

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

Карадагский природный заповедник

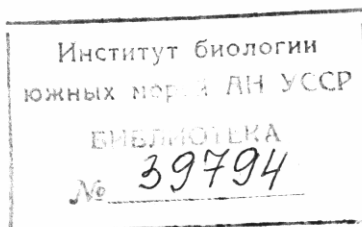
ПРОВ 2020

КАРАДАГ

ИСТОРИЯ•ГЕОЛОГИЯ•БОТАНИКА•ЗООЛОГИЯ

*Сборник научных трудов, посвященный 90-летию
Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского
и 25-летию Карадагского природного заповедника
НАН Украины*

Книга 1-я



Симферополь
СОНАТ
2004

**Распространение, репродуктивные особенности,
размерно-возрастная структура и современное
состояние популяций степной гадюки,
*Vipera renardi*¹ (Christoph, 1861), в Крыму**

О. В. Кукушкин

Карадагский природный заповедник НАН Украины, Феодосия

В историческом прошлом степная гадюка являлась фоновым элементом герпетофауны юга Украины. Вид, включенный в Красную книгу Украины, Красный список МСОП (как *V. ursinii*) и Приложение II Бернской Конвенции (Щербак, 1994; Котенко, 2000а), в настоящее время сокращает численность и во 2 половине XX ст. в некоторых обширных регионах Украины почти совершенно исчез (Тарашук, 1985; Котенко, 1987; Кармышев, 2001).

Имеющиеся на сегодняшний день данные о распространении и численности *V. renardi* в Крыму резюмированы в работах последних лет (Котенко и др., 1994, 1998; Кармышев, 1999; Котенко, 2000б, 2002а; Кукушкин, Котенко, 2003; Котенко, 2003). По современным представлениям, гадюка широко распространена на полуострове, однако стабильные популяции, занимающие значительную площадь, сохранились лишь в регионах, в наименьшей степени подверженных антропогенному влиянию: в Присивашье и на юго-западе Керченского п-ова. Сведения о репродуктивной биологии, размерно-возрастной структуре и тенденциях изменения численности крымских популяций *V. renardi* на сегодняшний день почти совершенно отсутствуют.

Материал и методы исследования

Экспедиционными исследованиями в 1991—2003 гг. было охвачено все побережье, горы и, частично, центральные районы полуострова. Общая протяженность пеших учетных маршрутов превысила 2000 км. Учеты численности проводились в однородных биотопах на маршрутах протяженностью от 5 до 20 км и шириной 3—5 м при благоприятствующей активности погоде. В теплый период года максимальный уровень активности регистрировался при переменной облачности или после дождей в диапазоне температуры воздуха в приземном слое (на высоте 0,25—0,4 м над поверхностью почвы) — 19,1 — 23°C, субстрата — 23,1 — 27°C. Значения относительного обилия вида экстраполировались на 1 гектар биотопа. Из-за резко выраженных половых различий в сезонной динамике активности (Кармышев и др., 1999; наши данные) наиболее адекватные оценки плотности популяций могут быть получены в периоды массовой активности змей обоих полов: в мае — июне и в конце сентября — начале октября. Принимая во внимание близкое к равному соотношение полов во всех крымских популяциях (самцы : самки — 0,99 : 1; $n = 1200$) и отсутствие у степной гадюки в Крыму существенных сезонных миграций, представляется возможным, по результатам учетов, приблизительно рассчитать общую численность популяции в периоды доминирования на поверхности одного из полов. В ряде случаев на изолированных участках площадью 10—15 га

¹В работах последнего времени (Kotenko et al., 1999) подвиду *V. ursinii renardi* с территории бывш. СССР придается видовой ранг.

абсолютную численность определяли тотальным отловом в течение 4—8 суток. Однако практика показывает, что этот метод также дает несколько заниженные оценки численности.

Размерно-возрастная структура популяций изучалась в репрезентативных выборках в различные сезоны. Длина тела змей (от кончика морды до заднего края анального щитка) измерялась с погрешностью ± 1 мм у сеголетков и ± 5 мм у взрослых. Молодняк змей взвешивали на чашечных весах с точностью до 10 мг. Выводы о темпах роста молодняка делались на основе данных о распределении гадюк по выделенным размерным классам. Данная методика позволяет установить минимальные и средние размеры тела молодых змей в первый год жизни. Установить максимальные размеры годовалых змей, как правило, не представляется возможным из-за значительных индивидуальных отличий в темпах роста: часть годовалых превосходит по размерам змей более старших возрастных категорий. Известная методика определения возраста рептилий по шлифам трубчатых костей (Белова, 1975) при работе с охраняемым видом, очевидно, неприемлема.

Сведения о плодовитости, эмбриональной смертности и, частично, о сроках родов, получение которых в природе сопряжено со значительными трудностями, получены при содержании в лаборатории самок ($n = 81$), добытых на поздних стадиях беременности (во 2 половине июля — августе), в условиях, близких к естественным. Температурный режим содержания: ночной минимум $15 - 25^{\circ}\text{C}$, дневной максимум $24 - 32^{\circ}\text{C}$ (под рефлектором, в тепловом пятне до $36 - 42^{\circ}\text{C}$), градиент температуры в вольере при включенном обогревателе (лампы накаливания мощностью 40 Вт) составлял от 4 до 12°C . Влажность воздуха $60 - 80\%$. Продолжительность светового дня соответствовала таковой в природе, но освещенность не достигала уровня естественной. Новорожденные змеи возвращались в популяции (в пункты отлова самок).

Статистическая обработка данных проводилась по общепринятым методикам (Лакин, 1980). При оценке достоверности отличий между выборками использовался t -критерий Стьюдента (t_{st}). Отличия считались достоверными с вероятностью $P = 0,95$.

Результаты и обсуждение

Распространение

При сопоставлении современного распространения вида с данными полувековой давности (Щербак, 1966), обнаружено, что границы ареала *V. renardi* в Крыму не претерпели существенных изменений; и в настоящее время в большей степени определяются климатическими факторами, нежели антропогенным влиянием или низкой скоростью заселения территории полуострова в голоцене (Щербак, 1966). Из-за спорадического распространения и низкой численности гадюки в горах южная граница ареала в Крыму в настоящее время может быть установлена лишь приблизительно. Наиболее южной известной точкой находок *V. renardi* в Крыму является г. Куртлер-Богаз в 3 км к юго-западу от с. Соколиное (Бахчисарайский р-н).

Степная гадюка — одна из наиболее толерантных к низким температурам рептилий юга Украины (Котенко, 2000а), не обнаружена на яйлах, за исключением западной части Долгоруковской яйлы и кромки нижнего плато Чатырдага, где она прослежена до отметки 1020 м н.у.м. Не подтверждено

достоверными находками обитание степной гадюки в Западном Предгорье к югу от Бахчисарая и на Гераклеяском п-ове, на побережье между Феодосией и пгт. Коктебель, на Тарханкуте западнее оз. Джарылгач, в приморской полосе Керченского Приазовья между мысами Казантип² и Хрони и в засушливых местностях крайнего юго-востока Керченского п-ова между мысами Такиль и Опук. Находку степной гадюки на территории Алушты, в окр. с. Генеральское, лежащего в долине, образованной северо-восточным склоном яйлы Демерджи и южным склоном Караби-яйлы (Доценко, 2003), очевидно, можно отнести к зоне южного макросклона лишь формально.

В Крыму *V. renardi* населяет достаточно контрастные по комплексу условий ландшафтно-климатические районы (от засушливых полупустынных степей до умеренно влажных приайлинских лесов) со следующими климатическими параметрами³: среднегодовая температура 6,4 — 11,1°C; средняя температура самого холодного месяца от -3,6 до +1°C; средняя температура июля 16,7 — 23,9°C; продолжительность безморозного периода около 147 — 227 суток; длина летнего периода 62 — 145 суток; среднемноголетняя годовая сумма атмосферных осадков от 327 до 800—900 мм (из них в безморозный период — около 180 - 400 мм); коэффициент увлажнения Иванова — Высоцкого (отношение среднегодовой суммы атмосферных осадков к суммарному годовому испарению) от 0,38 до 1,0—1,3; индекс аридности Мартона от 15,5 до 47,3 — 50. Анализ распространения *V. renardi* показывает, что для всех частей крымского ареала, за исключением западной части Главной гряды, побережья Каламитского залива и мыса Чауда, характерен континентальный тип годового хода осадков (с максимумом в теплый период года).

В Крыму из 9 достоверно известных синтопичных степной гадюке видов чешуйчатых рептилий (*Squamata*) наиболее постоянным элементом герпетокомплексов, включающих *V. renardi*, является прыткая ящерица (*Lacerta agilis exiguа* Eichwald, 1831).

Современное распространение спорадично. Мозаичность распространения *V. renardi* в горной и западной частях полуострова обусловлена преимущественно естественными причинами. Фрагментация ареала в восточной и центральной частях крымской равнины, очевидно, относится ко времени интенсивного освоения целинной степи (последние полвека). Тем не менее, гадюка до сих пор сохранилась вдоль всей изрезанной береговой линии Сиваша: в узких полосах целинной степи над береговыми обрывами, на островках среди периодически заливаемых под действием ветра территорий, на глубоко вдающихся в зону солончаков полуостровах. Также не обнаружено существенных разрывов ареала в юго-западном секто-

²По сообщению Ю. И. Будашкина, в 1 декаде мая 1984 г. взрослая гадюка была добыта в западной части м. Казантип. Поиски степной гадюки, предпринятые на Казантипе летом 2003 г., оказались безрезультатными.

³Климатические характеристики ареала приводятся по: Борисов, 1948; Павлова, 1964; Кочкин, 1967; Важов, 1977; Ведь, 1983; Душевский, Шутов, 1987; Подгородецкий, 1988; Ландшафтно-геофизические условия..., 2001); индекс аридности Мартона (I_m) рассчитан по приводимой А.Т. Божанским (1985) формуле:

$$I_m = X / (T + 10),$$

где: X — среднегодовая сумма осадков; T — среднегодовая температура.

ре Керченского п-ова. Крупные популяции, занимающие площадь 10 кв. км и более, помимо ранее упоминавшихся Калиновского урочища и района мыса Чауда (Кармышев, 1999; Кукушкин, Котенко, 2003), обнаружены в Джанкойском и Нижнегорском р-нах. Локальные популяции с высокой плотностью населения (десятки экз./га), занимающие площадь от 1—2 до 25 га, выявлены во многих пунктах равнинного Крыма. Можно также предполагать существование неизвестных крупных популяций в Восточном предгорье к северу от трассы, соединяющей Белогорск и Старый Крым.

