноморских фаунистических элементов следующие таксоны, распространённые на Кавказе: *Triturus karelinii, Pelophylax ridibundus, Mauremys caspica, Testudo graeca, Ophisops elegans, Pseudopus apodus, Typhlops vermicularis, Eryx jaculus familiaris, Natrix natrix persa, N. tessellata, Platyceps najadum, Telescopus fallax iberus, Malpolon monspessulanus*.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ В ГЕРПЕТОФАУНЕ ДАГЕСТАНА

Анализируя фауну, недостаточно составить списки и оценить количественное соотношение видов. Для понимания современной структуры герпетокомплексов важно выделить географические элементы фауны.

Ареалы амфибий и рептилий Дагестана имеют различные очертания. Изучение экологии этих видов, их современного распространения (Терентьев, 1926; Красовский, 1929, 1932; Шибанов, 1935; Хонякина, 1964; Алхасов, 1981; Orlova, Mazanaeva, 1998; Roitberg et al., 2000; Mazanaeva, 2000, 2001; Mazanaeva, Orlova, 2004; Mazanaeva, Askenderov, 2007) и распределения с привлечением литературы по сопредельным регионам (Алекперов, 1954; Мухелишвили, 1961, 1964, 1970; Лотиев, 1987; Киреев, 1987; Тертышников, 1992), а также оценка фитоландшафтных условий рассматриваемого региона и антропогенных изменений биоценозов позволили выделить зоогеографические группы представителей герпетофауны с достаточно чётким совпадением современных границ их ареалов. Нами условно принималось при предварительном анализе, что к одной зоогеографической группе относятся виды, обладающие сходными ареалами. При этом важно при выделении типов ареалов учитывать их генезис. Как справедливо указывал Е. В. Вульф (1941), было бы неправильно считать, что установление общих ареалов видов покажет само происхождение флоры.

Связь рассматриваемых ареалов с экологическими особенностями видов дает ключ к пониманию современных ареалов представителей амфибий и рептилий в Дагестане. По аналогии с

Зоогеографические группы герпетофауны Дагестана

№	Вид	Средиземноморская	Колхидская	Малокавказская	Кавказская	Переднеазиатская	Европейская	Туранская	Восточно-палеарктическая
1	<i>Lissotriton vulgaris lantzi</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
2	<i>Triturus karelinii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
3	<i>Bufo viridis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
4	<i>Pelobates syriacus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
5	<i>Pelobates fuscus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
6	<i>Hyla arborea schelkownikowi</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
7	<i>Rana camerani</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
8	<i>Rana macrocnemis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
9	<i>Pelophylax ridibundus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
10	<i>Testudo graeca</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
11	<i>Emys orbicularis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
12	<i>Mauremys caspica</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
13	<i>Pseudopus apodus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
14	<i>Anguis fragilis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
15	<i>Cyrtopodion caspius</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
16	<i>Trapelus sanguinolentus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
17	<i>Laudakia caucasia</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
18	<i>Phrynocephalus guttatus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
19	<i>Phrynocephalus mystaceus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
20	<i>Eumeces schneideri</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
21	<i>Eremias arguta</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
22	<i>Eremias velox</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
23	<i>Ophisops elegans</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
24	<i>Lacerta agilis boemica</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
25	<i>Lacerta agilis exigua</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
26	<i>Lacerta strigata</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
27	<i>Lacerta media</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
28	<i>Darevskia praticola</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
29	<i>Darevskia rudis chechenica</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
30	<i>Darevskia caucasica</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
31	<i>Darevskia daghestanica</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
32	<i>Typhlops vermicularis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
33	<i>Eryx jaculus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
34	<i>Eryx miliaris</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
35	<i>Platycephalus najadum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
36	<i>Hemorrhois ravergieri</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
37	<i>Hierophis caspius</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
38	<i>Hierophis schmidti</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
39	<i>Coronella austriaca</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
40	<i>Eirenis collaris</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
41	<i>Eirenis modestus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
42	<i>Elaphe dione</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
43	<i>Elaphe sauromates</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
44	<i>Zamenis hohenackeri</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
45	<i>Malpolon monspessulanus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
46	<i>Natrix natrix persa</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
47	<i>Natrix natrix scutata</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
48	<i>Natrix tessellata</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
49	<i>Telescopus fallax</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
50	<i>Macrovipera lebetina</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
51	<i>Pelias dinniki</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
52	<i>Pelias lotievi</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
53	<i>Pelias renardi</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
	Всего	21	1	1	8	5	9	7	1

флористическими работами (Гроссгейм, 1936) следует признать, что географически-зональная (или поясная в горах) система ареалов соответствует основным этапам исторического развития фауны; в этой системе отражаются этапы и пути становления ареалов животных, в связи с чем выделенные зоогеографические (эколого-географические) группы важны для понимания генезиса фауны.

А. Ф. Емельянов (1974), рассматривая ареалы представителей энтомофауны, писал: «Анализ распространения следовало бы вести по группам, которые объединяют виды со сходным эколого-биологическим профилем, независимо от непосредственной степени их таксономической близости, по группам жизненных форм и т.п., а схемы районирования разрабатывать на основе репрезентативного спектра таких групп, обнимающих весь диапазон условий районированной территории» (с. 498).

В фауне Дагестана мы выделяем 8 зоогеографических групп: средиземноморскую, переднеазиатскую, кавказскую, малокавказскую, европейскую, колхидскую, туранскую и восточнопалеарктическую (таблица).

Ранее, рассматривая герпетофауну Западного Закавказья (Туниев, 1990), мы включали в восточно-средиземноморскую группу *Triturus karelinii*, *Testudo graeca*, *Lacerta media*, *L. strigagata*, *Darevskia praticola*, *Pseudopus apodus*, *Natrix tessellata*, *Platycephalus najadum*. Кроме них, к числу средиземноморских видов в Дагестане, на наш взгляд, должны быть отнесены *Pelobates syriacus*, *Mauremys caspica*, *Ophisops elegans*, *Typhlops vermicularis*, *Eryx jaculus*, *Natrix natrix persa*, *Zamenis hohenackeri*, *Elaphe sauromates*, *Hierophis caspius*, *Eirenis modestus*, *Telescopus fallax*, *Malpolon monspessulanus*, *Macrovipera lebetina*.

При рассмотрении общей хорологии средиземноморских видов амфибий и рептилий исследователями отмечалось их расселение вдоль территории, прилегающей к берегам Средиземного моря, Балканского полуострова, Южного Крыма и отдельных, преимущественно ксерофильных районов Кавказа. В Дагестане средиземноморские виды герпетофауны полностью отсутствуют в высокогорной осевой части Главного хребта (выше 2000 м н.у.м.) и слабо представлены в верхних поясах гор. Ареалы подавляющего большинства средиземноморских видов в Дагестане полукольцом охватывают предгорные районы, вселенцы первой волны сохранились также во внутригорном Дагестане и ущелье среднего течения р. Самур, а более поздние вселенцы занимают равнинные участки.

Из представителей колхидской группы в Дагестане встречается только *Lissotriton vulgaris lantzi*, причем на весьма ограниченной территории мезофильных, преимущественно буковых, лесов в Казбековском районе. Основной ареал колхидских видов охватывает Западное Закавказье и три рефугиума меньших размеров (Бело-Лабинский, Кахетинский и Боржомский) за пределами Колхиды. Как указывалось ранее (Туниев, 1990, 1997), мелкие мезофильные рефугиумы сохранились по всему северному склону Большого Кавказа, до Дагестана включительно.

Ряд видов, приуроченных в своём распространении к Большому Кавказу, иногда с незначительными иррадиациями в Закавказье, объединён нами в кавказскую зоогеографическую группу (*Rana macrocnemis*, *Hyla arborea schelkownikowi*, *Darevskia rudis*, *D. caucasica*, *D. daghestanica*, *Lacerta agilis boemica*, *Pelias dinniki*, *P. lotievi*). Эти виды группируются в две подгруппы: мезофильную западно-кавказскую подгруппу (*Rana macrocnemis*, *Hyla arborea schelkownikowi*, *Darevskia caucasica*, *Pelias dinniki*) и гемиксерофильную восточно-кавказскую подгруппу (*Darevskia daghestanica*, *D. rudis*, *Lacerta agilis boemica*, *Pelias lotievi*). Ареалы этих видов, за редким исключением, занимают исключительно макросистему Большого Кавказа и целиком отсутствуют в равнинных районах Дагестана. Из представителей восточно-кавказской подгруппы лишь *Lacerta agilis boemica* распространена также на Терско-Сулакской низменности, здесь она по численности уступает полосатой ящерице.

Последняя подгруппа проявляет тесные взаимосвязи с малокавказской горно-степной группой видов, единственным представителем

которой в Дагестане является *Rana camerani*. Для малокавказских видов характерно распространение по среднегорным районам Малого Кавказа, с незначительными иррадиациями вглубь Армянского нагорья и реликтивными популяциями в семиаридных котловинах северного склона Большого Кавказа.

Достаточно представительна на Кавказе переднеазиатская группа видов, она неоднородна по составу и разделена нами (Туниев, 1995) на четыре подгруппы в соответствии с характером распространения и высотного распределения. В Дагестане встречаются представители двух подгрупп: иранской и Армянского нагорья.

Виды иранской подгруппы происходят из горных районов Передней Азии и имеют современное распространение от Восточной Анатолии и Армянского нагорья до Иранского нагорья в широком смысле, с иррадиациями в аридные и семиаридные районы Ближнего Востока и Восточного Закавказья до Дагестана на север. В эту подгруппу в пределах рассматриваемого нами региона входят *Laudakia caucasica*, *Eumeces schneideri*, *Hemorrhoids ravergeri*. Ареалы этих видов в Дагестане во многом совпадают с ареалами средиземноморских видов, что, с одной стороны, свидетельствует об экологической близости представителей данных групп, а с другой – подтверждает высказывание Е. В. Вульфа (1944) о недостаточности формальной оценки сходства ареалов без учета генезиса видов.

Представителем подгруппы видов Армянского нагорья (населяют Армянское нагорье с незначительным проникновением в предгорные районы восточной части Кавказского перешейка, до предгорного Дагестана на севере) является *Eirenis collaris*.

К собственно туранской группе нами отнесены следующие виды: *Phrynocephalus mystaceus*, *Ph. guttatus*, *Trapelus sanguinolentus*, *Cyrtopodion caspius*, *Eremias velox*, *E. arguta*, *Eryx miliaris*. Основная часть ареалов представителей этой группы лежит в Средней Азии и южном Казахстане. По полупустынным и сухостепным ландшафтам часть видов проникает в Центральную Азию на востоке и Восточное Предкавказье на западе.

К восточнопалеарктической группе отнесён лишь один полиморфный вид – *Elaphe dione*, имеющий широкое современное распространение от Южной Украины до Дальнего Востока.

