

ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ  
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукописи  
УДК 568. 126. 3 (477)

ЗЕРОВА  
Галина Анатольевна

ПОЗДНЕМИОЦЕНОВЫЕ - РАННЕПЛЕИСТОЦЕНОВЫЕ ГАДЖКОВЫЕ ЗМЕИ  
УКРАИНЫ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ

03.00.08 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Киев - 1993

Л.В. 173

Работа выполнена в Институте зоологии им. И.И.Шмальгаузена  
АН Украины.

Научные руководители: академик АН Украины, профессор,  
доктор биологических наук  
В.А.Топачевский и  
доктор биологических наук  
В.М.Чхиквадзе

Официальные оппоненты: член-корреспондент АН Украины,  
профессор, доктор биологических наук  
Н.Н.Щербак и  
кандидат биологических наук  
Е.М.Писанец

Ведущее учреждение: Зоологический Институт АН России


Защита состоится "20" апреля 1993 г. в 10<sup>00</sup>  
часов на заседании специализированного совета Д.016.09.01  
при Институте зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН Украины  
по адресу: 252601, Киев-30, ул. Ленина, 15.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института  
зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН Украины.

Автореферат разослан "3" марта 1993 г.

Отзывы в двух экземплярах просим направлять по адресу:  
252601, Киев-30, ул. Ленина, 15.

Ученый секретарь  
специализированного совета  
кандидат биологических наук

  
В.В.ЗОЛотов

ЛНБ України ім.В.Стефаніка



00815310 (1)



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Представители семейства Viperidae, являясь одной из наиболее изученных современных групп змей, были объектом многочисленных систематических, эко-этологических и биогеографических исследований. Однако, из-за того, что ископаемые остатки змей встречаются относительно редко и отличаются довольно плохой сохранностью, гипотезы об эволюции данной группы змей строились почти исключительно на современном материале. Несмотря на широкое распространение современных представителей и давность изучения гадюковых змей, до настоящего времени не выяснены некоторые важные вопросы морфологии, филогении и классификации группы. Так, например, не существует единого мнения относительно классификации собственно рода *Vipera*. Остаются также невыясненными темпы и направления эволюции в данной группе змей. Кроме того, изучение ископаемых змей значительно затруднено из-за отсутствия общепринятой методики описания и определения их остатков. Следствием этого является несопоставимость литературных данных, а также сложная номенклатура большинства таксонов, отсутствие остеологических признаков в их диагнозах. Вышеизложенное достаточно убедительно свидетельствует об актуальности предлагаемого исследования.

Цели и задачи. Целью настоящей работы было выяснение систематического состава, геологического и географического распространения, экологических особенностей гадюк семейства Viperidae, обитавших на территории северного участка Восточной Палеарктиды в отрезке времени поздний миоцен - ранний плейстоцен. Однако, в ходе ее реализации потребовалось решить ряд задач, значительно выходящих за первоначальные рамки работы, а именно:

- провести анализ морфологических признаков ? костей черепа, встречающихся в ископаемом состоянии, и позвонков из всех отделов позвоночника у современных представителей семейства с целью выделения диагностических признаков и выяснения возможности их применения на ископаемом материале;
- установить морфологические критерии, лежащие в основе разделения рода *Vipera* в.л. на подроды и определения реценитных и ископаемых видов;
- провести ревизию систематического состава гадюковых змей Па-

- леарктики в том объеме, какой возможен на имеющемся материале;
- упорядочить номенклатуру и уточнить диагнозы рода *Vipera s.l.* и входящих в него подродов и видов;
  - усовершенствовать существующую и разработать новую методику определения ископаемых остатков гадюковых змей;
  - определить систематическую принадлежность и провести описание имеющихся ископаемых остатков гадюковых змей Украины.

Научная новизна: Предложена методика диагностики гадюковых змей по скелетным материалам, выделен и включен в диагнозы соответствующих таксонов ряд новых диагностических признаков, описано 16 новых для науки форм гадюковых змей, из них - 4 новых вида, относящихся к двум под родам рода *Vipera s.l.* из позднего миоцена - раннего плейстоцена Украины и сопредельных регионов. Проведена реконструкция палеогеографической обстановки исследуемого региона в указанном отрезке времени и проверено ее соответствие таковой, определенной по другим группам животных.