По литературным данным (Пузанов, 1931; Щербак, 1966; Кармышев, 1999; Котенко, Кинда, Стадниченко, 1998; Котенко, 1999, 2000, 2002а, 2002б, 2003; Доценко, 2003), известно не менее 65 точек находок степной гадюки в Крыму (57 точек в равнинной части полуострова и 8 — в горной). Ниже приводится список наших находок *V. renardi* в 1991—2003 гг.⁴:

Красногвардейский р-н: окр. пгт. Октябрьское, Военный аэродром; окр. с. Полтавка; **Красноперекопский р-н:** *окр. Армянска, Турецкий вал; Красноперекопский содовый завод; о-ва Майорские, Айгульское озеро; п-ов Литовский; **Джанкойский р-н:** Джанкойский аэродром; п-ов Мартыний; п-ов Карача-Китай; кош. Найман; п-ов Тюп-Тархан, окр. с. Чайкино и с. Мысовое; *окр. с. Яснополянское; *окр. ст. Соленое Озеро; уроч. Крайняя и Калиновское; с. Апрелевка; с. Стефановка; **Нижнегорский р-н:** окр. с. Любимовка; *окр. с. Изобильное; окр. пгт. Нижнегорский; **Советский р-н:** окр. с. Дмитровка; *с. Марково (С.С. Эмирусеинов, личн. сообщ.); окр. пгт. Советский; *окр. с. Присивашное; окр. с. Урожайное; окр. с. Шубино; окр. с. Красновка; **Кировский р-н:** *окр. пгт. Кировское; между с. Изюмовка и с. Первомайское; окр. монастыря Сурб-Хач (М.М. Бескаравайный, личн. сообщ.); юго-зап. берег Феодосийского вдхр.; **Ленинский р-н:** окр. с. Мичурино (Ю.Н. Ляшенко, личн. сообщ.); *уроч. Марьевские горки; между оз. Кояшское и Узунларское; сев. берег оз. Марфовское; *с. Яркое; *окр. с. Вулкановка, сальз Джав-Тепе; *побережье между мысами Чауда и Салары*; 3 — 7 км к сев. от м. Чауда; 15 км к сев.-зап. от м. Чауда (М.М. Бескаравайный, in litt.); уроч. Котловина; окр. пгт. Приморский; *побережье Феодосийского залива в 8 - 16 км к зап.-сев.-зап. от мыса Чауда; г. Акбулат-Оба; г. Безводная; окр. с. Батальное; окр. с. Владиславовка; южный берег оз. Ачи (М.М. Бескаравайный, личн. сообщ.); окр. Феодосийского вдхр.; (?)мыс Казантип (Ю.И. Будашкин, личн. сообщ.); **Феодосия:** *между с. Степное и табачной фабрикой; окр. ст. Узловое (О.Г. Розенберг, личн. сообщ.); сев.-вост. склон хр. Тепе-Оба, в черте города; между оз. Кучук- и Биюк-Аджиголь (О.Г. Розенберг, личн. сообщ.); **Белогорский р-н:** с. Белая Скала; **Симферопольский р-н:** окр. с. Николаевка (С.В. Леонов, личн. сообщ.); сев.-вост. берег Симферопольского вдхр.; Симферополь, р-н ж/д вокзала; окр. с. Константиновка; с. Мирное; пос. Аэрофлотский; окр. с. Ключи; *окр. с. Белое, с. Каменка; окр. с. Школьное; *сс. Лекарственное, Кольчугино; *окр. с. Пионерское; окр. с. Дружное; окр. с. Доброе; окр. с. Краснолесье; пос. Терскунда; с. Заречное,

⁴Знаком «*» отмечены локальные (площадью до нескольких десятков га) популяции с высокой плотностью; подчеркиванием выделены крупные (занимающие более 1 км²) популяции с высокой плотностью населения (во всех остальных случаях речь идет об единичных находках или популяциях с низкой плотностью); (?) — по неподтвержденным данным.

с. Лозовое, окр. с. Мраморное, окр. пгт. Перевальное; окр. Аянского вдхр., г. Тас-Тау; сев.-зап. часть плато Долгоруковской яйлы; сев. склоны Чатыр-дага: Орлиное ущелье, уроч. Куртбаир, уроч. Чумнох; вост. склон яйлы Орта-Сырт, долина р. Су-Ат; **Бахчисарайский р-н:** окр. с. Песчаное; окр. с. Угловое; мыс Керменчик (Н.М. Ковблук, личн. сообщ.); окр. с. Соколиное, г. Куртлер-Богаз; **Сакский р-н:** (?)п-ов между с. Охотниково и Мамайской каменоломней; окр. с. Орехово; *окр. ст. Прибрежная; ст. Солнышко; черта г. Саки; побережье Межгорного вдхр.; окр. с. Скворцово; **Севастополь:** пгт. Кача; (?)юго-вост. окраины Севастополя.

Стации и количественные данные

Наиболее характерным биотопом *V. renardi* в Крыму являются полупустынные полынно-типчаковые степи (Кармышев, 1999; Кукушкин, Котенко, 2003). Плотность популяций резко неравномерна даже на небольших по площади территориях. Плотные поселения повсеместно приурочены к участкам с разреженным травостоем и расчлененным микрорельефом, главным образом, к его положительным формам: валам, оплывшим брустверам окопов, выпуклым склонам балок. На ровных участках степи встречаемость гадюки всегда значительно ниже, и плотные поселения всегда приурочены к колониям полевков. На полевочниках учитывали до 4 экз./20 м², чаще 1—3 экз./400 — 500 м². Следует отметить, что низменные участки степи во время летних ливней, как правило, подтопляется. Проективное покрытие травянистой растительности на заселенных гадюкой участках обычно невысоко: 10 — 60 %, редко приближается к 100 %, однако и в этом случае гадюка предпочитает небольшие участки с разреженной или рыхлой растительностью (полынь, василек растопыренный, донник, сколимус, синеголовник, болиголов).

На северном макросклоне Главной гряды гор гадюка занимает сухие участки лугов, окраины дубовых, дубово-грабовых и (редко) буковых лесов, проникая под полог на 0,3 км, плодовые редколесья (сомкнутость крон в местах обитания гадюки редко превышает 0,6 балла), приайлинские лесостепные склоны и карнизы ущелий крутизной до 55° (обычно менее 20°), поросшие плотным кустарником (спирея зверобоелистная, жасмин кустарниковый, бирючина обыкновенная, грабинник, скумпия кожевенная), значительно реже каменистые склоны с петрофильной растительностью фриганоидного облика (со значительным участием асфоделины крымской и ясколки Биберштейна), типчаково-ковыльные и осоковые горно-луговые степи и можжевельниковые стланики окраин яйлинских плато. В горах предпочитает склоны северной (северо-восточной, северо-западной) экспозиции с проективным покрытием травянистой растительности и мхов, близким к 100-процентному. По долинам гадюка поднимается до остепненных гребней водоразделов, лежащих на высоте до 900 м н.у.м., а местами выходит на край яйлинских плато.

Несмотря на широкое распространение степной гадюки в регионе, сведения о численности и плотности крымских популяций вида крайне скудны. Н.Н. Щербак (1966; с. 214) приводит следующие значения плотности популяции: «3 экз. на 1 км вдоль автостреды между Джанкоем и Чонгарским мостом». Максимальная плотность популяций до сих пор регистрировалась на границе Джанкойского и Краснопереконского р-нов — 0,5—2 экз./100 м маршрута (около 50 экз./1 га) (Котенко, 2002а).

Автором получены более полные данные о численности гадюки в различных ландшафтно-климатических районах Крыма. В горах численность *V. renardi* максимальна в кустарниках и плодовых редколесьях по окраинам полей, на террасированных склонах и в чаирах на лесных прогалинах, в рудеральных биотопах и составляет 0,1 — 2,9 экз./га, локально до 8—10 экз./га. Явственно проступает физиономическое сходство оптимальных биотопов вида на равнине и в предгорье. В естественных ландшафтах предгорий гадюка встречается существенно реже: в среднем 1 экз. на 4 человеко-дня поисков. На лесостепных склонах Чатырдага плотность популяции обычно не превышает 0,25—1 экз./га, локально (на участках площадью до 2—3 га) достигает 7,2—9,5 экз./га. На Долгоруковской яйле в мае учитывали до 3—5 особей «за дневную экскурсию» (С.В. Леонов, личн. сообщ.).

Плотность большинства равнинных популяций существенно выше: как правило — 2—5 экз./га, в оптимальных биотопах обычно не ниже 12,4—16,7 экз./га. В апреле 1999 г. на о-ве Куюк-Тук учитывали: в полынных — 0,1—0,4 экз./га, в полынно-типчаковой степи со 100-процентным проективным покрытием — 16,7—23,3 экз./га, на выбитых овцами склонах (проективное покрытие растительности 0,3—0,5 балла) — 26,7—40 экз./га. Обычная плотность в Западном Присивашье (Джанкойский и Нижнегорский р-ны) составляет 6—21 экз./га (обычный максимум в оптимальных биотопах составляет 23,3—63,3 экз./га), в Восточном Присивашье (Советский и Кировский р-ны) — 1,3—5 экз./га (обычный максимум — 16,7—37,4 экз./га). Наименьшая плотность популяции характерна для солончаков и солянков лугов — 0,05—0,17 экз./га. На галофитных полынно-кормовых лугах учитывали от 4,2 (Керченский п-ов, сопка Джав-Тепе) до 16,7 экз./га (Советский р-н, окр. с. Присивашное). На мысе Чауда в сентябре 1999 г. на ровных участках степи учитывали 6,7—10 экз./га, в балках — до 66,7 экз./га (локально на склонах северо-западной экспозиции — до 9 экз./100 м², на эродированных склонах юго-восточной и восточной экспозиций до 3 экз./100 м². В южной части пересыпи оз. Сасык-Сиваш (Сакский р-н) в рудеральном биотопе на участке площадью 13,75 га средняя плотность составила 7,35 экз./га, однако на бугристых свалках, в неглубоких канавах и на ракушняковых грядах выявлены скопления до 7—10 экз./100 м маршрута.

В настоящее время плотность популяций достигает максимальных значений в культурных ландшафтах (на пастбищах близ кошар, в огнезащитных окопах, негустых лесополосах из узколистного лоха, в рудеральных биотопах), что противоречит выводам о значительном сокращении численности «при переходе популяций в новые биотопы» (Кармышев, 1999, с. 55). Ранее отмечалось положительное влияние умеренного выпаса и вырубки лесов на численность степных видов рептилий (Котенко, 1999). Чрезвычайно высокие показатели плотности (75—122 и даже 173—187 экз. в пересчете на 1 га) получены при учетах на островных (площадью 0,1—1,5 га) степных участках, окруженных сельскохозяйственными угодьями (пашней, сенокосами) или сжатых между ними и Сивашом. Многолетние наблюдения за динамикой численности таких изолированных группировок выявили ее высокую стабильность. Приведенные максимальные значения плотности крымских популяций *V. renardi* не являются предельными для вида. Так,

на береговых обрывах Таганрогского залива учитывали до 160 экз./1 км маршрута (Банников, Дроздов, 1969).