Пожалуй, наиболее искусственно объединённой группой видов следует признать так на-

зываемую европейскую зоогеографическую группу. В её состав нами условно включены *Bufo viridis*, *Pelophylax ridibundus*, *Pelobates fuscus*, *Emys orbicularis*, *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis exiguua*, *Natrix natrix scutata*, *Coronella austriaca*, *Pelias renardi*. Из перечисленного состава следует, что в эту группу попали как виды мезофильные, имеющие значительное распространение в Европе (*P. ridibundus*, *E. orbicularis*, *A. fragilis*, *C. austriaca*, *Natrix natrix scutata*), так и представители со степным характером ареала. Такие виды, как *Pelophylax ridibundus* и *Emys orbicularis* рядом авторов включаются в средиземноморскую или европейско-средиземноморскую группу. С другой стороны, Кавказ указывается областью возникновения и в дальнейшем – основным плейстоценовым рефугиумом для таких животных как *Lacerta agilis* (ssp.var.), *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*. Широкое современное распространение этих рептилий на Кавказском перешейке свидетельствует, скорее, в пользу возможности включения их в кавказскую (или европейско-кавказскую) группу. С плейстоценовыми рефугиумами Восточного Предкавказья связывают *Pelias renardi* (Nilson, Andren, 2001) и *Pelobates fuscus* (Crottini et al., 2007). Кроме того, имеющиеся палеонтологические находки свидетельствуют о длительном существовании на Кавказском перешейке *Pelophylax ridibundus* и *Emys orbicularis*, что могло бы быть прямым подтверждением автохтонности этих видов для данной территории.

Завершая обзор зоогеографических групп герпетофауны Дагестана, отметим особенности высотного распределения их представителей. Общеизвестно, что в горах и, в частности, на Кавказе в зависимости от крутизны, экспозиции, литологии и других особенностей склонов отдельные высотно-экологические пояса могут взаимно проникать, меняться местами и выпадать полностью. Но, отвлекаясь от перечисленных исключений, отметим кардинальную схему: в горном Дагестане нижняя горная ступень занята средиземноморскими видами при участии переднеазиатских и туранских видов, выше появляются кавказские виды, вновь обогащаемые в среднегорье хоть и обеднённой, но средиземноморской группой видов (реликтов первой волны вселения). Верхние пояса гор Дагестана заняты представителями кавказской и европейской групп.

Равнинные участки северного Дагестана заняты, главным образом, представителями туранской группы, при наличии средиземномор-

ских, европейских и восточнопалеарктических фаунистических элементов.

РЕФУГИУМЫ ДАГЕСТАНА

Мезофильные рефугиумы Дагестана

Основные мезофильные рефугиумы Кавказа расположены за пределами Дагестана в западной части Кавказского перешейка и в Гирканике (Туниев, 1990, 1998; Tuniyev, 1990, 1997). Тем не менее, в Дагестане сохранилось как минимум три микрорефугиума мезофильной биоты. Один из них расположен в районе Бежтинского заказника (Львов, 1981; Яровенко и др., 2004) и представляет собой продолжение описанного нами (Туниев, 1990) Кахетинского рефугиума на северном склоне относительно невысокого в этом районе Главного хребта. Только к этому району Дагестана приурочено распространение *Darevskia rudis*. Второй микрорефугиум расположен в нижнем течении р. Самур и представляет наиболее северный вариант дериватов гирканских лесов. Развитие здесь уникальных лесов, богатых лианами, редкими реликтами и эндемиками на фоне полупустынной растительности, по мнению П. Л. Львова (1981), обусловлено обилием тепла и света, длительным вегетационным периодом, близостью грунтовых вод, множеством родников и ручьев, а также довольно высокой относительной влажностью воздуха (79%). Наконец, третий небольшой участок с трегичными мезофильными реликтами отмечен в Казбековском районе (Тимухин, Туниев, 2008) – с уникальными для Дагестана локалитетами *Lissotriton vulgaris lantzi* (Mazanaeva, 2000).

Ксерофильные рефугиумы Дагестана

В Дагестане распространены представители трех крупных ксерофильных групп: туранской, переднеазиатской и средиземноморской, однако первая представлена исключительно поздними вселенцами, тогда как средиземноморская и переднеазиатская группы существуют здесь давно и их представители пережили на Кавказе драматические события плейстоцена в ксерофильных рефугиумах.

Для Кавказского перешейка было описано 6 ксерофильных рефугиумов герпетофауны (Туниев, 1985; Tuniyev, 1997), два из которых расположены в Дагестане. Первый рефугиум сохранился на Каспийском побережье предгорного Дагестана. Второй (сборный) рефугиум включает в себя семиаридные среднегорные котловины

между Боковым и Скалистым хребтами, часть которых расположена в Дагестане (Гунибская, Ботлихская), остальные – в Чечне, Ингушетии, Северной Осетии (Алании) и Кабардино-Балкарии (Итумкалинская, Таргимская, Ассинская, Армхийская, Садоно-Унальская и др.).

Прежде чем рассмотреть фауну амфибий и рептилий перечисленных участков, уместно проанализировать их современные фитоценозные условия, поскольку известно, что прохорез совершается не отдельными видами, а, как правило, сообществами в целом (Чхиквадзе, 1991).

Каспийское побережье Дагестана, сложенное отрогами Восточного Кавказа, покрыто первичными и вторичными шибляками, группировками из дуба скального и пушистого, чередующихся с арчевым редколесьем, зарослями ксерофильных кустарников. Выше по склонам прерывистой неширокой полосой представлены букняки. В устье р. Самур развит лиановый лес с участием лапины крылоплодной, плюща Пастухова, обвойника греческого и др., сближающих этот участок по облику с лесами Талыша и представляющего наиболее северный дериват лесов гирканского типа.

Восточно-кавказские рефугиумы ореоксерофитов, включая шибляки и фриганы, расположены вдоль юрской сланцевой депрессии северного склона Большого Кавказа, между Боковым и Скалистым хребтами и во внутригорном известняковом Дагестане. Это серия семиаридных котловин, протянувшаяся от внутреннего Дагестана до верховий р. Кубань. В сложениях растительности принимают участие можжевельники, держи-дерево, вишня серая, пузырник восточный, барбарис, трагокантовые астрагалы и многие другие. Возраст этой растительности трактуется по-разному, но большинство авторов придерживаются мнения об её плиоценовом происхождении (Краснов, 1894; Гроссгейм, 1948 и др.). По мнению А. К. Галушко (1974), семиаридные котловины Чечни и Ингушетии моложе расположенных с запада и востока котловин Кабардино-Балкарии и Дагестана и, по-видимому, не старше голоцена. Остатки ксерофильной флоры на гребнях, разделяющих котловины, свидетельствуют в пользу существования единого обширного средиземноморского рефугиума от Приэльбрусья до Дагестана, распавшегося позднее на ряд микрорефугиумов в плейстоцене, в различной степени сохранности дошедших до нас.

Следует отметить, что на Кавказе различные по возрасту и происхождению реликтовые

типы растительности и их рефугиумы зачастую находятся по соседству, на ограниченной территории. Это правило, повторяющееся во всех регионах Кавказа, отображает результат многократного перемещения вертикальной поясности растительности, имевшего место уже в плиоцене и, особенно, в плейстоцене-голоцене. Только для голоцена таких подвижек насчитывается 11 (Квавадзе, Рухадзе, 1989). В семиаридных котловинах Восточного Кавказа ореоксерофитная растительность произрастает на крутых склонах восточной экспозиции, тогда как склоны западной экспозиции покрыты мезофильными лесами. В Дагестане наблюдается максимальная аридизация среднегорья по сравнению со всем Восточным Кавказом, вместе с тем здесь в 1964 г. на крутом левом берегу р. Андийский Койсу у с. Тлох был обнаружен средиземноморский вид – эриантус Равенны (*Erianthus ravennae*) в комплексе с нагорными ксерофитами кермековидкой Оверина, шалфеем седоватым и др. (Львов, 1981). Эриантус Равенны кроме указанного локалитета во внутригорном Дагестане встречается вдоль нижнего течения Терека и Сулака, а также в ложбинах Терского песчаного массива. Для Итум-Калинской котловины (Чечня) было указано наличие четырёх групповых локальных дизъюнкций в одном рефугиуме: 1 – степных видов; 2 – ореоксерофитов; 3 – шибляка и 4 – широколиственных лесов (Галушко, 1974).

В соответствии с пестротой растительности сложны герпетокомплексы различных регионов Кавказа, тем не менее, ядро фауны всегда определимо, независимо от рассматриваемой ксерофильной либо мезофильной группы животного мира.

Наличие близкородственных форм *Lacerta agilis*, *Darevskia «saxicola-complex»*, близкородственных видов родов *Pelias*, *Hierophis*, *Eirenis* на сравнительно ограниченной территории, по аналогии с флористическими примерами, говорит о гетерогенности фауны рассматриваемого региона и об их принадлежности к различным географическим элементам, различающимся во времени происхождения или проникновения на территорию региона. Неодинаковое положение они занимают и сейчас: наряду с широко распространенными видами мы наблюдаем угнетенные реликтовые виды. Все это подтверждает, что неоднократные перемены климата создавали возможность формирования одних и тех же экологических групп за счет различных географических элементов или за счет видов одного проис-

хождения, но относящихся к разным историческим периодам.

Предгорно-Дагестанский рефугиум расположен вдоль предгорий от левобережья р. Сулак у аула Зубутль на севере до низовой р. Самур на юге. По сравнению с другими ксерофильными рефугиумами Кавказского перешейка в видовом отношении он несколько обеднён. Примечательно, что помимо средиземноморских видов здесь представлен в значительном объёме и иранский комплекс видов (*Laudakia caucasia*, *Eumeces schneideri*, *Hemorrhois ravergieri*), а из представителей Армянского нагорья, столь характерных для Араксинской части Куро-Араксинского рефугиума (Туниев, 1995), здесь отмечен только *Eirenis collaris*. У северной границы рефугиума расположен песчаный бархан Сарыкум с таким характерным туранским видом, как *Phrynoscephalus mystaceus*.

Рефугиумы северо-восточного Кавказа – семиаридные котловины внутригорных районов. В силу понятных исторических причин – наиболее обеднённые в видовом отношении среди всех известных рефугиумов ксерофильной биоты Кавказа. Вместе с тем набор видов герпетофауны столь специфичен, а сопутствующая им флора и фауна других групп столь характерны для более южных широт, что этот район заслуживает выделения и описания как дериват средиземноморских ценозов. Средиземноморские виды представлены в каждой котловине Восточного Кавказа в разных сочетаниях: так, *Elaphe sauromates*, *Eirenis modestus* и *Lacerta media* известны из восточной части рефугиума в пределах Дагестана, в то время как остальные виды (*Platyseps najadum*, *Zamenis hohenackeri*) встречаются и западнее, в большинстве семиаридных котловин. Из иранских видов на востоке рефугиума (в пределах Дагестана) сохранились *Laudakia caucasia* и *Hemorrhois ravergieri*. Зато примечателен факт наличия почти во всех котловинах видов, идентичных или очень близких к малокавказским, в том числе *Rana camerani* и *Pelias lotievi*.

ГЕРПЕТОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ ДАГЕСТАНА

Территория Дагестана расположена в Палеарктическом подцарстве Голарктического царства и подразделяется между двумя областями: Туранской и Средиземноморской. Граница между областями проходит по стыку северных пред-

горий и равнин Восточного Предкавказья вдоль условной линии Шахмал – Тюбе – по р. Шароузень до Кумтор-Кала – затем к каналу им. Октябрьской Революции – Кизилюрт – Хасавюрт – Цияб-Цолода и далее уходит на территорию Чеченской республики (рис. 2).

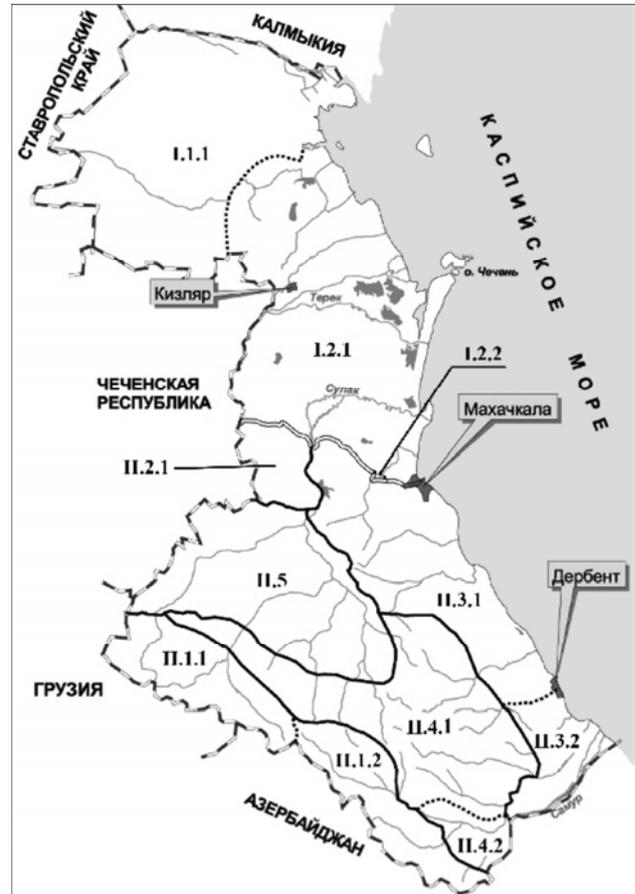


Рис. 2. Схема герпетогеографического районирования Дагестана

ГОЛАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО ПАЛЕАРКТИЧЕСКОЕ ПОДЦАРСТВО I. ТУРАНСКАЯ ОБЛАСТЬ

(Северо-Каспийская провинция)

I.1. Ногайский округ

I.1.1. Ногайский район

I.2. Терско-Сулакский округ

I.2.1. Терско-Сулакский район

I.2.2. Сарыкумский район

II. СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ОБЛАСТЬ (Кавказская провинция)

II.1. Гутон-Курушский округ

II.1.1. Бежта-Тляртинский район

II.1.2. Верхне-Самурский район

II.2. Осетино-Чеченский лесной округ

II.2.1. – Казбековский (Акташский) район

II.3. Предгорно-Дагестанский округ

II.3.1. Махачкалинский район

II.3.2. Дербентский район

II.4. Нагорно-Дагестанский округ

II.4.1. Богосско-Курахский район

II.4.2. Самурский район

II.5. Внутригорный округ известнякового Дагестана

I. ТУРАНСКАЯ ОБЛАСТЬ

На территории равнинного Дагестана расположена юго-западная часть Северо-Каспийской провинции, подразделяющейся на два округа – **Ногайский и Терско-Сулакский**. Граница между округами проходит по р. Новая Сулла-Чубутла к г. Кочубею, далее по р. Прорва к Каспийскому морю. Для провинции характерно присутствие туранских и восточно-палеарктических видов, широкое представительство в обводненных участках европейских видов амфибий, а также *Emys orbicularis*, *Natrix tessellata*, *Natrix natrix scutata*. Здесь для ряда средиземноморских видов отмечен северный предел распространения (*Darevskia praticola*, *Lacerta strigata*, *Pseudopus apodus*, *Eryx jaculus*).

I.1. Ногайский округ (и Ногайский район)

Занимает Ногайскую степь, или Терско-Кумские пески. Для округа характерны туранские виды (*Phrynocephalus mystaceus*, *Ph. guttatus*, *Trapelus sanguinolentus*, *Eremias velox*, *E. arguta*, *Eryx miliaris*), а также средиземноморские виды (*Malpolon monspessulanus* и *Hierophis caspius*).

I.2. Терско-Сулакский округ

Занимает южную часть Прикаспийской низменности и состоит из двух районов – **Терско-Сулакского и Сарыкумского**. Здесь по-прежнему обычен *Hierophis caspius*, но отсутствуют *Malpolon monspessulanus* и псаммофильный комплекс туранских видов (*Phrynocephalus mystaceus*, *Ph. guttatus*, *Trapelus sanguinolentus*, *Eryx miliaris*), за исключением Сарыкумского района, где представлена реликтовая популяция *Phrynocephalus mystaceus*. Для этого округа характерна *Pelias renardi*, отсутствующая на всей остальной территории Дагестана. Здесь на северном пределе ареала вдоль Терека и Сулака интразонально проникают *Darevskia praticola* и *Hyla arborea schelkownikowi*, и на южном пределе заканчивается основная часть ареала *Pelobates fuscus*, лишь незначительно проникающая в окрестности Махачкалы. Подавляющую часть этой полупустынной и пустынной территории насе-

ляют только два вида (*Eremias arguta* и *E. velox*), что явилось основанием для включения этого округа в Туранскую область.

II. СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ОБЛАСТЬ

Горный Дагестан занимает восточную часть Кавказской провинции Средиземноморской области и разделен нами на 5 округов и 8 районов.

II.1. Гутон-Курушский округ

Южная граница округа проходит по гребню Главного хребта вдоль государственной границы с Грузией и Азербайджаном. Северная граница начинается от государственной границы с Грузией и проходит по правобережью р. Андийское Койсу до хр. Кад, по гребню которого тянется до г. Аддала-Шухгельмеэр, далее по северной границе Тляртинского района до г. Гутон, затем по южной границе Чародинского района и северной границе Рутульского и Ахтынского районов до г. Гестинкиль и, пересекая р. Самур, граница проходит через вершину г. Шалбуздаг к границе с Азербайджаном на вершины Ярыдаг и Базардюзи.

Для округа характерны высокогорные кавказские мезофильные виды – *Rana macrocnemis*, *Darevskia caucasica*, *D. rudis*, *Pelias dinniki*, широкое распространение европейских видов *Bufo viridis* и *Coronella austriaca*, максимальное на Северном Кавказе проникновение в горы *Natrix natrix persa* и *N. tessellata*, полное отсутствие представителей остальных зоогеографических групп герпетофауны.

Округ включает два района: **Бежта-Тляртинский** (восточный предел ареала *Darevskia rudis chechenica*) и **Верхне-Самурский** (из вышеперечисленных видов в последнем выпадает *Darevskia rudis* и становится крайне редкой *Pelias dinniki*).

II.2. Осетино-Чеченский лесной округ представлен в Дагестане одним районом – **Казбековским (Акташским)**. На севере граница тянется по лесистым предгорьям к югу от линии Цияб-Цолода – Хасавюрт – Бавтугай до р. Сулак, затем вверх по течению левобережья р. Сулак до хр. Салатау, по гребню которого выходит к границе Чеченской республики. Для района характерно наличие уникальной для Дагестана популяции *Lissotriton vulgaris lantzi* и широкой представленности *Darevskia praticola*.

II.3. Предгорно-Дагестанский округ

Граница участка проходит от р. Сулак по гребням хребтов Гимринский, затем Чонкатау к пер. Нагрелабек и далее по предгорьям, пересе-

каемым мелкими реками Каспийского побережья до бассейна среднего и нижнего течения р. Гюльгерычай – к р. Самур и границе с Азербайджаном. Для округа характерно высокое представительство средиземноморских видов (в том числе *Triturus karelinii*) при участии переднеазиатских, европейских и отдельных элементов туранских (*Eremias arguta*, *E. velox*) и восточно-палеарктических видов. Здесь проходит северная граница распространения всех переднеазиатских (*Laudakia caucasia*, *Eumeces schneideri*, *Eirenis collaris*, *Hierophis schmidtii*, *Hamerrhois ravergieri*) и большинства средиземноморских видов (*Pelobates syriacus*, *Testudo graeca*, *Mauremys caspica*, *Typhlops vermicularis*, *Eirenis modestus*, *Zamenis hohenackeri*, *Platyceps najadum*, *Telescopus fallax*, *Macrovipera lebetina*). Из средиземноморских видов в этом округе отсутствует *Darevskia praticola*.

Округ включает два района: **Махачкалинский** и **Дербентский**. Граница между районами проходит по горе Джалган, разделяющей бассейны рек Дарвагчай и Рубас.

II.3.1. Махачкалинский район. Занимает северную часть округа, до бассейна р. Гюльгерычай на юге. Здесь широко представлены *Pelobates syriacus*, *Testudo graeca*, *Mauremys caspica*, *Pseudopus apodus*, *Laudakia caucasia*, *Lacerta strigata*, *Typhlops vermicularis*, *Eryx jaculus*, *Eirenis modestus*, *Platyceps najadum*, *Telescopus fallax*, *Zamenis hohenackeri*, *Natrix tessellata*, *Natrix natrix persa*, *Elaphe sauromates*, *Macrovipera lebetina*. В этом районе расположены южные пределы распространения *Pelobates fuscus*, *Hierophis caspius*, симпатричного здесь с *Hierophis schmidtii*. Слабо представлены *Triturus karelinii* и *Hamerrhois ravergieri* и полностью отсутствуют *Ophisops elegans* и *Eumeces schneideri*. По долине р. Джангакулачай (Количи) в этом районе необычно низко спускаются кавказские виды (*Darevskia daghestanica* и *Pelias lotievi*).

II.3.2. Дербентский район. Занимает южную часть округа, к югу от г. Джалган. В Дербентском районе на северном пределе распространения появляются такие виды, как *Ophisops elegans* и *Eumeces schneideri*. Здесь расположено большинство находок *Triturus karelinii*, но практически отсутствуют *Laudakia caucasia* (появляется в нижнем течении Самура и р. Курах – приток Гюльгерычая), *Zamenis hohenackeri*, *Hamerrhois ravergieri*, известные в Махачкалинском районе. Здесь уже отсутствуют *Pelobates fuscus* и *Hierophis caspius* и становятся обычными *Pelobates syriacus* и *Hierophis schmidtii*.