Теоретическое и практическое значение: Гадюковые змеи, как экзотермные животные, являются хорошими индикаторами климатов прошлого и при условии достаточной изученности могут использоваться для палеоклиматических реконструкций, а также в целях биостратиграфии и палеогеографии. Выделенные по костям черепа 35 диагностических признаков и 15 - по позвонкам могут быть включены в диагнозы соответствующих таксонов современных гадюковых змей при проведении ревизии группы. Отдельные виды ископаемых гадюк могут использоваться как руководящие формы при стратификации и определении геологического возраста отложений.

Апробация работы: Результаты исследования были доложены на VII Всесоюзной герпетологической конференции (Киев, 1989), I Всемирном герпетологическом конгрессе (Кентербери, Великобритания, 1989), VI съезде Европейского герпетологического общества (Будапешт, Венгрия, 1991), 2-м симпозиуме им.Ж.Кювье (Монтбельяр, Франция, 1992), на конференции молодых исследователей Института зоологии АН Украины, и на совещании по вопросам систематики и морфологии (Санкт-Петербург, 1988).

Публикации: по теме диссертации опубликовано 19 работ объемом 6 п.л., из них 9 - в зарубежных изданиях.

Объем и структура работы: Диссертация изложена на 329 стр.

машинописи и состоит из введения, 6 глав и заключения (общий объем текста 161 стр.), списка основной использованной литературы (111 наименований), 19 таблиц и 61 рисунка.

#### СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Основные положения введения соответствуют изложенной в автореферате общей характеристике работы.

Глава I. Материал и методика. Основой исследования послужила коллекция остатков гадюковых змей из 28 позднемиоценовых – раннеплейстоценовых местонахождений Украины, России, Молдавии и Закавказья, хранящаяся в основном в отделе палеозоологии повоночных и Палеонтологический музей Института зоологии им.И.И. Шмальгаузена АН Украины. Сбор материала проводился экспедициями указанного отдела, в том числе в 1981–1983 и 1987–1991 г.г. при участии автора. Кроме того, в работе использовались остеологические материалы по рецентным гадюковым змеям из коллекций музеев и научных учреждений Тбилиси, Ташкента, Киева, Москвы, Санкт – Петербурга, Лондона, Гетеборга, Кракова, Мадрида. В общей сложности исследовано 27 краниальных остатков и более 300 повонков ископаемых гадюковых змей и 196 скелетов 8 родов 29 видов современных Viperidae. Использовались повонки из всех отделов позвоночника. Точность определения особенно возрастала при наличии шейных повонков. Для определения и диагностического описания нами использовались морфологические и морфометрические признаки, но в основу описаний новых таксонов были положены главным образом первые. Промеры костей и биометрический анализ оказались менее ценными. Тем не менее мы сочли целесообразным включать их в описания новых таксонов, при этом измерялись только туловищные повонки, как наименее изменчивые.

Терминология. Анатомическая номенклатура элементов черепа и осевого скелета взята из различных источников. Приведены схемы строения и промеров встречающихся в ископаемом состоянии костей черепа и повонков, а также номенклатура их элементов с указанием синонимов и принятых сокращений.

Измерения и биометрические методы. Впервые измерения и индексы повонков для определения и таксономического описания вымерших змей были использованы при описании ископаемых змей Флориды (Auffenberg, 1963). Позднее была предпринята попытка

определить плейстоценовых змей по методике В. Аффенберга с использованием  $t$ -критерия Стьюдента (Szyndlar, 1981, Meylan, 1982), однако способ выбора позвонков оказался неудовлетворительным. Методика правильного выбора позвонка для определения обсуждалась позднее в работах Э. Шиндлара (Szyndlar, 1984, 1991). В данной работе используются промеры и индексы по методике Аффенберга (1963) и Шиндлара (1984). При исследовании скелетов современных гадюковых змей измерялось более 20 туловищных позвонков. Кроме вычисления значения индекса, мы определяли размах его изменчивости (Lim.), среднее значение для особи (N ср.), среднее квадратическое отклонение ( $\delta$ ) и коэффициент вариации (CV).