Оценка современного состояния крымской популяции показала, что в целом ситуация далека от критической. По нашим наблюдениям, в 1990-х гг. степная гадюка восстанавливала численность на равнине и на некоторых участках расширяла свой ареал в предгорье, чему, по-видимому, благоприятствовали значительное снижение уровня химизации сельского хозяйства, сокращение обрабатываемых площадей, хозяйственная деятельность человека, трансформирующая естественные лесостепные ландшафты (прежде всего дачное строительство), а также, возможно, мягкие зимы последних лет (1996—2000 гг.). В 1999—2001 гг. неоднократно констатировалось появление степной гадюки в черте населенных пунктов (городская черта Симферополя, села и дачные массивы Симферопольского, Джанкойского, Советского и Ленинского р-нов. Некоторое увеличение численности степной гадюки наблюдается также в Херсонском Присивашье (Кармышев, 2003).

В настоящее время Крым является крупнейшим резерватом уязвимого вида в Украине (Кукушкин, Котенко, 2003). По ориентировочным оценкам, общая численность степной гадюки на полуострове достигает 75—100 тысяч особей, причем большая часть ресурсов вида сосредоточена на северо-востоке и востоке региона.

Репродуктивные особенности, размерно-возрастная структура популяции и темпы роста молодняка

Потенциал популяции, в первую очередь, характеризуется такими показателями как плодовитость, периодичность размножения индивидуумов, смертность молодняка, темпы роста и сроки достижения половой зрелости (Коли, 1973).

Соотношение полов в пометах (самцы:самки) варьирует от 0,25:1 до 3,5:1. Суммарное соотношение полов в пометах в Горном Крыму составило 1,47:1 (по трем пометам; $n = 42$), в Равнинном Крыму — 0,98:1 (по 36 пометам; $n = 360$). В целом по Крыму соотношение полов среди новорожденных не отличается от равного — 1,02:1 ($n = 402$). Однако перед уходом на зимовку среди сеголетков несколько преобладают самки: 0,88:1 ($n = 122$). Соотношение полов среди взрослых змей с длиной тела свыше 300 мм в целом по Крыму близко к равному: 0,96:1 ($n = 656$).

В Крымском Присивашье спаривание у гадюк начинается спустя 25—40 суток после массового выхода из зимней спячки в 1—2 декадах марта. Копуляции в различных популяциях регистрировались с конца 3 декады марта по 3 декаду мая включительно. Большая часть наблюдавшихся копуляций ($n = 16$) приходилась на 2 декаду апреля (37,5 %) и 3 декаду апреля — 1 декаду мая (по 18,75 %).

По литературным данным (Банников и др., 1977; Павлов, 2003), беременность у степной гадюки длится 90—130 (чаще 105—110) дней. Нами получены близкие данные. Продолжительность беременности у самок из Присивашья ($n = 4$), спаривавшихся в лабораторных условиях, составила 84—124 суток ($M \pm m = 102,8 \pm 10,11$). У гадюк из среднегорья, отловленных на высотах 350—800 м н.у.м. в 1997 г. роды наблюдались 1.09 (особь из окр. пос. Терскунда), 6.09 и 13.09 (у особей с Чатырдага). Если допустить, что спаривание в горных популяциях происходит в середине мая (имен-

но в это время на Чатырдаге нами дважды наблюдались самцы с вывернутыми гемипенисами), беременность в горах длится около 105 — 125 суток.

Рождение сеголетков в различных крымских популяциях в разные годы происходит, начиная с конца 2 декады июля по 2 декаду сентября включительно. Самая ранняя дата родов — 22.07.1999 г. (р-н устья Салгира), самые поздние даты: 13.09.1997 г. (Чатырдаг) и 2.09.1999 (р-н устья Салгира). Пик родов, как правило, приходится на 1 — 2 декады августа (табл. 1).

Табл. 1. Сроки родов у степной гадюки в Крыму, по объединенным данным 1992—2000 гг.

Месяц, декада	Количество родивших самок	
	п	%
июль		
2	1	1,4
3	13	18,6
август		
1	21	30,0
2	18	25,7
3	13	18,6
сентябрь		
1	3	4,3
2	1	1,4
ВСЕГО	70	100,0

Период родов в различных популяциях в разные годы длится приблизительно от недели до месяца (6—28 суток), обычно 2—3 недели ($M \pm m = 17,6 \pm 2,51$; $n = 8$). На северном пределе ареала разрешение от бремени происходит в более узких временных рамках — за 7—10 суток (Павлов, 2003).

Продолжительность эмбрионального развития, по-видимому, зависит от климата мест обитания: змеи из популяций Западного Присивашья и Горного Крыма приносят потомство позже, чем самки из Восточного и Центрального Присивашья. Так, в 1999 г. самки из окр. устья Салгира ($n = 6$) принесли потомство в 3 декаде июля (22—27.07), а самки с о-ва Куюк-Тук ($n = 8$) — 1—28.08 (пик в 3 декаде августа). В 2000 г. первые и последние даты родов в Восточном и Западном Присивашье почти совпали (24.07—13.08 в первом случае и 28.07—14.08 — во втором). Однако на юго-востоке района 55,6% случаев родов было отмечено в 3 декаде июля и 33,3% — в 1 декаде августа ($n = 9$), а на северо-западе — 7,1% в конце июля и 85,7% в 1 декаде августа ($n = 14$). Очевидно, также существует зависимость сроков родов от погодных условий года. Так, в 1993 — 94 гг. близ устья Салгира и южнее (Нижнегорский, Советский и Кировский р-ны) роды ($n = 30$) происходили в основном во 2—3 декадах августа

(соответственно, 50 и 30%), а в более теплых 1999—2000 гг. в районе устья Салгира и севернее (Нижнегорский и Джанкойский р-ны АРК и о-в Куюк-Тук) ($n = 37$) — в 3 декаде июля (32,4%) и 1 декаде августа (48,7%).

В Крымском Присивашье самки приносят потомство ежегодно. Некоторые беременные самки встречаются на одних и тех же местах в течение 2—3 сезонов подряд. Данные о периодичности размножения самок горно-крымских популяций на сегодняшний день отсутствуют. Предполагается, что на северном пределе видového ареала, в Татарстане, значительная (до 1/4) часть самок репродуктивного возраста участвует в размножении не ежегодно (Павлов, 2003). По данным Ю. В. Кармышева (2002), на о-ве Куюк-Тук ежегодно размножается лишь 89% фертильных самок. По нашему мнению, не исключено, что данная ситуация является результатом нарушения половой структуры популяции вследствие браконьерского отлова или непосредственного уничтожения змей сотрудниками Азово-Сивашского национального парка. Автором неразмножающиеся взрослые самки встречены только в восстанавливающихся популяциях (например, 2 из 4 особей, добытых 29—30.06.2000 г. на заброшенной стройке близ ст. Прибрежная, Сакский р-н) и в бессистемно эксплуатируемых популяциях с деформированной поло-возрастной структурой. В последнем случае доля яловых самок в июне—июле может достигать 30—41,7 и даже 70 %. По прошествии нескольких лет доля самок, принимающих участие в размножении, в популяциях, подорванных перевыловом, существенно повышается. Например, в июне 2001 г. в двух присивашских популяциях, интенсивно эксплуатировавшихся в 1992—1996 и 1993—1999 гг., соответственно, яловые самки вовсе не встречались.

Плодовитость в различных популяциях в разные годы варьирует от 4,3 до 15,3 новорожденных на 1 самку ($M \pm m = 9,8 \pm 1,49$) (табл. 2). Это заметно выше, чем в Херсонском Присивашье и в Крыму, по данным Ю. В. Кармышева (2002): 1—9 (в среднем 5). В Черноморском заповеднике самки рожают, как правило, от 5 до 20 гадючат (Котенко, 1977). Автором максимальное количество новорожденных отмечено в помете самки с п-ова Тюп-Тархан длиной 567 мм (всего 31 экз.: 28 жизнеспособных сеголетков и 3 экземпляра длиной менее 110 мм, погибших на первые — и третьи сутки постнатального развития). Ранее наибольшее число эмбрионов (27—28) регистрировалось у более крупных гадюк острова Орлов, Черноморский запо-

Табл. 2. Плодовитость степной гадюки в различных популяциях Крыма

Район, год	Количество пометов	Количество новорожденных в помете	
		lim.	$M \pm m$
Чатырдаг, 1997	3	13 — 19	$15,33 \pm 1,86$
Вост. Присивашье, 1992	25	3 — 14	8,6*
Вост. Присивашье, 1993	8	2 — 17	9,2*
Центр. Присивашье, 1999	6	2 — 7	$4,33 \pm 0,72$
О-в Куюк-Тук, 1999	7	3 — 15	$9,43 \pm 1,91$
Зап. и Центр. Присивашье, 2000	32	1 — 31	$11,88 \pm 1,12$

Примечание. *Ошибка средней арифметической не рассчитана

ведник (Ардамацкая, 1958; Котенко, 1977). Количество сеголетков в помете положительно коррелирует с длиной тела самки: $r = 0,8 + 0,11$ ($P < 0,001$) (по 31 паре значений) (табл. 3). Как правило, отличия плодовитости самок младших и старших возрастных групп достоверны (табл. 4).

Табл. 3. Величина помета в различных размерных классах самок степной гадюки ($L. \min$ — 335, $L. \max$ — 650 мм), Крым

Размерный класс, мм	Количество самок	Количество новорожденных в помете	
		lim.	$M \pm m$
< 350	3	1 — 5	$2,67 \pm 1,20$
350 — 400	3	2 — 14	$6,67 \pm 3,71$
401 — 450	7	3 — 15	$8,86 \pm 1,72$
451 — 500	10	9 — 19	$13,70 \pm 0,96$
501 — 550	6	10 — 19	$13,83 \pm 1,33$
> 551	3	19 — 31	$24,33 \pm 3,53$

Табл. 4. Уровень отличий при сравнении плодовитости самок степной гадюки в различных размерно-возрастных группах: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Размерный класс, мм	350 — 400	401 — 450	451 — 500	501 — 550	> 551
< 350	1,03	2,95*	7,18***	6,23***	7,22**
350 — 400	—	0,54	1,84	1,82	3,68*
401 — 450	—	—	2,46*	2,29*	4,64**
451 — 500	—	—	—	0,08	3,48**
501 — 550	—	—	—	—	3,25*

Смертность на различных стадиях эмбриогенеза примерно постоянна в различных популяциях во все годы: 9,6—11,5%. В целом за период с 1992 по 2000 г. рождение нежизнеспособных сеголетков с резко выраженными тератогенезами (абберации щиткования пилеуса — 26 экз.; искривление позвоночника — 5, карликовость ($L.$ — 97—110 мм) — 4, сращение средней части туловища — 1 экз.), а также абортирование эмбрионов с незавершенным морфогенезом наблюдалось в $10,6 \pm 0,33$ % случаев ($n = 673$). В Узбекистане появление абортированных яиц или рождение нежизнеспособных гадючат отмечалось почти на порядок реже (Фомина, 1972).