II.4. Нагорно-Дагестанский округ

Самый крупный округ, занимает нагорный, преимущественно сланцевый Дагестан. Для округа характерны кавказские гемиксерофильные виды герпетофауны (*Lacerta agilis boemica*, *Darevskia daghestanica*, *Pelias lotievi*) при значительном участии видов европейской зоогеографической группы. Округ разделен нами на два района: **Богосско-Курахский** и **Самурский**.

II.4.1. Богосско-Курахский район. Занимает большую часть округа от Богосского хребта на западе до г. Гестинкиль на востоке. В районе имеют широкое распространение кавказские виды *Rana macrocnemis*, *Lacerta agilis boemica*, *Darevskia daghestanica*, *Pelias lotievi*, а также малокавказский вид *Rana camerani*, но практически отсутствуют средиземноморские и переднеазиатские виды: по долине р. Казикумухское Койсу (бассейн р. Каракойсу) кинжально проникает *Laudakia caucasia* (до окр. с. Кума, Лакский район, 1259 м н.у.м., окр. с. Шахува, 1226 м н.у.м.) и на верхнем высотном пределе локально встречаются *Lacerta media* (окр. с. Амсар, окр. с. Лучек, Рутульский район, 1436 м н.у.м.) и *Lacerta strigata* (окр. с. Кумух, Лакский район, 1512 м н.у.м., окр. с. Читур, 1850 м н.у.м.).

II.4.2. Самурский район. Очерчен от г. Гестинкиль по водораздельному хребту рек Самур и Гюльгерычай до р. Самур у с. Мугерган и далее вверх по государственной границе с Азербайджаном до г. Ярыдаг, затем к г. Шалбуздаг и, пересекая р. Самур, замыкается на г. Гестинкиль. В этом районе, помимо встречающихся в Богосско-Курахском районе видов, появляются *Hyla arborea*, *Laudakia caucasia*, *Lacerta media*, *L. strigata*, *Darevskia praticola*, *Hamerrhois ravergieri*, *Platyceps najadum*, *Natrix tessellata*.

II.5. Внутригорный округ известняково-го Дагестана

Внутригорный, преимущественно известняковый Дагестан, расположен в пределах семиаридных котловин Андийского и Аварского Койсу, Сулакского каньона и разделяющих их хребтов. Данный округ в целом соответствует выделенному Верещагиным (1959) Дагестанскому териогеографическому району аридных ландшафтов в окружении мезофильных ландшафтов. Это наиболее оригинальный горный округ в пределах всего Большого Кавказа, представляющий высокую научную и природоохранную ценность. Здесь в окружении кавказских и европейских видов высоко представительство реликтовых средиземноморских видов и наличие ре-

ликтовых переднеазиатских видов: *Laudakia caucasia*, *Lacerta strigata*, *L. media*, *Eirenis modestus*, *Elaphe sauromates*, *Natrix tessellata*, *Platyceps najadum*, *Zamenis hohenackeri*, *Hamerrhois ravergeri*.

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ГЕРПЕТОФАУНЫ ДАГЕСТАНА И ЕЕ ОСНОВНЫХ РЕФУГИУМОВ

Было бы наивно полагать, что даже самая совершенная классификация ареалов и, как следствие, зоогеографических групп любого региона будет достаточной для решения вопроса о происхождении фауны. Для понимания причин современного характера распространения представителей различных зоогеографических групп в Дагестане и на Кавказском перешейке в целом и условий сохранения основных мезофильных и ксерофильных рефугиумов нужно обратиться к известному палеоматериалу. К сожалению, этот материал не столь велик, но, тем не менее, он позволяет судить об общих тенденциях развития герпетофауны Кавказа. Если же учесть достаточно полные сведения по ископаемым млекопитающим Кавказа (Верещагин, 1959) и палеоботаническую летопись, то можно попытаться реконструировать ход становления герпетоконплексов перешейка. По мнению А. И. Толмачева (1952), трудно себе представить что-либо более вредное, чем попытки «исторического» теоретизирования, производимого исключительно на ботанико-географических данных без углубленного рассмотрения тех результатов геологических исследований, с которыми фитогеограф обязан считаться.

Домиоценовая история Кавказа большинством авторов (Верещагин, 1959; Даревский, 1967; Алекперов, 1978 и др.) описывается как история тропического гористого острова в Тетисе с пышной влаголюбивой флорой. Конечно же, в любых горах возникают местные условия эдафической сухости, например, на скалах и крутых склонах, что влечёт к появлению растений ксерофитов. Однако для развития ксерофильной растительности как пояса уже требуется значительно большего – соответствующего изменения климата. В этой связи весьма вероятно, что до миоцена Кавказ был более влажным, чем расположенная южнее гористая суша, простирающаяся от Афганистана через Центральный Иран, Малую Азию, Балканы и до Альп, для которой считается установленным факт непрерывного существования горного пояса аридного климата

с мелового периода с соответствующими субтропическими гемиксерофильными фито-ландшафтами (Криштофович, 1954; Колаковский, 1974 а, б). Ископаемая герпетофауна домиоценового Кавказа представлена среднеюрским морским крокодилем *Stenosaurus* sp. из Нагорного Дагестана (Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988), следы динозавров на нижнемеловых известняках Сатаплии в Западной Грузии (Габуниа, 1951), *Mosasaurus* sp. позднемелового периода Азербайджана (Габуниа, 1958) и олигоцен-нижнемиоценовыми находками из Бенара в Южной Грузии, откуда определены *Palaeochelys gabunii* (Emydidae), *Ergilemys meschethica* (Testudinidae), *Trionyx* sp. (Trionychidae) (Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988).

Со среднего сармата Кавказ становится полуостровом Переднеазиатской суши (Верещагин, 1959; Даревский, 1963; Меницкий, 1984), к которой также присоединялись Анатолия и Балканы. А. А. Колаковский (1974 а) предполагает, что флористический обмен между Европой, Кавказом и Восточной Азией происходил до верхнего миоцена, причём, если Большой Кавказ оставался с трёх сторон окружённым морем и сохранял морской тропический климат, то основание перешейка испытывало уже значительную континентализацию и давало предпосылки для развития семиаридных ландшафтов в окружении гумидных. Предполагаемое развитие климатов и ландшафтов может объяснить наличие *Chelonia caucasica* на Чёрной речке (Северный Кавказ) и гигантской сухопутной черепахи типа *Ergilemys meschethica* помимо Бенары ещё и в Ахалцихе (Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988).

В миоцене процессы «бореализации» захватывают практически весь Кавказ. Так, из среднего сармата ряда пунктов Восточной Грузии до 70% видов деревьев уже относятся к листопадным породам (Палибин, 1935). А. А. Гроссгейм (1936), сопоставляя с этой флорой верхнемиоценовую флору Малой Азии, приходит к выводу, что они обнаруживают большую близость и характеризуются той же смесью бореальных и субтропических элементов. Н. К. Верещагин (1959) считал, что этот факт начавшегося процесса «бореализации» флоры важен для понимания дальнейшей эволюции фауны, так как в сармате на Кавказском полуострове появляются представители гиппарионовой фауны. Особый интерес для воссоздания миоценовых ландшафтов и фаунистических связей Передней Азии с Кавказом представляет фауна горы Сехенд у

Мераге (Марага) в Иране. Из рептилий известны только остатки сухопутной черепахи (Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988), зато млекопитающие представлены почти 40 видами (Primates, Carnivora, Tubulidentata, Proboscidea, Perissodactyla, Artiodactyla) и птицы – *Struthio* sp., *Urmiornis maraghanus* (Верещагин, 1959). По мнению Верещагина, явное преобладание обитателей открытых пространств, при наличии форм, обитающих и в субтропических лесах, позволяют говорить о смешанных саванногилейных ландшафтах, свойственных в миоцене северным частям современного Иранского нагорья. В Малой Азии верхнемиоценовые млекопитающие, обнаруженные под Стамбулом, Верхним Гедизом, Мугли, в Галатии и Каппадокии, однотипны с захоронениями на Самосе и на Балканах у Афин – Пикерми (Верещагин, 1959). Н. К. Верещагин считал, что фаунистический комплекс Марагинского типа был, вероятно, характерен для всей Передней Азии, подтверждением чему служит генезис ландшафтов Малой Азии, более того, в целом верхнемиоценовая фауна зверей Передней Азии, Кавказа, Крыма и Балкан обнаруживает большие черты сходства. Интересно, что А. А. Гроссгейм (1936) считал мэотис временем широкого проникновения на Кавказ южной ксерофильной флоры. В Восточном Закавказье уже встречались многие современные или близкие к ним виды рептилий. Для позднего сармата западного Азербайджана А. М. Алекперов (1978) указывает *Testudo eldarica*, в сопредельной Восточной Грузии – в Эльдари, Пантишаре, Иори – найдены *Testudo burtschaki*, *Chelydropsis* sp., *Trionyx* sp., *Emydoidea taraschuki*, *Mauremys sarmatica* (Бакрадзе, Чхиквадзе, 1984, 1988). Из окрестностей Рустави Г. Зерова и В. Чхиквадзе (1984) указывают позднесарматскую крупную *Vipera* sp., которую позже предположительно идентифицировали с гюрзой – *Vipera* cf. *lebetina* (Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988). На водоразделе рек Куры и Иори в Гареджийской степи, близ с. Удабно (Восточная Грузия) найдены мэотические *Mauremys* sp., *Ergilemys* sp., *Testudo* sp. (Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988). По-видимому, в сармате происходит вселение в испытывающий аридизацию горный Дагестан ряда ксерофильных видов герпетофауны, в том числе *Bufo viridis*, *Pelobates syriacus*, *Triturus karelinii*, *Rana camerani*, *Testudo graeca*, *Mauremys caspica*, *Pseudopus apodus*, *Laudakia caucasia*, *Lacerta strigata*, *L. media*, *Platyceps najadum*, *Hemorrhais ravergieri*, *Eirenis modestus*, *Zamenis hohenackeri*, *Natrix natrix*

persa, *Macrovipera lebetina*. С. Н. Литвинчук и Л. Я. Боркин (2009), ссылаясь на палеонтологические данные (Estes, Darevsky, 1977; Venczel, Stiucă, 2008), считают что в конце среднего миоцена (около 12 млн лет) предки *T. karelinii* проникли из северного Причерноморья на Кавказ, однако отсутствие сухопутной связи между Кавказским полуостровом и северным Причерноморьем не могло способствовать такому пути вселения. Кроме того, сами авторы описания захоронений у Майкопа (Чхиквадзе, Лунгу, 1984; Даревский, 1990; Estes, Darevsky, 1977) предполагали южный (малоазиатский) путь вселения найденных ими видов. По данным С. Н. Литвинчука и Л. Я. Боркина (2009), *T. karelinii* из Дагестана (Эрси) несёт один аллель h по микросателлиту Tctg35, который практически не встречался в других выборках, за исключением Турции (западная Анатолия), что также может являться свидетельством проникновения вида из Малой Азии. Мы считаем, что основными путями проникновения ксерофильных видов герпетофауны в горную страну Дагестана являлись ущелья рек Сулак (с притоками) и Самур.