Установлено, что отдельные позвонки ископаемых гадюк не могут служить основой для филогенетических построений. Кроме определения их систематической принадлежности, они могут быть использованы для изучения распространения этих змей в геологическом прошлом.

Глава II. Главнейшие местонахождения ископаемых гадюковых змей семейства Viperidae Северного Причерноморья и Приазовья, их геологическая характеристика. В работе использовалась региональная стратиграфическая схема (Короткевич, 1988; Топачевский, Скорик, 1992). Согласно этой схеме приведены географическое положение и краткая геологическая характеристика 28 позднемiocеновых-раннеплейстоценовых местонаждений исследуемого региона.

Глава III. История изучения, обзор находок и ревизия ископаемых гадюковых змей семейства Viperidae Евразии и Северной Африки. Древнейшие гадюковые змеи семейства Viperidae известны из раннего миоцена (агения) Европы. Они представлены позвонками как мелких, так и крупных гадюк, по-видимому, подродов *Vipera* s. n. и *Macrovipera* (Szyndlar, 1991). Ископаемые гадюковые змеи Евразии и Северной Африки представлены тремя родами: *Bitis*, проблематичный *Lacubis* и *Vipera* s. l. Приведены синонимика, диагнозы, краткая характеристика всех описанных с указанной территории ископаемых гадюковых змей семейства Viperidae.

#### Род *Bitis* Gray, 1842

Сообщения о находке этого рода в позднем миоцене Испании и Венгрии (Kormos, 1911, Piveteau, 1927) не подтвердились.

*Bitis olduvainensis* Rage, 1973

Большая африканская гадюка, имеющая короткую и толстую максиллу с сильно развитым поперечным отростком; позвонки напоминают таковые рецентной *Bitis arietans*. Вид известен только из виллафранкских отложений Олдувая.

Род *Laophis* Owen, 1857

Типовой вид: *Laophis crotaloides* Owen, 1857. Поздний миоцен и/или ранний плиоцен Греции. Вопрос принадлежности данного рода к подсемейству *Viperinae* или *Crotalinae* длительно обсуждался в литературе, однако на основании имеющихся материалов (13 позвонков) окончательно решить его не представляется возможным. В свете современных знаний о распространении виперид в данном регионе *Laophis* является скорее сходным с *Bitis*, чем с ямкоголовыми змеями.

Род *Vipera Laurenti*, 1768

Типовой вид: *Vipera aspis francisciredi* L., 1768

Основываясь на некоторых явных остеологических различиях в отдельных группах рода *Vipera* s.l., а также принимая во внимание длительную независимую эволюцию этих групп, начиная по крайней мере с раннего миоцена, мы предлагаем некоторые изменения в подродовом подразделении рода *Vipera* s.l. (в перечень видов включены только те, скелеты которых были нами исследованы). Данное подразделение носит предварительный характер. Окончательную ревизию рода *Vipera* s.l. следует провести с учетом всех данных по внешней морфологии, распространению, ооохимии, генетике и т.д. его представителей. Предлагается:

1. Восстановить подрод *Felias* Merrem, 1820 с типовым видом *V.(P.) berus*. для щиткогловых гадюк (=мелкие "европейские гадюки", группа видов "berus"). Современные виды: *V.(P.)berus*, *V.(P.)jursini*, *V.(P.)kaznakowi*, *V.(P.)dinniki*, *V.(P.)darewskii*, *V.(P.)beoanei*.

2. Чешуеголовых гадюк разделить на 3 подрода:

1). Подрод *Vipera* s.s. *Laurenti*, 1768 (мелкие чешуеголовые гадюки: крупные "европейские гадюки", группа видов "aspis") с типовым видом *V.(V.)aspis*. Рецентные виды - *V.(V.)aspis*, *V.(V.)ammodytes*, *V.(V.)latastei*. Ископаемые виды - *V.(V.)antiqua*, *V.(V.)maghrebiana*, *V.(V.)moetica*.