Встречаемость сеголетков во 2 половине сентября — 1 половине октября в период массовой активности змей всех возрастов в норме варьирует от 20,6 до 46,2% (в целом 35,4%; $n = 302$). В Присивашье встречаемость сеголетков выше, чем на Западном побережье и Керченском п-ове: соответственно, 35,1—46,2% и не более 25,0—25,4%. К началу лета доля переживших 1 зимовку (возраст 10–11 месяцев) молодых в Присивашье составляет 12,8—45,5%, а в целом по Крыму — 23,4% ($n = 428$).

Сведения о размерах новорожденных гадючат из Крыма практически отсутствуют. По нашим данным, длина тела жизнеспособных новорожденных змей составляет 110—170,5 мм (табл. 5). Максимальная длина тела новорожденных в Крыму несколько меньше, чем в Левобережной Украине

Табл. 5. Размеры тела новорожденных у степной гадюки из Крыма изопредельных территорий⁵

Район	L., мм	
	самцы lim. (n) M ± m	самки lim. (n) M ± m
<u>Присивашье:</u>		
Советский р-н ¹		
2000	128 – 143 (7) 137,29 ± 2,14	131 – 148 (9) 137,48 ± 2,29
Нижегородский р-н		
1995	127 – 156 (38) 144,12 ± 1,22	132 – 162 (40) 144,35 ± 1,07
1999	129 – 151 (18) 139,89 ± 1,11	133 – 151 (6) 144,08 ± 2,69
2000	133,5 – 165 (21) 146,0 ± 1,92	133 – 165 (24) 149,55 ± 2,03
Джанкойский р-н		
2000	110 – 167 (91) 150,78 ± 0,94	112 – 170,5 (99) 149,13 ± 1,01
Херсонская обл., о-в Куюк-Тук		
1999	139 – 148 (14) 143,71 ± 0,76	134 – 155 (17) 143,32 ± 1,57
<u>Мыс Чауда</u>		
1999	140 (1) –	152 (1) –
<u>Горный Крым</u>		
1997	134 – 143 (25) 138,10 ± 0,51	129 – 144 (16) 139,20 ± 0,95

⁵В Восточном Присивашье (р-н между устьями р. Вост. Булганак и Чорох-Су) в 1992 г. размер тела новорожденных гадючат (самцы + самки; n = 100) составлял 121–169 мм (в среднем 141,39 ± 1,09).

(177 мм) (Котенко, 1989) и в Узбекистане (180 мм) (Фомина, 1972). Масса новорожденных самцов ($n = 54$) составляет 2,34—4,78 г ($M \pm m = 3,6 \pm 0,09$), самок ($n = 38$) — 2,09—4,74 г ($M \pm m = 3,6 \pm 0,10$) (табл. 9).

Среди сеголетков достоверные отличия между полами по длине туловища отсутствуют, однако в большинстве случаев (в 5 выборках из 8) самцы незначительно уступают самкам по максимальным и средним размерам. Очевидно, с этим обстоятельством связана несколько большая масса самок.

Достоверной связи между средней длиной сеголетков и их количеством в помете, а также между средней длиной новорожденных и размерами матери не обнаружено. Однако при сравнении средних размеров сеголетков в пометах самок, принадлежащих к различным размерным категориям, обнаружена сильная положительная связь (табл. 6). Таким образом, потомство крупных самок из равнинных популяций не только более многочисленно, но также характеризуется большими (в среднем) размерами.

Табл. 6. Длина тела новорожденных в пометах, принадлежащих к различным размерным категориям самок *V. renardi* из Присивашья

Длина тела самок, мм			Количество сеголетков		Длина тела новорожденных, мм		t_{Si}		
Размерная категория	средняя	n	n	%	lim.	$M \pm m$	I — II	II — III	I — III
< 400 (I)	352,3	3	12	4,6	128—153	$140,08 \pm 2,63$	2,76	3,29	4,17
401 — 500 (II)	462,75	12	139	52,7	110—165	$147,65 \pm 0,77$	$P < 0,05$	$P < 0,01$	$P < 0,01$
501 — 575 (III)	531,5	7	113	42,8	113—170,5	$151,85 \pm 1,02$			

При благоприятных погодных условиях осени сеголетки до ухода на зимовку увеличивают длину тела в среднем в 1,4 раза, и перед спячкой длина тела сеголетков составляет 143—215 мм, самок — 147—230 мм, масса тела варьирует от 2,9 до 6,7 г (табл. 7, 8, 9). Средняя масса сеголетков в сентябре—октябре составляет: у самцов — $5,0 \pm 0,21$ г ($n = 20$), у самок — $5,2 \pm 0,25$ г ($n = 19$) (отличия не достоверны). Разница наименьших и крупнейших сеголетков по длине туловища в конце сентября—

Табл. 7. Длина тела сеголетков степной гадюки перед первой зимовкой, Крым

Признак	Район, месяц, год	самцы lim. (n) $M \pm m$	самки lim. (n) $M \pm m$
L., мм	устье р. Салгир, октябрь 1994	181 — 212 (14) $195,32 \pm 2,26$	178 — 228 (18) $201,31 \pm 3,65$
	о-в Куюк-Тук, октябрь 1998	160 — 215 (12) $194,83 \pm 4,65$	162 — 230 (7) $186,0 \pm 8,62$
	п-ов Тюп-Тархан, сентябрь 2000	157 — 192 (9) $176,56 \pm 3,61$	175 — 198 (10) $184,6 \pm 2,43$
	п-ов Тюп-Тархан, октябрь 2000	152 — 204 (10) $180,2 \pm 4,59$	147 — 202 (16) $172,72 \pm 3,52$
	оз. Сасык-Сиваш, сентябрь 2000	143 — 185,5 (7) $169,5 \pm 5,83$	162 — 190 (5) $175,8 \pm 4,54$
	мыс Чауда, сентябрь 2000	165 — 175 (2) $170,0 \pm 5,00$	176 (1) —

октябре в разных популяциях составляет 41—70 мм (у самцов 31—55, в среднем 43,1 мм, у самок — 28—68, в среднем 44,8 мм). Разница минимальных и максимальных длин тела сеголетков внутри одного помета ($n = 24$) составляет 5—45 мм ($M \pm m = 18,2 \pm 2,18$).

Табл. 8. Масса тела сеголетков степной гадюки из Крыма перед первой зимовкой (самцы + самки)

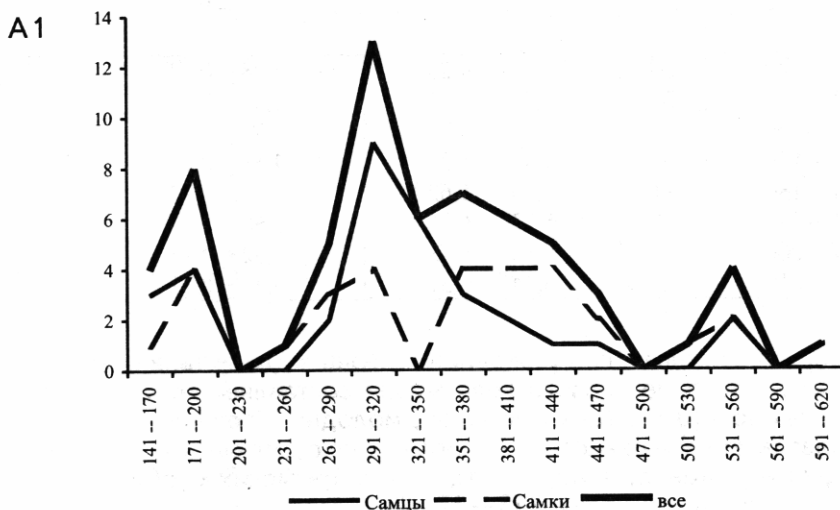
Популяция, месяц, год	Масса, г		
	n	lim.	$M \pm m$
п-ов Тюп-Тархан, сентябрь 2000	19	3,55 — 6,73	$5,41 \pm 0,20$
п-ов Тюп-Тархан, октябрь 2000	7	2,92 — 6,57	$4,65 \pm 0,55$
оз. Сасык-Сиваш, сентябрь 2000	12	3,74 — 6,47	$4,90 \pm 0,24$

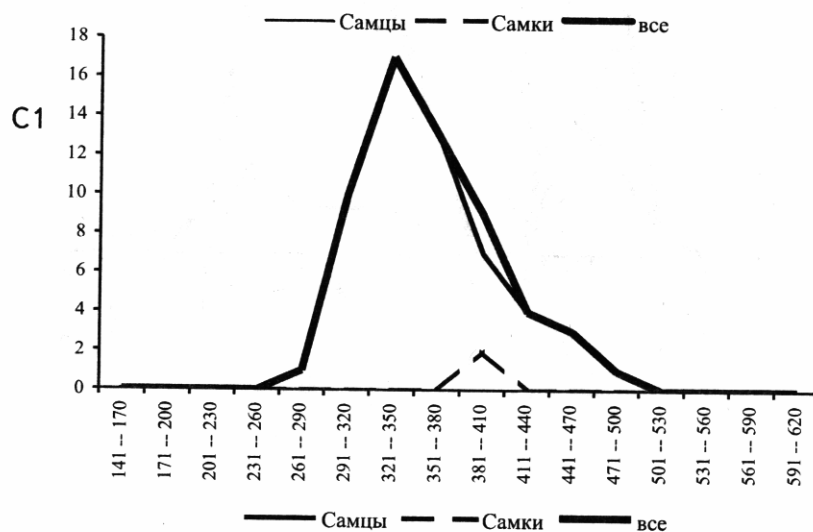
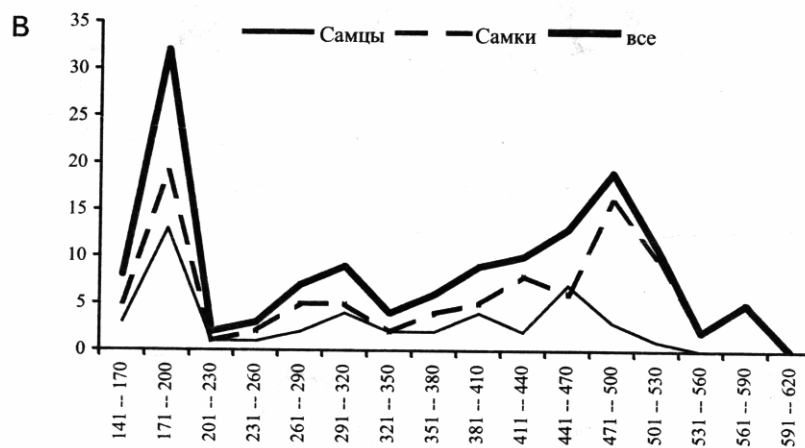
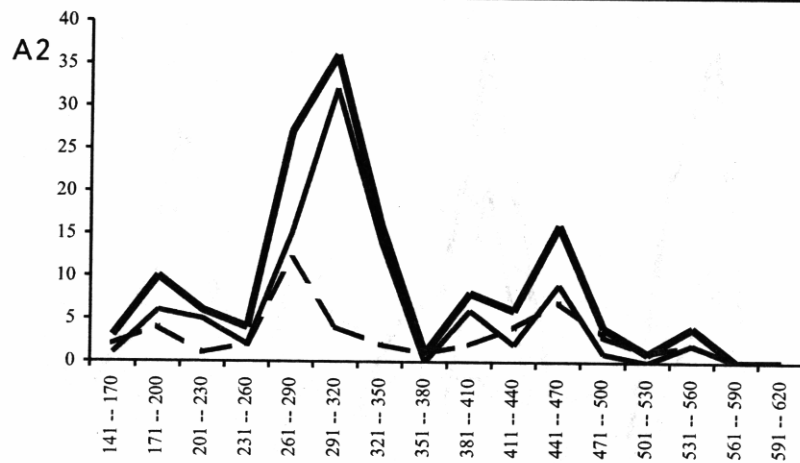
Табл. 9. Масса сеголетков степной гадюки (самцы + самки) в различных размерных классах, август — октябрь 1999 — 2000 гг.