На северном склоне Большого Кавказа в миоцене, наряду с влаголюбивой фауной, также появляются ксерофильные виды и виды, свойственные современному европейскому Средиземноморью: из станицы Беломечетской указаны среднемиоценовые *Trionyx* sp., *?Ergilemys* sp., *?Protestudo* sp., *Lacerta* sp., Colubridae gen. indet. (Чхиквадзе, Лунгу, 1984); среднесарматские амфибии и рептилии из озёрных отложений на р. Белая (Майкоп) представлены *Trionyx khsatzkyi*, Emydidae gen. indet., *Mioproteus caucasicus*, *Triturus* cf. *marmoratus*, *Lacerta* sp., Ranidae gen. indet., Discoglossidae gen. indet. (Чхиквадзе, Лунгу, 1984; Estes, Darevsky, 1977). Найденные здесь остатки черепов *Lacerta* позже проанализированы И. С. Даревским (1990), который считает, что с большой долей вероятности это представитель рода *Lacerta* s. str., который может относиться к одному из современных видов (*L. media*, *L. strigata*, *L. agilis*), либо к вымершему, предковому, для всех их виду. К этому же виду, по предположению И. С. Даревского, относится и среднемиоценовая *Lacerta* из Беломечетской. Упомянутые находки ящериц, по мнению И. С. Даревского, свидетельствуют о малоазиатском пути проникновения лацертид из Европы на Кавказ, так как Малая Азия отделилась морскими проливами от Балкан лишь в послесарматское время. Эту же мысль на основании находок *Triturus*

cf. *marmoratus* и *Mioproteus caucasicus*, сближаемого с современным реликтовым *Proteus anguineus*, высказывает Л. Я. Боркин (1986). С концом олигоцена, когда исчез пролив между Аравией и Малой Азией, связывают вторичное проникновение жаб из Африки в Евразию через Аравию и Малую Азию (Van Bocxlaer et al., 2010). Согласно молекулярным данным (Litvinchuk et al., 2006), время дивергенции между *Hyla savignyi* и *H. orientalis* (*H. arborea* разделена на 3 вида; Stock et al., 2008) составляет около 7.1 млн лет (конец миоцена), между *H. arborea* и *H. orientalis* – плиоцен. Квакши (*H. savignyi* и *H. orientalis*), вероятно, проникли на Кавказ из Малой Азии в позднем миоцене (9.7 – 5.3 млн лет). В середине миоцена (не менее 10 млн лет) обособились дальневосточная и западно-палеарктическая группы бурых лягушек (Litvinchuk et al., 2008). По мнению С. Н. Литвинчука с соавторами, бурые лягушки проникли на Кавказ из Малой Азии в позднем миоцене (9.7 – 5.3 млн лет). Известная самая ранняя находка *Rana macrocnemis angeloi* (Богачёв, 1927) из южной Грузии датируется уже плиоценом.

В нижнем плиоцене Кавказ всё ещё оставался полуостровом и лишь с конца понтического века море отступает из Предкавказья, и Кавказ становится перешейком (Верещагин, 1959; Алекперов, 1978). Ландшафты западной и восточной частей Кавказа уже значительно различались: Колхида и прилегающие к ней районы сохраняли поясность влажных субтропиков, а в кимерийском веке – даже близких к тропикам, в то время как на востоке более сухие гирканские леса непрерывной полосой шли вдоль западного берега Каспия и его Куринского и Самурского заливов на север до Ергеней, а во внутренних частях восточной части перешейка расширились аридные и семиаридные пространства.

Со второй половиной третичного периода А. А. Гроссгейм (1936) связывает образование широчайшего центра ксерофильной флоры в виде современного Средиземноморья, однако, несмотря на обилие средиземноморских видов во флоре Кавказа, тип средиземноморской растительности ныне почти не представлен на Кавказе, за исключением маквиса на Черноморском побережье и шибляка в центре и на востоке перешейка. Зато связь ксерофильной флоры Кавказа согласно А. А. Гроссгейму особенно ясна с Передней Азией, откуда древние ксерофиты могли проникать не только в Закавказье, но и на северный склон Большого Кавказа в Дагестан. О раз-

витии двух ксерофитных центров (в Армении и Нагорном Дагестане) ранее говорил и Н. И. Кузнецов (1909). Интересно, что по мнению А. А. Гроссгейма (1936) основной путь проникновения средиземноморских элементов на Кавказ шёл через Маныч с севера, причём главный наплыв средиземноморцев имел место сравнительно поздно, перед ледниковым периодом. С этим поздним вселением в равнинный и предгорный Дагестан мы связываем такие виды, как *Emys orbicularis*, *Hierophis caspius*, *Elaphe dione*, *Elaphe sauromates*, *Malpolon monspessulanus*, *Natrix tessellata*, *Pelias renardi*.

Из плиоценовых отложений у Ставрополя был описан *Emys orbicularis antiqua*, кроме того, различные представители рода *Testudo* известны из плиоценовых захоронений в Усть-Лабинске (Краснодарский край), окрестностях Грозного в Чечне (Алекперов, 1978).

В восточной части Кавказа вдоль берегов сперва каспийского сектора Понта, а затем Балаханского бассейна шла растительность, описанная В. И. Барановым (1952) из Ергеней – хотя и листопадная, но теплолюбивая, с такими видами, как *Corilus fossilis*, *Alnus incana*, *Quercus* sp., *Castanea* sp., *Parrotia persica*, *Araliaceae*. Показателем тёплого климата, как справедливо писал Н. К. Верещагин (1959), является *Parrotia persica*, в настоящее время сохранившаяся на 10° южнее в Талыше-Эльбурсе. Параллельно с гирканской шло развитие ксерофильной средиземноморской и переднеазиатской растительности. Показательна находка верхне-среднеплиоценовой *Testudo* sp. из Ергеней, размерами похожей на современную *Testudo graeca* (Алекперов, 1978).

Н. К. Верещагин (1959) указывал на самостоятельный переднеазиатский очаг формирования двух подтипов териокомплексов плиоценового возраста: нагорно-степного и нагорно-пустынного. Дифференциация переднеазиатского комплекса на упомянутые подтипы связана с сильной расчленённостью рельефа горной страны и климатическими различиями. В то время, как в широких межгорных долинах и узких ущельях формировались биоценозы нагорно-пустынного типа, на смежных высоких плоскогорьях и хребтах формировались экологические группировки ландшафта нагорных степей и даже лугостепей (Верещагин, 1959). Воздействие этого южного комплекса на Кавказский перешеек распалось на несколько этапов, но наиболее древним, по мнению Н. К. Верещагина, следует считать миоцен-плиоценовое. По-видимому, в

плиоцене наряду со средиземноморскими видами герпетофауны широкое распространение в восточной части Кавказского перешейка имели и переднеазиатские: как горно-степные (*Laudakia caucasia*, *Hemorrhhois ravergeri* и др.), так и горно-пустынные (*Trachylepis septemtaeniata*, *Hemorrhhois nummifer*). Плиоценовые находки из предгорий Восточного Кавказа относятся в основном к черепахам: из Квабеби, Кумурос-Хеви (Восточная Грузия) – *Testudo černovi transcaucasica*, Базалети – *Testudo bosporica*; Еникенд (Азербайджан), Нурнус (Армения) – *Mauremys* cf. *caspica* (Чхиквадзе, 1977; Бахрадзе, Чхиквадзе, 1984, 1988). Из горных областей – Кисатиби (Южная Грузия) известна *Rana macrocnemis angeloi* (Богачёв, 1927). Эти находки свидетельствуют о развитии здесь семиаридных ландшафтов с тёплыми мелководными водоёмами открытых пространств в предгорьях и вместе с тем мезофильных ландшафтов в горах.

Особенности захоронений и видовой состав верхнеплиоценовых зверей Закавказья, согласно Верещагину (1959), подтверждают наличие там в апшеронском веке (верхний плиоцен) умеренного, но не холодного климата, бурной вулканической деятельности и отражают до из-

вестной степени аридные или семиаридные условия в восточной и южной частях Кавказа. По-видимому, уже в плиоцене происходит первичный разрыв гемиксерофильных ландшафтов Кавказского перешейка: на закавказский и северокавказский, вследствие продолжающегося интенсивного горообразования, с одной стороны, и последовательных трансгрессий Каспия – с другой. Причём для понимания сохранения современных средиземноморских рефугиумов большое значение имеет факт обширного затопления в периоды всех трёх трансгрессий Каспия – Балаханского, Акчагыльского и Апшеронского низинных участков современной Куро-Араксинской низменности, Апшеронского полуострова и низовий Терека. Стабильно оставался сушей предгорный Дагестан, который, по-видимому, ценогенетически был связан в плиоцене с современными рефугиумами Северного Кавказа (рис. 3).

Итак, в палеогене уже существовали все семейства, дожившие до современности (Бахрадзе, Чхиквадзе, 1988), причём на Кавказе и в ближайших окрестностях этого перешейка обитали как мезофильные, так и в большом разнообразии ксерофильные виды герпетофауны, идентичные или близкие ко многим современным видам Кавказа. И. С. Даревский (1963) считает, что к концу плиоцена на Кавказе уже сложилось первичное ядро его современной герпетофауны с такими родами, как *Agama* (= *Laudakia*), *Darevskia*, *Lacerta*, *Ophisaurus* (= *Pseudopus*), *Anguis*, *Typhlops*, *Malpolon*, *Vipera*.

Плейстоценовая история Кавказа – это, в первую очередь, ледниковое воздействие в осевой части Большого Кавказа и в наиболее высоких участках Малого Кавказа и Армянского нагорья; сопряжённая с гляциальными и пльвиальными периодами пульсаций бассейнов Чёрного и особенно Каспийского морей, а также косвенное воздействие Европейского ледника.