2). Подрод *Macrovipera* Reuss, 1927 (крупные чешуеголовые гадюки

(частично); = "Восточные гадюки" (частично); группы видов "xanthina" и "lebetina") с типовым видом *V. (M.) lebetina*. Современные виды - *V. (M.) lebetina*, *V. (M.) palaestinae*, *V. (M.) mauritanica*, *V. (M.) schweizeri*, *V. (M.) xanthina*, *V. (M.) raddei*, *V. (M.) latiffii*, *V. (M.) bornmuelleri*. Ископаемые виды - *V. (M.) sarmatica*, *V. (M.) gedulyi*, *V. (M.) kuohurganica* (группа видов "lebetina"); *V. (M.) platyspondyla*, *V. (M.) ukrainica* (группа видов "xanthina"); *V. (M.) burgenlandica* (соответствует признаки *V. (M.) lebetina* (позвонки), *V. (M.) xanthina* и *V. (M.) palaestinae* (череп)).

3). Подрод *Daboia* Gray, 1848 (группа видов "russelli", = крупные чешуеголовые гадюки (частично); = "Восточные гадюки" (частично) с типовым видом *V. (D.) russelli*. Единственный рецентный вид - *V. (D.) russelli*. Ископаемый вид - *V. (D.) maxima*. Ввиду явных остеологических различий как по черепу, так и по осевому скелету, данному подроду возможно следует придать родовой статус.

Подрод *Daboia* Gray, 1842

Типовой вид *V. (D.) russelli* Gray, 1842. Современный вид, Южная Азия и некоторые прилегающие острова.

*Vipera maxima* Szyndlar, 1988

Средний плиоцен (MN 15), Лайна (Испания). Единственный известный ископаемый представитель подроде на территории Европы. Проникновение этой группы гадюк на Иберийский полуостров, по-видимому, произошло через Северную Африку.

Подрод *Macrovipera* Reuss, 1927

Типовой вид *V. (M.) lebetina* Linnaeus, 1758. Современный вид, Восточное Средиземноморье, Передняя и Центральная Азия, Северная Африка.

*Vipera platyspondyla* Szyndlar, 1987

Ранний миоцен (MN 4), Дольнице (Чехословакия). Латеральные доли зигосфены заостренные, презигинофизерные сочленовные грани эллиптической формы. Самый древний представитель подрода *Macrovipera* в Европе, известен только из типового местонахождения.

*Vipera burgenlandica* Bachmayer et Szyndlar, 1987

Поздний миоцен (ранний тиролий) (MN 11) Кохфидиш (Австрия). Туловищные позвонки этой гадюки, известной только из типового местонахождения, напоминают таковые современных *V. (M.) lebetina* и *V. (M.) palaestinae*. Однако, различия между указанными

видами хорошо видны на элементах черепа.

Vipera gedulyi Volkay, 1913

Поздний миоцен [MN 13] Полгарди (Венгрия). Известен только из типового местонахождения. Хотя вид был описан исключительно по костям черепа, не исключено наличие позвонков в материалах из данного местонахождения. Первоначально *V.gedulyi* рассматривалась как форма, близкая к *V.ammodytes*, но морфология черепа свидетельствуют о близости *V.gedulyi* к "восточным гадюкам" (комплекс "lebetina").

Vipera sp. (= "Восточные гадюки"; подрод Macrovipera;  
= комплексы видов "lebetina" и "xanthina")

С территории Евразии в отложениях раннего миоцена - среднего плейстоцена известны многочисленные находки (в основном позвонки) крупных ископаемых гадюк, по-видимому, принадлежащие представителям подрода *Macrovipera*.

Подрод Vipera Laurenti, 1769

Типовой вид: *Vipera aspis francisciredi* L., 1758. Современный вид, южная часть Западной Европы.

Vipera antiqua Szyndlar, 1987

Ранний миоцен (MN 4) Дольнице (Чехословакия). Судя по шейным и туловищным позвонкам она несомненно относится к группе "aspis". Известна только из типового местонахождения и является древнейшим представителем подрода *Vipera s.s.*

Vipera maghrebiana Rage, 1976

Средний миоцен (MN 7) Бени Меллал (Марокко). Единственный известный ископаемый представитель подрода в Северной Африке. По утверждению автора описания эта гадюка наиболее близка к рецентной *V.lebetina*, однако, ее принадлежность к *Vipera s.s.* не вызывает сомнений.