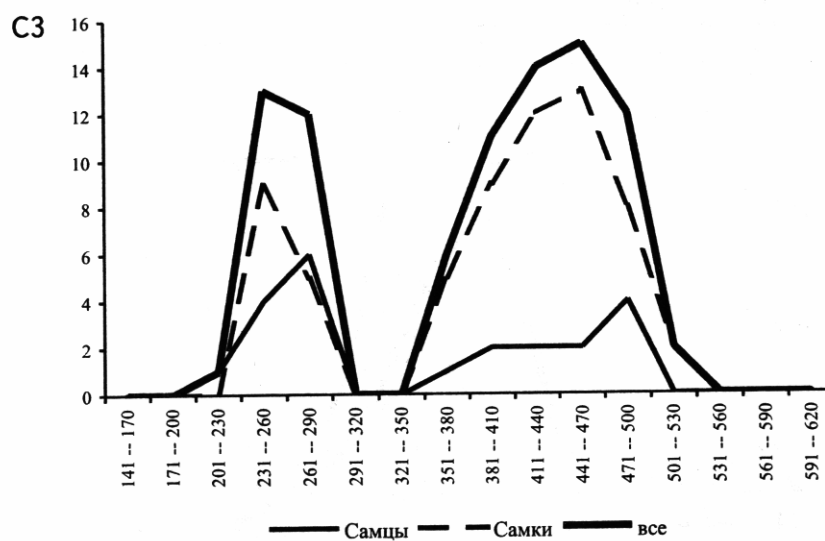
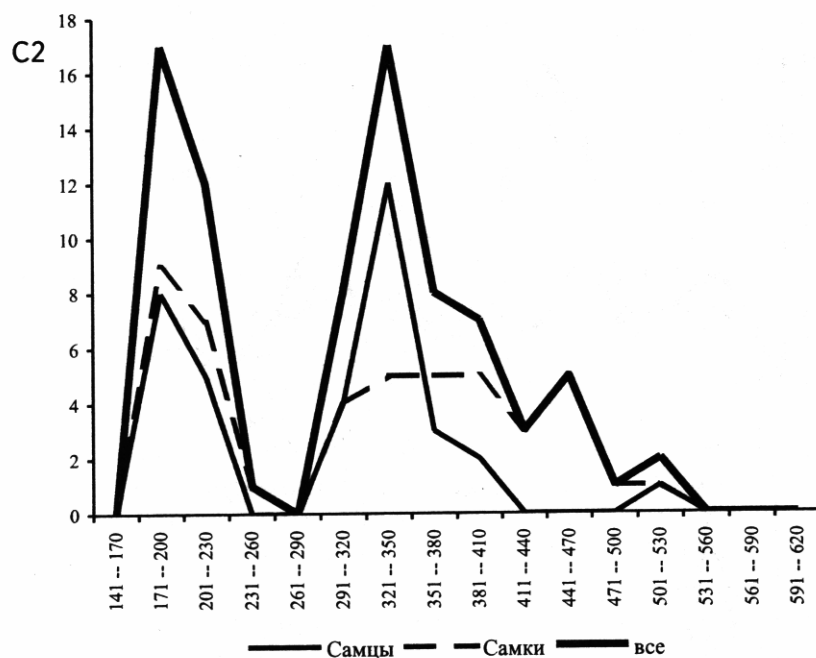
Размерный класс, мм	n	Масса, г		
		lim.	$M \pm m$	C.V., %
129 — 140	26	2,09 — 4,29	$2,98 \pm 0,10$	17,45
141 — 150	36	2,75 — 4,42	$3,51 \pm 0,08$	12,82
151 — 160	27	3,26 — 4,74	$3,88 \pm 0,08$	10,30
161 — 170	8	4,37 — 5,32	$4,68 \pm 0,10$	6,20
171 — 180	11	3,65 — 5,62	$4,75 \pm 0,17$	11,58
181 — 190	9	5,22 — 6,25	$5,60 \pm 0,12$	6,42
191 — 200	4	6,16 — 6,73	$6,52 \pm 0,13$	3,99
201 — 210	2	6,34 — 6,57	$6,46 \pm 0,12$	2,48

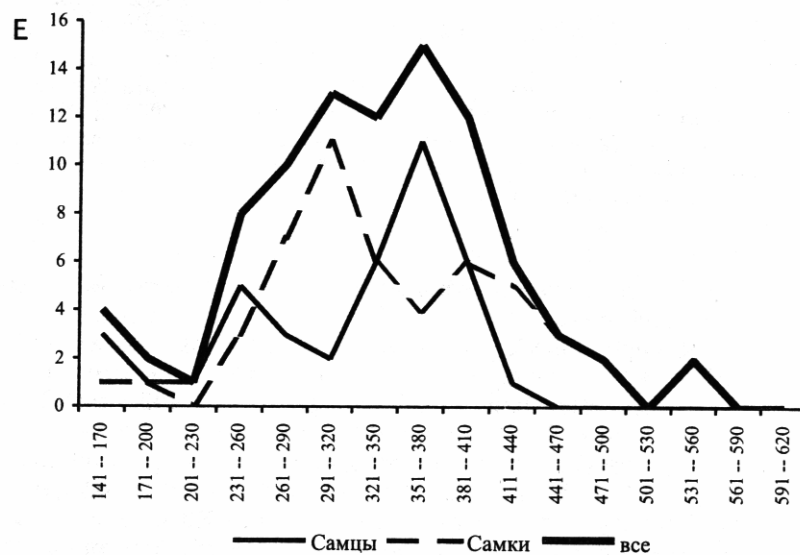
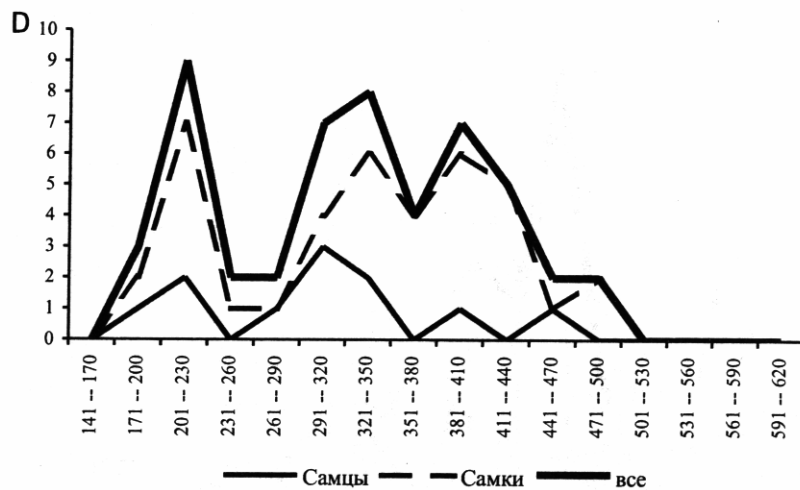
Прирост молодых, при рождении имеющих длину тела в среднем около 145 мм, в течение первого года жизни составляет не менее 160 %, в среднем около 210 %. Таким образом, молодняк степной гадюки в Крыму за год удваивает свои размеры, что согласуется с данными по Черноморскому заповеднику (Котенко, 1989). У отдельных крымских особей прирост составляет, по-видимому, даже 245—276 %.

В апреле, сразу после 1-й зимовки, длина тела молодых в Западном Присивашье составляет 183—218 мм ($n = 13$). В течение теплого периода года молодые интенсивно растут и к октябрю, перед 2 зимовкой, минимальный размер годовалых равен 243 мм у самцов и 260 мм у самок. Установить максимальные размеры годовалых змей в большинстве случаев не представляется возможным из-за существенной разницы в размерах тела новорожденных (см. выше) и значительных индивидуальных отличий в темпах роста. Перечисленные факторы приводят к тому, что часть годовиков может превосходить по длине наименьших змей из старших возрастных групп. В 1994—2001 гг. перед уходом на зимовку одну из наиболее многочисленных групп в большинстве равнинных популяций составляли годовалые особи со средней длиной 290—320 мм, а близ устья р. Салгир — даже 320—350 мм. Для сопоставления, на севере Нижнего Поволжья сеголетки степной гадюки при «стартовых показателях» размеров тела, близких к наблюдаемым в Крыму (L. — 140—165 мм), в возрасте 1 года имеют меньшие размеры: 191—255 мм (самцы) и 214—267 мм (самки) и достигают длины половозрелых особей перед 3 зимовкой или вскоре после нее (Табачишина и др., 2003). Масса тела годовиков в Крыму варьирует от 9,2 до 27,7 г ($M \pm m = 15,2 \pm 0,83$) (по 30 экз. длиной 240—315 мм). Змеи, пережившие 2 зимовки, в марте—апреле имеют минимальные размеры 264 мм (самцы) — 308 мм (самки). Размерно-возрастная структура гадюк популяций Крыма и о-ва Куюк-Тук в различные сезоны представлена на рис. 1.