На Большом Кавказе оледенение затрагивало в большей степени Центральный и Западный Кавказ и значительно слабее проявлялось на Восточном Кавказе. Связанные с фазами оледенения подвижки растительных поясов снижали до предгорий лесной пояс на северном склоне Западного и Центрального Кавказа, а на южном склоне верхняя граница леса опускалась до высоты 1000 – 1200 м даже в наиболее защищённой и тёплой Абхазии (Квавадзе, Рухадзе, 1989). При этом по данным пыльцевого анализа установлено, что нижние пояса леса практически не изменялись (за исключением вымирания наиболее те-

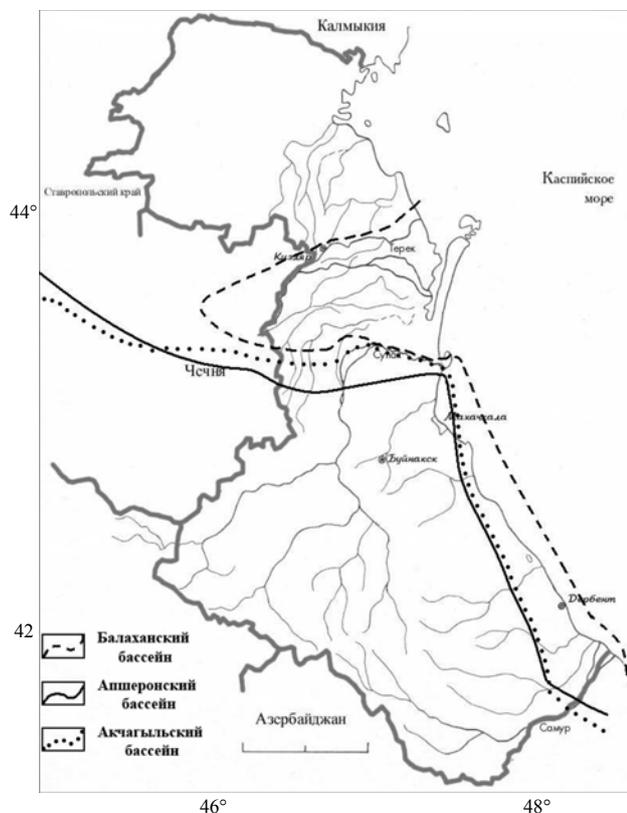


Рис. 3. Плиоценовые трансгрессии моря (по Н. К. Верещагину (1959))

плолюбивых форм), а основные изменения происходили в верхнелесном и субальпийском поясах.

Влажная и относительно тёплая Колхида в плейстоцене становится основным рефугиумом мезофильной флоры и фауны (Верещагин, 1959; Адамянц, 1971). Наряду с Колхидой более мелкие рефугиумы спорадически сохранялись по всему Черноморскому побережью Кавказа, а также на северном склоне Главного Кавказского хребта в междуречье рек Пшеха и Малая Лаба, о чём свидетельствует и современное распространение третичной растительности колхидского типа на Западном Кавказе (Адамянц, 1971; Харадзе, 1974; Холявко и др., 1978; Печерин, Лозовой, 1980; Коваль, Литвинская, 1986). В узких влажных ущельях с относительно константным термическим режимом и сохранялись представители колхидской группы. Вместе с тем изолированные популяции могли сохраняться и в среднегорье, где рефугиумы с колхидской растительностью известны в районах Фишт-Оштенского массива, плато Лагонаки и даже на Центральном Кавказе (Долуханов, 1974; Холявко и др., 1978). По-видимому, небольшие рефугиумы колхидского типа сохранялись также по южному склону восточной части Большого Кавказа и в Дагестане. В пользу предположения о сохранении реликтовых популяций доледниковых видов в горах свидетельствуют данные А. Л. Тахтаджяна (1946) и Л. И. Маруашвили (1956), согласно которым в ледниковые эпохи среднегодовая температура понижалась, видимо, не более чем на 1.5 – 2°C. И. С. Даревский (1963) прав, указывая горообразовательные процессы причиной дизъюнкции первичных ареалов ряда ксерофильных видов (*Lacerta media*, *Pseudopus apodus*, *Platyseps najadum*, *Testudo graeca*) на Кавказе. Сказанное справедливо и в отношении мезофильных видов, сохранившихся в мезофильных микрорефугиумах северо-западных предгорий Дагестана (*Lissotriton vulgaris lantzi*), либо в западных районах высокогорного Дагестана (*Darevskia caucasica*, *D. rudis*, *Pelias dinniki*). Согласно аллозимным данным (Скоринов, 2009), *L. vulgaris* из Казбековского района Дагестана оказался очень близок к обыкновенным тритонам из Краснодарского края и Абхазии, что говорит о позднем плейстоценовом разделении ныне изолированных популяций вида на Большом Кавказе.

На Восточном Кавказе, так же как и в некоторых экранированных продольных долинах Центрального Кавказа, в большей степени сохранялись сухие и умеренно тёплые участки,

особенно крупные по площади в Дагестане. Здесь также происходило вымирание наиболее теплолюбивых видов, но пояс шибляков и ореоксерофитов не только не исчез, а сумел развить экспансию в голоцене на той территории, где он выпадал в плейстоцене. Так, А. К. Галушко (1974), признавая большую древность дагестанских и эльбрусских ореоксерофитов, считает, что вселение их в котловины Чечено-Ингушетии произошло лишь в голоцене. Нельзя не согласиться с мнением Галушко, косвенно объясняющего сохранение ряда теплолюбивых форм во Внутригорном Дагестане и ущелье нижнего течения р. Самур (*Laudakia caucasia*, *Lacerta media*, *L. strigata*, *Hemorrhoids ravergeri*, *Eirenis modestus*), но отсутствующих в современных семиаридных котловинах западнее и собственно в нагорном сланцевом Дагестане. Следует подчеркнуть, что и в настоящее время защищённые от холодных воздушных масс с севера Скалистым хребтом семиаридные котловины Восточного Кавказа при высоком уровне солнечной радиации имеют незначительный и непродолжительный снежный покров, раннее наступление весны и более продолжительное лето со значительными максимумами летних температур (Амирханов и др., 1989). Голоценовое воздействие на ландшафты Центрального и особенно Восточного Кавказа хорошо известно и описано на примере ряда семиаридных котловин с ореоксерофитами (Краснов, 1894; Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Галушко, 1974). С голоценом мы связываем проникновение во внутригорный Дагестан *Elaphe sauromates* и проникновение внутрь горной страны *Eremias arguta* (окрестности с. Кутиша, Левашинский район, 1453 м н.у. м.).

Фаунистические изменения низинных районов Восточного Закавказья протекали в плейстоцене на фоне последовательной смены трёх морей – Бакинского, Хазарского и Хвалынского. Предполагается, что трижды могло происходить вселение туранских элементов в равнинные районы Восточного Закавказья (Алекперов, 1978), причём проникновение это могло идти как в обход Каспия с севера и с юга, так и по Апшероно-Красноводскому мосту, существовавшему в период максимальной регрессии Каспия (Даревский, 1957 а, б; Рустамов, 1981). П. Л. Львов (1981), рассматривая псаммофиты Сарыкумского бархана, отмечал, что некоторые из них встречаются и на Терско-Кумских песках (эremosпартон безлистный, астрагал Лемана, джужгун безлистный и др.), «что свидетельствует

об их поэтапном распространении от пустынь Средней Азии до бархана Сарыкум в Дагестане» (с. 7). Отметим, что, на наш взгляд, в плейстоцене из Средней Азии проникли на Кавказ следующие виды: *Ablepharus pannonicus*, *Eremias velox*, *E. arguta*, *Phrynocephalus mystaceus*, *Ph. guttatus*, *Cyrtopodion russowi*, *Trapelus sanguinolentus*, *Eryx miliaris*.

Трансгрессии Каспия оставляли незатопленным предгорный Дагестан к югу от Терека (рис. 4). Е. В. Шифферс (1953) полагает, что часто встречающиеся средиземноморские элементы (луга с *Imperata cylindrica*, заросли *Paliurus spinachristi*, *Rhamnus pallasii* и др., вплоть до дубовых лесов с лианами *Periploca graeca*) в южной части Восточнопредкавказской низменности являются свидетельством того, что эта территория, начиная с Терско-Сулакской низменности и дальше к югу, не заливалась трансгрессиями Каспия примерно со времени Апшеронского моря. Расселившиеся в конце плиоцена средиземноморские виды (Гроссгейм, 1936) впоследствии в плейстоцене вымерзли на территории Предкавказья, но сохранились в его наиболее тёплой юго-восточной части (Шифферс, 1953). Реликтовые находки в равнинной Чечне и предгорном Даге-

стане *Ophisops elegans* относятся к свидетельствам этого периода.

Под воды Каспия в плейстоцене уходили неоднократно не только низинные районы Предкавказья, Куро-Араксинской низменности, но и южный приморский Дагестан, и Апшеронский полуостров. Отсюда становится понятной слабая представленность древних средиземноморских видов на этих участках и значительная доля присутствия поздних туранских мигрантов и обитателей переднеазиатских полупустынных ландшафтов (*Eirenis collaris*, *Eumeces schneideri*, *Hierophis schmidtii*).

Для нас особое значение представляют данные, свидетельствующие о сохранении в различных уголках Кавказского перешейка, в том числе в Дагестане, средиземноморских видов герпетофауны в течение наиболее драматического периода в истории Палеарктики – плейстоценовых оледенений. Суммарная площадь перечисленных рефугиумов и видовое представительство на Кавказе не уступают многим аналогичным рефугиумам Восточного Средиземноморья на Балканах, островах Эгейского моря и т.д. Вселение же бореальных элементов фауны на Кавказ (как, впрочем, и в другие районы Средиземноморья) по справедливому замечанию, Н. К. Верещагина (1959) и Н. Н. Щербака (1984), имело односторонний характер, сами «средиземноморцы» более стенотопны и не выходят за границы Средиземноморской биографической провинции. Примечательно, что проведенное нами герпетогеографическое районирование территории Дагестана хорошо коррелирует с флористическим районированием республики (Муртазалиев, 2004). В общих чертах наше районирование сопоставимо с данными В. В. Боброва и Г. М. Алещенко (Bobrov, Aleshchenko, 2001), поместивших в границах Палеарктики равнинный Дагестан в Ногайскую и Чеченскую провинции Евразийской полупустынно-степной подобласти; приморский Дагестан до Сулака – в азербайджанскую провинцию Переднеазиатской пустынной подобласти; горный Дагестан – в грузинскую провинцию Средиземноморской горно-лесной подобласти.

Давая общую оценку воздействия плейстоценовых оледенений на герпетофауну Восточного Кавказа и Дагестана, в частности, укажем, что события плейстоцена привели: 1) к сокращению, а на большей части территории – полному исчезновению мезофильной фауны; 2) к разрыву ареалов с последующей стабилизацией основных рефугиумов ксерофильной фау-

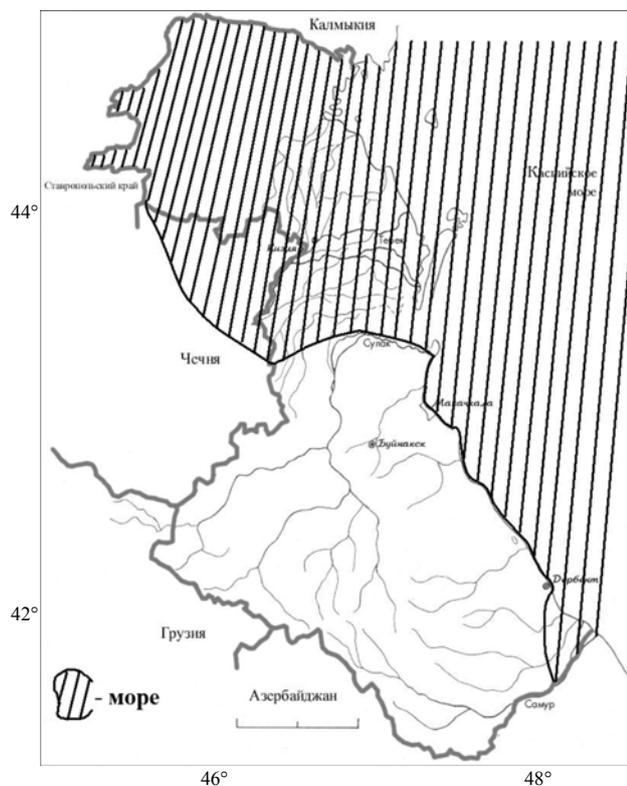


Рис. 4. Максимальная плейстоценовая трансгрессия Каспия (по Н. К. Верещагину, (1959))

ны; 3) волнообразному воздействию европейской степной и туранской пустынной фауны; 4) к усилению процессов видообразования в среднегорных районах под влиянием «островного эффекта» изоляции.