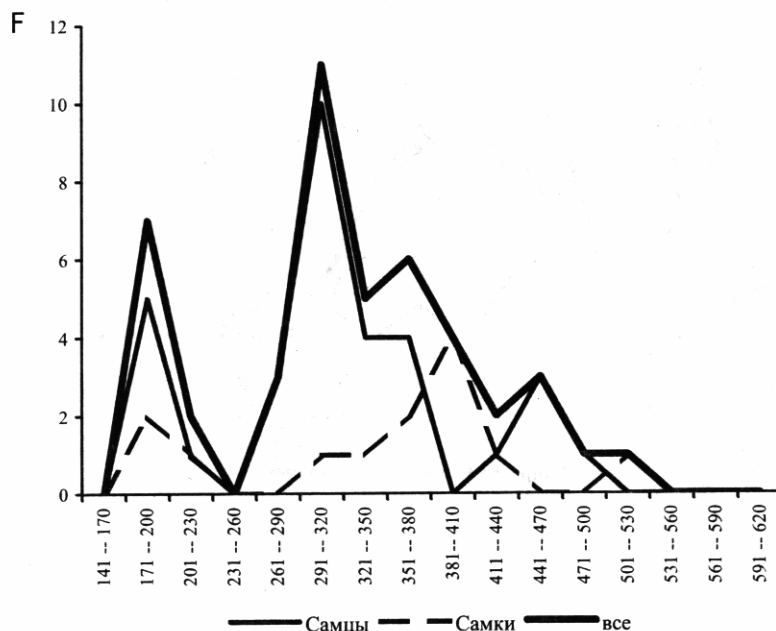


Рис. 1. Размерно-возрастная структура популяций степной гадюки в Крыму и на сопредельных территориях:

Херсонская обл.: А — о-в Куюк-Тук (А1 — 2 декада апреля 1999 г.; $n = 45$; А2 — октябрь — 1 декада ноября 1998 г.; $n = 142$); Крым: В — п-ов Тюп-Тархан (сентябрь — 1 декада октября 2000 г.; $n = 140$); С — р-н устья р. Салгир (С1 — 1 декада марта 1999 г.; $n = 62$; С2 — 1 декада октября 1994 и 1995 гг.; $n = 81$; С3 — 3 декада июня 2001 г.; $n = 85$); D — р-н устья р. Вост. Булганак (2 декада июня 2001 г.; $n = 50$); E — мыс Чауда и г. Вулкан (2—3 декады сентября — 1 декада октября 1999—2000 гг.; $n = 90$); F — коса оз. Сасык-Сиваш (3 декада сентября 2000 г.; $n = 58$).

В Крымском Присивашье наименьшие размеры копулирующих змей в апреле составляют 291—318 мм у самок, 292 мм у самцов, однако подавляющее большинство виргинных самок и половозрелых самцов имеет длину свыше 320 мм. Минимальная длина беременной самки на момент родов составила 330,5 мм, максимальная — 620 мм, средняя — $443,4 \pm 7,37$ ($CV = 13,9\%$; $n = 70$). Две трети (75,7%) беременных самок имеют длину 351—500 мм (рис. 2). По всей видимости, во многих крымских равнинных популяциях половая зрелость, как и в Черноморском заповеднике, по данным Т. И. Котенко (1989), наступает на втором году жизни. На юге материковой Украины и в Херсонском Присивашье половая зрелость, как правило, наступает в возрасте около трех лет, при длине тела самок 360—380 мм (Karmishev, Pisanets, 1995; Кармишев, 2002; Кармышев, 2003).

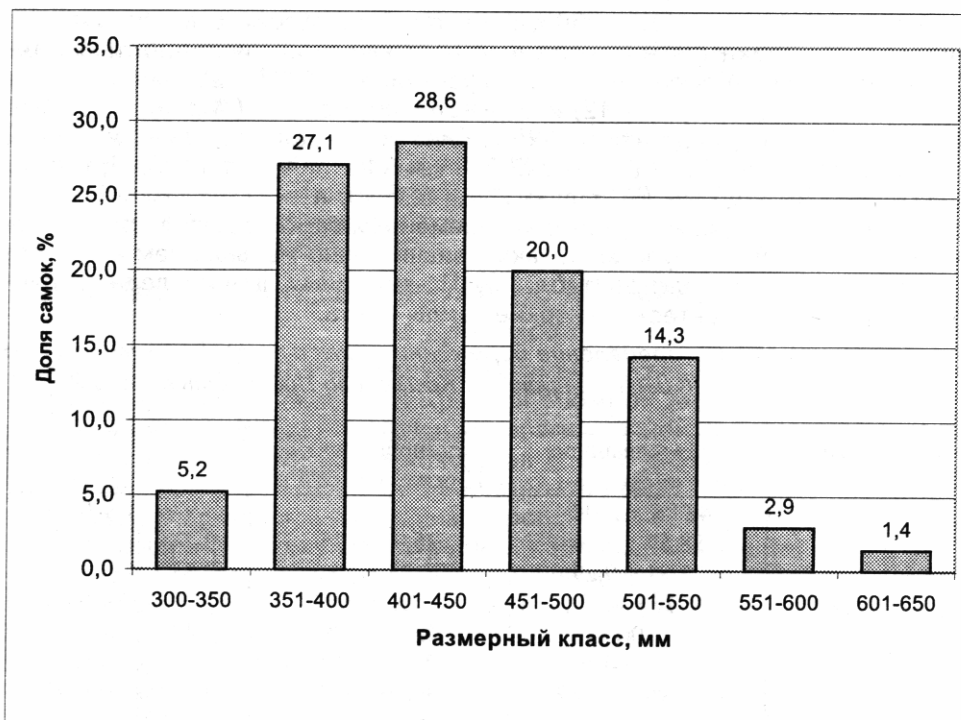


Рис. 2. Распределение беременных самок *V. renardi* по размерным классам в период родов ($n = 70$)

Темпы роста рептилий определяются прежде всего климатическими факторами и обеспеченностью кормами (Котенко, 1989). Очевидно, в различных популяциях относительно небольшого по площади региона темпы роста могут существенно варьировать. Темпы роста *V. renardi* в существующих на экологической периферии ареала популяциях северного макросклона Главной гряды ниже, чем на равнине. Так, в мае 1997 г. на северных склонах Чатырдага (700—900 м н.у.м.) длина тела гадюк, переживших одну зимовку, составляла 165—172 мм ($n = 2$), у переживших 2 зимовки — 247—265 мм ($n = 2$). Там же, в июне 1995 г. длина тела змей в возрасте менее года равнялась 183—195 мм ($n = 2$), а особи длиной 302—319 мм ($n = 2$), вероятно, пережили 2 зимовки. Половая зрелость в популяциях среднегорья наступает, по-видимому, не ранее третьего года жизни.

Значительные отличия в размерной структуре и темпах роста наблюдаются также в популяциях, расположенных в пределах одного ландшафтно-климатического района. Так, во 2—3 декадах июня 2001 г. длина тела змей 2000 года рождения в популяции окр. с. Присивашное (Советский р-н), обитающей на галофильных лугах с невысокой численностью прямокрылых (серый кузнечик, прус итальянский), составляла 192—232 мм ($M \pm$

$m = 208,1 \pm 3,24$; $n = 13$), а в 30 км севернее, на лугово-степном участке близ с. Любимовка (Нижегородский р-н) с высокой численностью прямокрылых (главным образом, серого кузнечика) — 207—285 мм у самцов ($M \pm m = 256,1 \pm 5,97$; $n = 12$) и 234—286 мм у самок ($M \pm m = 254,1 \pm 4,45$; $n = 14$). В 1 декаде июня 1995 г. близ устья Салгира длина молодых ($n = 10$) составляла: у самцов — 242–258 мм ($M \pm m = 248,0 \pm 5,03$; $n = 3$), у самок — 215—260 мм ($M \pm m = 237,3 \pm 6,40$; $n = 7$).

Отметим, что средние размеры беременных самок в популяции окрестностей устья р. Вост. Булаганак также значительно меньше, чем в популяции из района устья Салгира (табл. 10). По-видимому, для последней группировки вообще характерны высокие темпы роста.

Табл. 10. Распределение беременных самок по размерным классам в двух популяциях Крымского Присивашья, июнь 2001 г.

Размерный класс, мм	с. Присивашное, Советский р-н	с. Любимовка, Нижегородский р-н	t_{St}	P
300–350	$42,86 \pm 10,80$	0	3,97	< 0,001
351–400	$28,57 \pm 9,86$	$25,0 \pm 6,25$	0,31	—
401–450	$23,81 \pm 9,29$	$33,33 \pm 6,80$	0,83	—
451–500	$4,76 \pm 4,65$	$37,50 \pm 6,99$	3,90	< 0,001
501–550	0	$4,17 \pm 2,89$	1,44	—
lim	310—482	360—512		
$M \pm m$	$373,96 \pm 10,49$	$434,13 \pm 6,08$	4,96	< 0,001
C.V.	13,15	9,70		
n	21	48		

Все крымские равнинные популяции в целом сходны по характеру распределения размерно-возрастных групп. Наблюдаемые межпопуляционные отличия касаются в основном доли особей старших возрастных категорий. Высокой долей особей старших возрастных категорий выделяется популяция п-ова Тюп-Тархан, где доля особей длиной свыше 500 мм достигает 12,9% ($n = 140$) против 3,2% на острове Куюк-Тук ($n = 187$) и 1,8—3,5 % во всех прочих крымских популяциях (в целом по Крыму — 1,9%; $n = 426$) (рис. 1).

Доля особей предрепродуктивного возраста косвенно свидетельствует об уровне смертности на ранних стадиях развития. В сентябре — октябре половину (50,1%; $n = 511$) крымской (с о-вом Куюк-Тук) популяции *V. repardi* составляют сеголетки и неполовозрелые особи длиной менее 320 мм. В июне 2001 г. в Восточном Присивашье (окр. с. Присивашное) доля молодых в возрасте 9—11 месяцев составляла 23,1 % ($n = 39$), близ устья р. Салгир (окр. с. Любимовка) — 29,2% ($n = 89$), в целом 27,3% ($n = 128$). Осенью доля годовалых (длиной 231—320 мм) варьирует в различных популяциях Крыма (с о-вом Куюк-Тук) от 11,9 до 47,2% (в среднем 28,4%). Отметим, что близкие данные получены для популяций Херсонского Присивашья, где доля змей в возрасте 9—21 месяцев составляет до 28% численности популяции (Кармишев, 2002).

Эксплуатация и экстремальные изменения условий существования популяций приводят к снижению средних и максимальных размеров змей. В климаксовых популяциях, напротив, доля особей старших возрастов увеличена. Так, средняя длина беременных самок в 1990-х гг. варьировала от 374—441 мм в эксплуатируемых популяциях Крымского Присивашья и о-ва Куюк-Тук, до 491 и 500 мм, соответственно, в ненарушенных популяциях Горного Крыма и п-ова Тюп-Тархан, длительное время остававшегося «белым пятном» для браконьеров.

Враги и факторы смертности, реакция популяций на промысел

О прессе хищников на популяции змей косвенно позволяет судить доля травмированных особей. В Крыму и в южной Херсонщине нами достоверно зарегистрированы следующие враги степной гадюки: белогрудый еж (*Erinaceus concolor*), чайка-хохотунья (*Larus cachinnans*), белый аист (*Ciconia ciconia*), серая цапля (*Ardea cinerea*), серый журавль (*Grus grus*), грач (*Corvus frugilegus*), а также сизоворонка (*Coracias garrulus*) и кольчатая сколопендра (*Scolopendra cingulata*), изредка нападающие на гадючат. У 3—4 гадюк из сотни имеются деформации костей черепа, повреждения глаз, зарубцевавшиеся рваные раны на теле. У 4,4% змей ($n = 639$) отсутствуют хвосты, иногда почти по клоаку. Среди травмированных змей преобладают взрослые крупнее 350 мм, чаще — длиной 401—500 мм (47,6%), очевидно, имеющие более высокие шансы освободиться и уйти от хищника. Почти 2/3 травмированных змей (71,4%) составляют самки. Беременные самки, доминантой поведения которых является баскинг, большую часть светлого времени суток проводят на поверхности и, в этой связи, они в большей степени, нежели самцы, уязвимы для хищников.

Зависимость доли травмированных змей в популяции от численности хищников и защитных качеств биотопа отчасти иллюстрируют следующие данные. На о-ве Куюк-Тук в целинной полынно-типчаковой степи с 70—100-процентным проективным покрытием доля лишенных хвоста особей составила 1% ($n = 112$), на рекреационном черноморском побережье близ Евпатории — 1,5% ($n = 67$), на заросших густой адвентивной растительностью залежах Западного Присивашья — 1,75% ($n = 114$), на удаленном от побережья Сиваша лугово-степном участке близ устья Салгира — 5% ($n = 200$), в разреженных полупустынных степях окрестностей мыса Чауда — 6% ($n = 100$), а на граничащих с плавнями полупустынных и солончаковых участках Восточного Присивашья — 14,75% ($n = 61$). В лесостепных ландшафтах Горного Крыма травмированные гадюки не встречены. В некоторых случаях пресс хищников приобретает роль существенного регулятора численности. Например, 12.09.2000 г. на п-ове Тюп-Тархан автор наблюдал, как аист в течение часа добыл на свежей гари 4 или 5 взрослых гадюк.

Значительные флуктуации численности, связанные с непосредственным воздействием спонтанных факторов (длительные засухи, зимние подтопления низменных участков степи), нами не регистрировались. Отмечались лишь единичные случаи гибели змей. Подтопления приводят к непродолжительному изменению пространственной структуры популяций: на возвышенных участках формируются временные скопления змей (окр. устья

Салгира, весна 1997—98 гг.). Засуха 1999 г. в окрестностях мыса Чауда привела к изменению распределения змей в пределах биотопа (наблюдались скопления в балках и слабо выраженные миграции в направлении водоемов) и к некоторой деформации («усреднению») размерно-возрастного состава популяции: встречаемость сеголетков осенью составляла лишь 4,3% ($n = 70$), резко сократилась численность змей наиболее старших возрастных групп (не встречались особи крупнее 500 мм, и большинство популяции составляли змеи в возрасте 1—3 лет. Там же, в конце сентября 2000 г. встречаемость сеголетков не отличалась от нормы: 25% ($n = 20$). Аналогичные изменения возрастной структуры популяции при воздействии экстремальных факторов отмечались для среднеазиатских виверид (Данов, 1985; Затока, 1989).

Известно, что опосредованное влияние экстремальных экологических условий на популяции гадюковых змей, по-видимому, многократно превосходит прямое и осуществляется прежде всего через ухудшение кормовой базы (Данов, 1985; Коротков, 1989; Andren, Nilson, 1989). Наблюдения на 4—5-ти недельных гари (п-ов Тюп-Тархан, сентябрь-октябрь 2000 г.) выявили консервативность взрослых особей в использовании индивидуальных участков, несмотря на значительное ухудшение защитных качеств биотопа (полное выгорание растительности) и кормовой базы (численность прямокрылых в сотни раз, а полевок и ящериц в 15—20 раз ниже, нежели в сохранившейся в прибрежной полосе целинной степи). Можно предполагать, что данная ситуация может приводить к повышенной смертности во время зимовки. В октябре, несмотря на то, что у подавляющего большинства добытых на гари змей в желудках прощупывались кормовые объекты (главным образом, серый кузнечик), у некоторых самок старших возрастных групп были заметны признаки истощения. Непосредственная гибель гадюк в результате пожаров отмечалась в единичных случаях.

Специфическим для района мыса Чауда фактором массовой смертности гадюк являются обвалы суглинистых береговых обрывов. В апреле — мае удавалось наблюдать до 2 десятков гадюк на 70—100 м пляжа. Оказавшиеся на узких пляжах змеи смываются штормами или (и) выедаются чайками.

Угрозу численности степной гадюки в Крыму, в первую очередь, представляет нелимитированный отлов для содержания в частных серпентариях, в результате которого прежде всего страдают ценнейшие популяции с высокой плотностью населения. Так, по данным учетов в сентябре 2000 г., средняя плотность одной из популяций ближайших окрестностей мыса Чауда, пострадавшей от браконьерского отлова в июле того же года, сократилась на порядок: с 8,1 до 0,8 экз./га (!).

Разреженные промыслом крупные популяции при неравномерной эксплуатационной нагрузке на территорию и прочих благоприятных условиях в течение нескольких лет восстанавливают численность на прежнем уровне. Оптимальными «станциями переживания» степной гадюки являются разреженные лесополосы из низкорослого лоха узколистного и ленты целинной степи вдоль берегов Сиваша и степных рек.

Наблюдения за динамикой плотности населения степной гадюки проводились на обширном (площадью около 10 км²) лугово-степном стационаре близ с. Любимовка (Нижнегорский р-н) в 1994—2001 гг. Интенсив-

ная эксплуатация популяции в 1995—98 гг. (из достоверных источников известно, что на данной площади было добыто около 1100 половозрелых змей и молодых старших возрастов) привела к примерно 4-кратному сокращению общей численности группировки. Однако, учеты в июне 2001 г. показали, что значительное ослабление эксплуатационного пресса в 1999—2000 гг. (за этот период из популяции было изъято лишь 80 особей) вызвало повсеместный рост численности гадюки. На некоторых участках площадью 0,25—0,5 га (высокие валы, проходящие на удалении до 0,5 км от лесополос), откуда змеи были выбраны фактически полностью до 1998 г., гадюка даже восстановила свою прежнюю, на уровне 1994 г., численность: 66,7—122 экз./га. Можно утверждать, что естественными убежищами гадюки послужили ранее почти не облавливавшиеся лесополосы из *Eleagnus angustifolia*, подтверждением чему — зарегистрированные максимальные значения численности змей именно по окраинам лесополос. В северной части урочища на отдельных участках валов протяженностью до 350 м гадюки (в основном беременные самки и молодые 2000 г. рождения) встречались через каждые 7—15 м маршрута (133,3—173,3 экз./га). Отметим, что во время сенокоса и после его завершения миграции змей в направлении валов не наблюдались. На окружающих валы сенокосах плотность не превышала 0,3 экз./га, в проходящих по сенокосам неглубоких окопах — 13,3 экз./га, на облавливавшихся в 1998—2000 гг. валах — 2,3 экз./га.

Локальные популяции уязвимы в значительно большей мере. Близ с. Присивашное (Советский р-н) в июле-августе 1992 г. в заросшем луговостепной и адвентивной растительностью огнезащитном окопе протяженностью около 1 км и шириной 5 м, проходящем между пашней и солончаками, плотность популяции достигала 56 экз./га. В 1993—1995 гг. ловцами симферопольского серпентария из окопа было изъято 30 экз., а на прилегающей территории пастбища со скудной солончаковой растительностью — около 20 экз. (80% добытых змей составляли беременные самки). По данным учетов в июне 2001 г., на низменных участках пастбища, в неглубоких подтапливаемых во время дождей окопах на полынно-кормековых лугах и на осыхающих островках в Сиваше площадью 200—700 м² учитывали 5—20 экз./га (в среднем 16,7 экз./га), местами до 2—3 экз./120—150 м², что соответствует данным учетов начала 1990-х гг. В то же время в окопе численность гадюки в сравнении с данными учетов в начале 1990-х гг. оказалась приблизительно в 3 раза ниже.

На способность степной гадюки к быстрой колонизации ренатурализованных земель указывает ее высокая численность на старых (9—12 лет) залежах (Джанкойский р-н), в раскорчеванных 6—7 лет назад садах (Советский р-н), на заброшенных около 10 лет назад стройках (Сакский р-н), а также частые находки молодняка на молодых (3—5 лет) залежах, поросших скудной сорной растительностью, на расстоянии до 1 км от ближайших мест постоянного обитания вида. Плотность популяций на старых пахах и на целинных степных участках может быть вполне сопоставимой. Например, в сентябре—октябре 2000 г. на п-ове Тюп-Тархан на сгоревшей залежи площадью около 12 га средняя плотность популяции составляла 11,9 экз./га, а в незатронутой пожаром полосе целины вдоль Сиваша — 19,5—21 экз./га.

Рекомендации по охране

Принимая во внимание бессилие природоохранных ведомств пресечь браконьерский промысел степной гадюки на всей территории Крыма, а также, в известной мере, нерациональность охраны заведомо обреченных популяций, обитающих на временно изъятых из сельскохозяйственного оборота землях, наиболее действенной мерой сохранения вида представляется организация специализированных герпетологических заказников на участках, где эта змея является фоновым видом герпетокомплексов (прежде всего на военных аэродромах и оставленных полигонах, в охотхозяйствах и лесничествах), а также на периферических участках крымского ареала (Главная гряда, Западное побережье), где обитают морфологически своеобразные популяции. Приоритетными для заповедания являются популяции п-овов Тюп-Кангил (урочища Калиновское и Крайняя, Джанкойский р-н) и Тюп-Тархан (окр. с. Чайкино и с. Мысовое, Джанкойский р-н), района устья Салгира (окр. с. Любимовка, Нижнегорский р-н), архипелага осыхающих островов к востоку от с. Изобильное (Нижнегорский р-н), окрестностей эстуария р. Вост. Булганак (с. Присивашное, Советский р-н), пересыпи оз. Сасык-Сиваш (окр. ст. Прибрежная, Сакский р-н), Центрального Крыма (окр. пгт. Октябрьское, Красногвардейский р-н), Керченского п-ова (сектор «с. Южное — м. Чауда — г. Дюрмен — с. Вулкановка» и урочище Марьевские Горки западнее Тобечикского оз., Ленинский р-н), а также северных склонов Чатырдага (окр. пгт Перевальное, Орлиное ущелье). В качестве дополнительной меры сохранения генетического разнообразия *V. renardi* в Крыму может быть рекомендовано формирование на базе академического учреждения лабораторного генофонда для поддержания природных популяций в случае катастрофического падения их численности.