Голоценовое потепление в Восточном Предкавказье привело к сокращению ксеро-мезофильной части средиземноморской группы, её отступлению к предгорьям с освобождением жизненной арены на равнинах для представителей пустынных фаун Турана и Средиземноморья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаханянц О. Е.* 1981. Аридные горы СССР. М. : Мысль. 270 с.
- Адамянц Г. И.* 1971. О каштанниках Кавказа // Докл. Сочинского отдела геогр. о-ва СССР. Вып. 2. С. 398 – 404.
- Алекперов А. М.* 1954. Материалы к изучению герпетофауны северо-восточной части Азербайджана // Тр. Азерб. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 6. С.141 – 150.
- Алекперов А. М.* 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку : Элм. 262 с.
- Алехин В. В.* 1938. География растений. М. : Учпедгиз. С. 1 – 327.
- Алхасов М. М.* 1981. Активность и численность слепозмейки и ошейникового эйрениса в предгорном Дагестане // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 7.
- Амирханов А. М., Вейнберг П. И., Гусева Л. А., Комжа А. Л., Комаров Ю. В., Комарова Н. А., Кучиев И. Т., Попов К. П., Филонов Н. Д.* 1989. Северо-Осетинский государственный заповедник. Орджоникидзе : Ир. С. 13 – 17.
- Бакрадзе М. А., Чхиквадзе В. М.* 1984. Ископаемые сухопутные черепахи рода *Testudo* в СССР // Вест. гос. музея Грузии. Т. 33-А. С. 163 – 174.
- Бакрадзе М.А., Чхиквадзе В.М.* 1988. Материалы к третичной истории герпетофауны Кавказа и сопредельных регионов // Вестн. гос. музея Грузии. Т. 34-А. С. 176 – 193.
- Баранов В. И.* 1952. О чём говорят песчаники Камышина и пески Ергеней. Сталинград : Обл. кн. изд-во. 46 с.
- Бобринский Н. А.* 1951. География животных. М. ; Л. : Учпедгиз. С. 1 – 384.
- Богачёв В. В.* 1927. Фауна отложений диатомита в Ахальцхском бассейне // Изв. Азерб. гос. ун-та. Т. 6. С. 121 – 126.
- Боркин Л. Я.* 1986. О систематике и зоогеографии амфибий Кавказа // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 158. С. 47 – 57.
- Верещагин Н. К.* 1959. Млекопитающие Кавказа. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. 703 с.
- Вульф Е. В.* 1941. Понятие «элемент флоры» в ботанической географии // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т. 73, № 2. С. 155 – 168.
- Вульф Е. В.* 1944. Историческая география растений. История флор земного шара. М. : Сов. наука. 545 с.
- Гааке В.* 1896. Происхождение животного мира. СПб. : Просвещение. 628 с.
- Габуния Л. К.* 1951. О следах динозавров из нижнемеловых отложений Западной Грузии // Докл. АН СССР. Т. 81. С. 209 – 222.
- Габуния Л. К.* 1958. Остатки морского пресмыкающегося из Дзезагами // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 20, № 5. С. 561 – 564.
- Галушко А. К.* 1974. К флоре аридных склонов окрестностей Итумкале (Чечено-Ингушетия) // Флора и растительность Восточного Кавказа. Орджоникидзе : Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та. С. 5 – 22.
- Гроссгейм А. А.* 1936. Анализ флоры Кавказа // Тр. ботан. ин-та Азерб. фил. АН СССР. № 1. С. 1 – 257.
- Гроссгейм А. А.* 1939. Флора Кавказа. Баку : Изд-во Азерб. фил. АН СССР. Т. 2. 284 с.
- Гроссгейм А. А.* 1948. Растительный покров Кавказа. М. : Изд-во МОИП. 265 с.
- Гурлев И. А.* 1972. Природные зоны Дагестана. Махачкала : Дагучпедгиз. 210 с.
- Даревский И. С.* 1957 а. Фауна пресмыкающихся Армении и её зоогеографический анализ : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван. 28 с.
- Даревский И. С.* 1957 б. Туранские элементы в герпетофауне Закавказья и вероятные пути их проникновения из Средней Азии // Изв. АН АрмССР. Т. 10, № 12. С. 69 – 77.
- Даревский И. С.* 1963. Некоторые особенности герпетофауны Кавказского перешейка в связи с вопросом о путях её формирования // Зоогеография суши : тез. докл. III Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши / Ташкент. гос. ун-т им. В. И. Ленина. Ташкент. С. 85 – 86.
- Даревский И. С.* 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 214 с.
- Даревский И. С.* 1990. Ящерицы рода *Lacerta* из среднесарматских озерных отложений Северного Кавказа // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 207. С. 139 – 142.
- Долуханов А. Г.* 1974. Субальпийские ландшафты Кавказа как убежища реликтовых эндемиков флоры // Проблемы ботаники. Т. 12. С. 27 – 34.
- Емельянов А. Ф.* 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтмологическое обозрение. Т. 53, № 3. С. 497 – 522.
- Зерова Г. А., Чхиквадзе В. М.* 1984. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН ГрузССР. Т. 10, № 5. С. 319 – 325.
- Ильинский А. П.* 1937. Растительность земного шара. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. 458 с.
- Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.* 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность Европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 10 – 20.
- Квавадзе Э. В., Рухадзе Л. П.* 1989. Растительность и климат голоцена Абхазии. Тбилиси : Мецниереба. 118 с.

- Киреев В. А.* 1987. История формирования герпетофауны Калмыкии и ее зоогеографический анализ // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 59 – 64.
- Коваль И. П., Литвинская С.А.* 1986. Редкие растительные сообщества Краснодарского края // Растительные ресурсы. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. Ростов н/Д : Изд-во Ростов. ун-та. Ч. 3. 336 с.
- Колаковский А. А.* 1974 а. Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры // Тр. Сухумского ботан. сада. Вып. 20. С. 115 – 131.
- Колаковский А. А.* 1974 б. Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время // Тр. Тбил. ин-та леса. Т. 21. С. 98 – 115.
- Краснов А. Н.* 1894. Кавказские цепи гор, параллельные Главному хребту и их роль в группировке лесной и степной флоры Западного Кавказа // Тр. О-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. Т. 28. С. 71 – 80.
- Красовский Д. Б.* 1929. Материалы к познанию фауны Reptilia et Amphibia Хасав-Юртовской окр. Дагестанской АССР // Изв. Горского пед. ин-та. Т. 6. С. 175 – 200.
- Красовский Д. Б.* 1932. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Рутульского кантона Дагестанской АССР // Изв. 2-го Сев.-Кавказ. пед. ин-та. Т. 9. С. 185 – 218.
- Криштофович А. Н.* 1954. Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники // Пустыни СССР и их освоение. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 583 – 596.
- Крыжановский О. Л.* 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М. : Т-во науч. изд. КМК. 237 с.
- Кузнецов Б. А.* 1949. Опыт зоогеографического районирования Кавказа и Закавказья // Тр. Моск. пушно-мехового ин-та. Т. 2. С. 109 – 143.
- Кузнецов Б. А.* 1950. Очерк зоогеографического районирования СССР. М. : Сов. наука. С. 1 – 175.
- Кузнецов Н. И.* 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. Императ. Акад. наук. Т. 24. С. 1 – 174.
- Лавренко Е. М.* 1958. О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики // Ботан. журн. Т. 43, № 9. С. 1237 – 1253.
- Лавренко Е. М.* 1965. Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Ботан. журн. Т. 50, № 1. С. 3 – 15.
- Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я.* 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Изд-во «Европейский дом». 592 с.
- Лотиев К. Г.* 1987. Герпетофауна сухих степей и полупустынь Чечено-Ингушетии, ее состояние и задачи охраны // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь : Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 68 – 72.
- Львов П. Л.* 1981. Об экологии, изменчивости и географии некоторых видов растений Дагестана // Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана. Махачкала : Изд-во Дагестан. фил. АН СССР. С. 3 – 8.
- Малеев В. П.* 1946. Основные этапы развития растительности Средиземноморья в Четвертичный период в связи с историей растительности юга СССР // Тр. Ин-та географии. Т. 37. С. 321 – 323.
- Маруашвили Л. И.* 1956. Целесообразность пересмотра существующих представлений о палеогеографических условиях ледникового времени на Кавказе. Тбилиси : Мецниереба. 113 с.
- Мензбир М. А.* 1934. Очерк истории фауны Европейской части СССР (от начала третичной эры). М. ; Л. : Биомедгиз. 223 с.
- Меницкий Ю. Л.* 1984. Дубы Азии. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 284 с.
- Муртазалиев Р. А.* 2004. Карта флористических районов Дагестана // Биологическое разнообразие Кавказа : материалы VI Междунар. конф. Нальчик : Изд-во Кабардино-Балкарского науч. центра РАН. С. 187 – 188.
- Мухелишвили Т. А.* 1961. Материалы к изучению герпетофауны Мта-Тушетии // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 22, № 3. С. 305 – 307.
- Мухелишвили Т. А.* 1964. Ландшафтно-зональное распределение пресмыкающихся в Восточной Грузии // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 36, № 2. С. 463 – 468.
- Мухелишвили Т. А.* 1970. Пресмыкающиеся восточной Грузии. Тбилиси : Мецниереба. 235 с.
- Никольский А. М.* 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа. Тифлис : Изд-во Кавказ. музея. 272 с.
- Палибин И. В.* 1935. Этапы развития флоры Прикаспийских стран со времени мелового периода // Сов. ботаника. № 3. С. 10 – 50.
- Печерин А. И., Лозовой С. П.* 1960. Памятники природы Краснодарского края. Краснодар : Краснодар. кн. изд-во. 138 с.
- Пузанов И. И.* 1938. Зоогеография. М. ; Л. : Учпедгиз. 360 с.
- Рустамов А. К.* 1945. Европейская лесная «Гирканская» фауна в Копет-Даге // Изв. Туркмен. фил. АН СССР. № 3 – 4. С. 132 – 135.
- Рустамов А. К.* 1981. Зоогеографические связи герпетофауны Средней Азии и Кавказа // Бюл. МОИП. Т. 86, вып. 4. С. 31 – 36.
- Сатунин К. А.* 1910. Некоторые соображения о происхождении фауны Кавказского края // Изв. Кавказ. отд. Рус. геогр. о-ва. Т. 20, № 2. С. 1 – 12.
- Сатунин К. А.* 1912. О зоогеографических округах Кавказского края // Изв. Кавказ. музея. Т. 7, вып. 1. С. 7 – 106.
- Северцов Н. А.* 1877. О зоологических преимущественно орнитологических областях внетропических частей нашего материка // Изв. Рус. геогр. о-ва. Т. 13, № 3. С. 1 – 125.
- Скоринов Д. В.* 2009. Систематика и распространение тритонов видовой группы *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae) : дис. ... канд. биол. наук. СПб. 290 с.