Заключение

Границы крымского ареала степной гадюки в основных чертах соответствуют границе области с континентальным типом годового хода осадков и среднеянварской изотерме $+1^{\circ}\text{C}$. Современное распространение вида на большей части территории Крыма спорадично. Крупные популяции с высокой плотностью населения сохранились в наименее трансформированных деятельностью человека регионах: в полупустынных полынно-злаковых степях Западного и Центрального Присивашья и южной половины Керченского п-ова. Современное состояние крымской популяции степной гадюки в целом можно оценить как достаточно благополучное. Снижение антропогенного пресса в 1990-х гг. способствовало увеличению численности степной гадюки на полуострове, и в настоящее время численность крымской популяции достигает 75—100 тыс. особей. Плотность популяций достигает максимальных значений по окраинам агроценозов и в рудеральных биотопах. Крупные популяции, разреженные неселективным промыслом, в течение нескольких лет восстанавливают численность на прежнем уровне, что обусловлено некоторыми особенностями биологии вида: равным соотношением полов, ежегодным размножением самок в климаксовых популяциях, высокими плодовитостью и выживаемостью молодняка и, в некоторых популяциях, ранним (на втором году жизни) наступлением половой зрелости. Перед уходом на зимовку одну из наиболее многочисленных

групп в большинстве крымских равнинных популяций составляют годовалые особи длиной 29—32 см, а близ устья Салгира — 32—35 см. Естественными резерватами степной гадюки являются разреженные лесополосы и ленты целинной степи вдоль Сиваша или степных рек. В условиях слабого контроля за соблюдением природоохранного законодательства эффективной мерой охраны природных популяций *V. renardi* представляется организация специализированных герпетологических заказников на малодоступных или закрытых для посещения территориях, где этот вид сохранил высокую численность.

Благодарности. Автор выражает признательность симферопольскому натуралисту В. П. Первакову за помощь при организации полевых исследований в Присивашье в первой половине 1990-х гг., Н. М. Ковблюку (Таврический национальный университет, Симферополь) и С. С. Эмирусеинову (ИнБЮМ, Севастополь), принимавшим деятельное участие в экспедициях, а также М. М. Бескаравайному и Ю. И. Будашкину (Карадагский природный заповедник), С. В. Леонову (Таврический национальный университет), О. Г. Розенбергу (Феодосия) и Ю. Н. Ляшенко (Керчь), предоставившим некоторые сведения о находках степной гадюки.

Литература

- Ардамацкая Т. Б. К биологии степной гадюки района Черноморского заповедника // Тр. Черноморского заповедника. — Вып. 2. — Голая Пристань, 1958. — С. 107 — 109.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М.: Просвещение, 1977. — 414 с.
- Банников А. Г., Дроздов Н. Н. Семейство Гадюковые змеи (*Viperidae*) // Жизнь животных. — Т. 4., ч. II. — М., 1969. — С. 409—431.
- Белова З. В. Половая и возрастная структура популяции обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Зоол. журн. — 1975. — Т. 54. Вып. 1. — С. 143—145.
- Божанский А. Т. Использование климаграмм в герпетологических исследованиях на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Вопросы герпетологии: Мат. VI Всесоюз. герпетол. конф. (Ташкент, 18—20 сентября 1985 г.). — Л.: Наука, 1985. — С. 32—33.
- Борисов А. А. Климаты СССР. М.: Учпедгиз, 1948. — 222 с.
- Важов В. И. Агроклиматическое районирование Крыма // Тр. ГНБС. — Т. 71. — Ялта: НГБС, 1977. — С. 92—120.
- Ведь И. П. Климатопы растительных сообществ Горного Крыма // Изв. АН СССР. Сер. географ. н. — 1983. — № 3. — С. 83—89.
- Данов Р. А. Влияние погодных факторов на плотность и возрастную структуру популяций гюрзы в Юго-Западном Копетдаге // Вопросы герпетологии: Мат. VI Всесоюз. герпетол. конф. (Ташкент, 1985 г.). — Л.: Наука, 1985. — С. 68—69.
- Доценко И. Б. *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835) // Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи. — Киев: Зоомузей ННПМ НАНУ, 2003. — С. 71—75.

Душевский В. П., Шутов Ю. И. Чатырдаг. — Симферополь: Таврия, 1987. — 80 с.

Затока А. Л. О влиянии экстремальной засухи на популяции рептилий в Северном Туркменистане // Вопросы герпетологии: Мат. VII Всесоюз. герпетол. конф. (Киев, 26—29 сентября 1989 г.). — Киев: Наукова думка, 1989. — С. 90—91.

Кармышев Ю. В. Распространение и морфологическая изменчивость степной гадюки (*Vipera ursinii* Bonap., 1835) Крыма и сопредельных территорий // Проблемы изучения фауны юга Украины. — Одесса: Астро-Принт — Мелитополь: Бранта, 1999. — С. 54—59.

Кармышев Ю. В. Распространение и таксономический статус степной гадюки (*Vipera ursinii*) на юге Украины // Вопросы герпетологии: Мат. I съезда герпетол. о-ва им. А. М. Никольского (Пушино-на-Оке, 4—7 декабря 2000 г.). — Пушино — Москва, 2001. — С. 117—119.

Кармишев Ю. В. Плазуни півдня степової зони України (поширення, мінливість, систематика та особливості біології) // Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Київ, 2002. — 20 с.

Кармышев Ю. В. Возрастная структура популяции степной гадюки *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) на островах Сиваша и прилегающих территориях / / Змеи Восточной Европы: Мат. регион. конф. (Тольятти, 2—5 февраля 2003 г.). — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. — С. 24—26.

Кармышев Ю. В., Писанец Е. М., Сиренко В. А., Сиренко Н. М. Материалы по сезонной активности степной гадюки (*Vipera ursinii renardi* Christ., 1861) на юге Украины // Там же, 1999. — С. 63—64.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. — М.: Мир, 1973. — 362 с.

Коротков Ю. М. Закономерности распределения и распространения амфибий и рептилий Дальнего Востока и Сибири // Вопросы герпетологии: Мат. VII Всесоюз. герпетол. конф. (Киев, 26—29 сентября 1989 г.). — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 119—120.

Котенко Т. И. Герпетофауна Черноморского заповедника и прилегающих территорий // Вестн. зоол. — 1977. — № 2. — С. 55—66.

Котенко Т. И. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Украины // Амфибии и рептилии заповедных территорий. — М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1987. — С. 60—80.

Котенко Т. И. Темпы роста и линька степной гадюки на Украине // Вестн. зоол. — 1989. — № 3. — С. 55—58.

Котенко Т. И. Земноводные и пресмыкающиеся / Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы // Вопросы развития Крыма. — вып. 11. — Симферополь: СОНАТ, 1999. — С. 91—94.

Котенко Т. И. Герпетофауна // Биоразнообразие Джарылгача: современное состояние и пути сохранения / Вестн. зоол.: Спец. вып. — 2000а. — С. 63—74.

Котенко Т. И. Новые данные о распространении степной гадюки (*Vipera ursinii renardi* Christoph, 1861) в Крымском Присивашье // Природничий альманах. Сер. биол. н. — Херсон, 2000б. — Вип. 1. — С. 25—38.

Котенко Т. И. Новые находки степной гадюки (*Vipera renardi*) в Крыму // Вестн. зоол. — 2002а. — Т. 36, № 2. — С. 100.

Котенко Т. И. Предложения по расширению заповедной сети равнинного Крыма // Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях: Тез. докл. II науч. конф. (Симферополь, 25—26 апреля 2002 г.). — Симферополь: КГМУ, 2002. — С. 129—134.

Котенко Т. И. Целинные степные участки центральной и западной частей Равнинного Крыма и перспективы их сохранения // Роль природно-заповедных территорий у підтриманні біорізноманиття: Мат. міжнарод. науч.-практич. конф. (Канів, 9—11 сентября 2003 г.). — Канев: Каневский природный заповедник, 2003. — С. 63—66.

Котенко Т. И., Кинда В. В., Стадниченко И. С. Роль Присивашья и Керченского полуострова в сохранении редких видов пресмыкающихся фауны Украины. 1. Фактический материал // Актуальні питання збереження та відновлення степових екосистем: Мат. міжнар. конф. (Аскания-Нова, 21—23 травня 1998 р.). — Аскания-Нова, 1998. — С. 278—280.

Котенко Т. И., Михалевич О. А., Мищенко Ю. В. Современное состояние наземных экосистем Равнинного Крыма и перспективы их охраны // Оптимізація природно-заповідного фонду України. — Київ, 1994. — Вип. 1. — С. 59—73.

Кочкин М. А. Почвы, леса и климат Горного Крыма и пути их рационального использования // Тр. НГБС. — Т. 38. — Ялта: НБС, 1967. — 266 с.

Кукушкин О. В., Котенко Т. И. Особенности распространения змей на Крымском полуострове. Часть 2. Обыкновенная медянка. Леопардовый полоз. Степная гадюка // Змеи Восточной Европы: Мат. регион. конф. (Тольятти, 2—5 февраля 2003 г.). — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. — С. 41—45.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. школа, 1980. — 293 с.

Ландшафтно-геофизические условия произрастания лесов юго-восточной части Горного Крыма / Под. ред. А. В. Бокова. — Симферополь: Таврия-Плюс, 2001. — 131 с.

Павлов А. В. Сезонные явления в жизни степной гадюки (*Vipera ursinii*) в крайней северной точке ее обитания // Змеи Восточной Европы: Мат. регион. конф. (Тольятти, 2—5 февраля 2003 г.). — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. — С. 62—65.

Павлова Н. Н. Физическая география Крыма. — Л.: ЛГУ, 1964. — 105 с.

Пузанов И. И. Предварительные итоги изучения фауны позвоночных Крымского заповедника // Сборник работ по изучению фауны Крымского заповедника. — М.—Л.: Гос. мед. изд-во, 1931. — С. 5—38.

Подгородецкий П. Д. Крым: Природа. — Симферополь: Таврия, 1988. — 191 с.

Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. Сравнительный анализ динамики роста степной гадюки (*Vipera ursinii*) и гадюки Никольского (*V. nikolskii*) нижеволжских популяций // Змеи Восточной Европы: Мат. регион. конф. (Тольятти, 2—5 февраля 2003 г.). — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. — С. 82—85.

Таращук С. В. Степная гадюка в правобережной степи Украины // Вестн. зоол. — 1985. — № 4. — С. 80—81.

Фомина М. И. Степная гадюка // Содержание ядовитых змей Средней Азии в неволе. — Ташкент: ФАН Узбекской ССР, 1972. — 177 с.

Щербак М. М. Гадюка степова східна // Червона Книга України. Тваринний світ. — Київ: Укр. Енциклопедія, 1994. — С. 301.

Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (Herpetologia Taurica). — К.: Наукова думка, 1966. — 240 с.

Andren C., Nilson G. Reproduction in the adder *Vipera berus* and the effect of prey density // Abstr. of 1st World Cong. Herpetol. (Canterbury, 11—19 September 1989). — Canterbury, 1989. — P. 1.

Karmishev J. V., Pisanets E. M. Geographical variability of some characters of *Vipera ursinii* in Eurasia // Abstr. of the 2d Asian Herpetol. Meet., 6—10 September 1995, Ashgabat, Turkmenistan. — Ashgabat, 1995. — P. 28—29.

Kotenko T. I., Morozov-Leonov S. Yu., Mezhzherin S. V. Biochemical genetic differentiation of the Steppe Viper (*Vipera ursinii* group) in Ukraine and Romania // 10th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp. — Irakleio, 1999. — P. 88—90.