- Соболевский Н. И.* 1929. Герпетофауна Тальша и Ленкоранской низменности (опыт зоогеографической монографии) // Мемуары Зоол. отд. о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. Вып. 5. С.1 – 141.
- Станюкович К. В.* 1973. Растительность гор СССР. Душанбе : Дониш. 416 с.
- Тахтаджян А. Л.* 1946. К истории развития растительности Армении // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. Т. 4. С. 51 – 107.
- Тахтаджян А. Л.* 1978. Флористические области Земли. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 219 с.
- Терентьев П. В.* 1926. Список пресмыкающихся, собранных Л. Б. Беме и Д. Тарноградским в Терской области // Учен. зап. Сев.-Кавказ. ин-та краеведения. Т. 1. С. 307 – 309.
- Тертышников М. Ф.* 1992. Пресмыкающиеся Предкавказья (фауна, систематика, экология, значение, охрана, генезис) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев. 33 с.
- Тимухин И. Н., Туниев Б. С.* 2008. О новых местах произрастания сосудистых растений на территории Западного Дагестана // Научные и методологические проблемы современного биологического ресурсоведения. Махачкала : ИПЦ Дагестан. гос. ун-та. С. 46 – 47.
- Толмачев А. И.* 1952. О некоторых задачах и методах исторической фитогеографии // Арал. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. Вып. 1. С. 7 – 12.
- Туниев Б. С.* 1985. Новые находки амфибий и рептилий на Кавказе // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 213 – 214.
- Туниев Б. С.* 1990. Герпетофауна уникальных колхидских лесов и её современные рефугиумы // Почвенно-биогеоценологические исследования на Сев.-Зап. Кавказе. Пушдино : Изд-во НТИ НЦ АН СССР. С. 55 – 70.
- Туниев Б. С.* 1995. Герпетофауна гор альпийской складчатости Кавказа и Средней Азии : дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 495 с.
- Туниев Б. С.* 1998. О границах Колхидской биогеографической провинции // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосисте южных регионов России и сопредельных территорий : тез. XI межресп. науч.-практ. конф. Краснодар : Флер. С. 80 – 82.
- Туниев Б. С., Орлов Н. Л., Анаьева Н. Б., Ага-сян А. Л.* 2009. Змеи Кавказа : таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК. 223 с.
- Федина А. Е.* 1963. Основные закономерности ландшафтной дифференциации горного Дагестана и их влияние на хозяйственное использование территории // Вопросы ландшафтоведения. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР. С. 5 – 96.
- Харадзе А. Л.* 1974. О некоторых флорогенетических группах эндемов Большого Кавказа // Проблемы ботаники. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 70 – 76.
- Холявко В. С., Глоба-Михайленко Д. А., Холявко Е. С.* 1978. Атлас древесных пород Кавказа. М. : Лесн. пром-сть. 215 с.
- Хонякина З. П.* 1964. Ящерицы Дагестана : автореф. дис. канд. биол. наук. Махачкала. 18 с.
- Чхиквадзе В. М.* 1977. Обзор сведений об ископаемых остатках черепах Кавказа // Вопр. герпетологии : автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 226 – 227.
- Чхиквадзе В. М.* 1991. Черепахи кайнозоя СССР (филогения, систематика, палеоклиматы, фаунистические связи, биостратиграфия) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси. 60 с.
- Чхиквадзе В. М., Лунгу А. Н.* 1984. Новые данные о миоценовой герпетофауне Молдавии и Кавказа // Палеобиогеографические исследования мезозоя и кайнозоя Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев : Штиинца. С. 72 – 86.
- Шибанов Н. В.* 1935. Материалы к фауне рептилий Дагестана // Тр. Гос. зоол. музея МГУ. Вып. 2. С. 63 – 68.
- Шифферс Е. В.* 1946. Природная кормовая растительность горного Дагестана // Сельское хозяйство Дагестана. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. 396 с.
- Шифферс Е. В.* 1953. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. 358 с.
- Щербак Н. Н.* 1984. О зоогеографическом статусе Средиземноморья // Фауна и экология амфибий и рептилий. Краснодар : Изд-во Кубан. гос. ун-та. С. 4 – 9.
- Яровенко Ю. А., Муртазалиев Р. А., Ильина Е. В.* 2004. Заповедные места Дагестана. Махачкала : Изд-во Дагестан. гос. ун-та. 95 с.
- Anderson S. C.* 1968. Zoogeographic Analysis of the Lizard Fauna of Iran // The Cambridge History of Iran. The Land of Iran. Cambridge : Cambridge Univ. Press. Vol. 1. P. 305 – 371.
- Bischoff W.* 1988. Zur Verbreitung und Systematik der Zancideche, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 // Merten-siella. № 1. P. 11 – 30.
- Bobrov V.V., Aleshchenko G.M.* 2001. Herpetogeographical regionalization of the Russia and adjacent countries // Rus. J. Herpetol. Vol. 8, № 3. P. 223 – 238.
- Bocxlaer I. van, Loader S. P., Roelants K., Biju S. D., Meneron M., Bossuyt F.* 2010. Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads // Science. Vol. 327. P. 679 – 682.
- Bodenheimer F. S.* 1944. Introduction into the Knowledge of the Amphibia and Reptilia of Turkey // Revue de la Facultfe des Sciences de Luniversite d'Istanbal. T. 9, Fasc. 1. 76 s.
- Boissier P. E.* 1867. Flora orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente et Egypto et Indiae fines hucusque observatarum. Genevae ; Basileae : Apud. H. George. Vol. 1. 1017 p.
- Crottini A., Andreone F., Kosuch J., Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Eggert C., Veith M.* 2007. Fossorial but widespread : the phylogeography of the common spadefoot toad (*Pelobates fuscus*), and the role of the Po Valley as a major source of genetic variability // Molecular Ecology. Vol. 16. P. 2734 – 2754.

- Estes R., Darevsky I. S. 1977. Fossil amphibians from the Miocene of the North Caucasus, USSR // J. Palaeont. Soc. India. Vol. 20. P. 164 – 169.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M., Skorinov D. V. 2006. Allozyme and genome size variation in tree frogs from the Caucasus, with description of a new subspecies *Hyla arborea gumilevskii* from the Talysh Mountains // Rus. J. Herpetol. Vol. 13, № 3. P. 187 – 206.
- Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rosanov J. M. 2008. Genome size variation in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies // Zeitschr. Feldherpetol. Suppl. 13. P. 95 – 112.
- Mazanaeva L. F. 2000. The distribution of Amphibians in Daghestan // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 5. P. 141 – 156.
- Mazanaeva L. F. 2001. Distribution, state of populations and problems of protection of *Testudo graeca iberica* in Dagestan (the south-eastern North Caucasus, Russia) // Chelonia. Vol. 3. P. 59 – 64.
- Mazanaeva L. F., Askenderov A. D. 2007. New data on the distribution of eastern spadefoot, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889 and common spadefoot, *Pelobates fuscus*, Laurenti, 1768 in Dagestan (the North Caucasus) // Rus. J. Herpetol. Vol. 14, № 3. P. 161 – 166.
- Mazanaeva L., Orlova V. 2004. Distribution and ecology of *Emys orbicularis* in Daghestan, Russia // Biologia, Bratislava. Vol. 59. Suppl. 14. P. 47 – 53.
- Nilson G., Andren C. 2001. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. Vol. 47, № 2 – 3. P. 87 – 267.
- Orlova W. F., Bischoff W. 1984. *Lacerta derjugini* Nirolskij 1898 – Artwiner Eidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/1. Echsen II (Lacerta) / Hrsg. W. Böhme. Wiesbaden : Aula-Verlag. S. 239 – 254.
- Orlova V. F., Mazanaeva L. F. 1998. Morphological and Ecological Data on Southern Crested Newt (*Triturus karelinii*) from Daghestan // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Vol. 3. P. 179 – 184.
- Rikli M. 1946. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerlande. Bern. Bd. 2. 208 s.
- Roitberg E. S., Mazanaeva L. F., Ilyina E. V., Orlova V. F. 2000. Die Echse des Dagestans (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Gekkonidae, Agamidae, Anguillidae, Scincidae et Lacertidae) // Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden. Bd. 22. № 8. S. 97 – 118.
- Stock M., Moritz C., Hickerson M., Frynta D., Dujsebajeva T., Eremchenko V., Macey R. J., Papenfuss T. J., Wake D. B. 2008. Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 41, № 3. P. 663 – 689.
- Tuniyev B. S. 1990. On the Independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile Speciation // Asiatic Herpetological Research. Vol. 3. P. 67 – 84.
- Tuniyev B. S. 1995. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and main xerophilous refugia // Rus. J. Herpetol. Vol. 2, № 2. P. 95 – 119.
- Tuniyev B. S. 1997. About exact borders of the Colchis biogeographical province // Rus. J. Herpetol. Vol. 4, № 2. P. 182 – 185.
- Venczel M., Stiuca E. 2008. Late middle Miocene amphibians and squamate reptiles from Taut, Romania // Geodiversitas. Vol. 30, № 4. P. 731 – 763.
- Wallace A. R. 1876. The Geographical Distribution of Animals; With A Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface. London. Vol. 1. 503 p. ; Vol. 2. 607 p.

ZOOGEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE DAGESTAN HERPETOFAUNA

L. F. Mazanayeva¹ and B. S. Tuniyev²

¹ Dagestan State University
43-a Gadjeva Str., Makhachkala 367000, Russia
E-mail: mazanaev@mail.ru

² Federal State Institution. Sochi National Park
21 Moskovskaya Str., Sochi 354000, Russia
E-mail: btuniyev@mail.ru

The paper describes the history of biogeographic views on the herpetofauna of both Dagestan and the Caucasus as a whole. The species are grouped into eight zoogeographic groups on the basis of our detailed chorological analysis. Mesophilous and xerophilous refuges of the Dagestan herpetofauna are described. Our herpeto-geographical subdivision of the territory is given. The territory of Dagestan is located in the Palaearctic subkingdom of Holarctic kingdom and divided between two areas, namely, the Turanian and Mediterranean ones. The boundary between the regions is the junction of the northern foothills and plains of the Eastern Caucasus. A possible reconstruction of the regional herpetofauna genesis is considered.

Key words: herpetofauna, Dagestan, zoogeography.