Vipera cf. ammodytes (Linnaeus, 1758)

Из среднего (MN 15) и позднего плиоцена (MN 16) Польши, Украины и Молдавии указываются находки гадюк, близких к *V.ammodytes*. Они находятся за пределами современного ареала данного вида, а в его пределах известны находки позвонков *V. cf.ammodytes* из среднего и позднего плейстоцена Болгарии и Греции.

Vipera cf. aspis (Linnaeus, 1758)

Две темные кости из Позднемиоценового (MN 13) местонахо-

ждения Полгарди (Венгрия) были отнесены к *V. cf. aspis*. Среди материалов по ископаемым змеям в коллекции Венгерского геологического института мы не обнаружили костей, близких по морфологии к *V. aspis*.

*Vipera* sp. (группа "aspis")

Фрагментарные позвонки, относимые к данной группе, известны из среднего миоцена - раннего плиоцена Чехословакии, Польши, Испании и Венгрии. Они, вероятно, принадлежат разным видам, но более точное их определение пока невозможно.

Подрод *Pelias* Merrem, 1820

Типовой вид: *Vipera berus* (L., 1758). Современный вид, Северная и Центральная Европа, Северная Азия.

*Vipera berus* (Linnaeus, 1758)

Ископаемые остатки этой гадки известны из плейстоценовых местонахождений Европы в пределах ее современного ареала.

*Vipera* (*Pelias*) sp.

Материалы по гадкам подрода *Pelias*, точнее неопределимые из-за их малочисленности и/или фрагментарности, известны из раннего и среднего миоцена Восточного Казахстана, позднего плиоцена Германии и Греции, а также из различных уровней плейстоцена Европы. В позднем миоцене - раннем плейстоцене Северного Причерноморья отмечено семь сменявших друг друга форм.

*Vipera* sp. (статус неопределен)

Отпечаток скелета гадьковой змеи (череп, кроме сложной кости, не сохранился) был описан как *Vipera kargii* (Meyer, 1845) из среднего миоцена (Гастарация) Овинггена (Германия). Этот вид несомненно принадлежит к семейству *Viperidae*; по морфологии сложной кости предположительно перенесен в род *Vipera* (Rage, 1984). Остатки гадюк неопределенного статуса известны также из миоцена Испании, Чехословакии, Молдавии, Франции, среднего и позднего плиоцена Молдавии.

Глава IV. Морфологические особенности элементов черепа и осевого скелета гадюковых змей, их значение для систематики современных форм и определения ископаемых остатков. Таксономический вес отдельных признаков. У гадюковых змей в ископаемом состоянии, из-за крайней хрупкости, известны только следующие кости черепа: базипарафеноид, теменная кость, основная заты-

лочная кость, максилла, эктоптеригоид, зубная и сложная кости. В связи с этим в данной главе проведен сравнительно-морфологический анализ указанных костей, а также позвонков — наиболее многочисленных и хорошо сохраняющихся остатков.

### 1. БАЗИПАРАСФЕНОИД (основная клиновидная кость).

1.1. Разделение общего отверстия (cof) на два отверстия: заднее отверстие Видиевого канала для вхождения небной ветви лицевого нерва и церебральное отверстие для вхождения церебральной ветви внутренней сонной артерии в черепномозговую коробку. Такое разделение общего отверстия базипарасфеноида на два отдельных характерно в целом для подсемейства *Viperinae*.

1.2. Наличие/отсутствие и степень развития базисфеноидного гребня. Этот признак может быть использован в диагнозах родов исследуемого семейства.

1.3. Наличие/отсутствие птеригоидного гребня. У представителей рода *Causis* птеригоидный гребень находится в передней части базипарасфеноида немного ниже суборбитальных гребней. У видов родов *Gerastes* и *Echis* признак изменчив. Все исследованные представители родов *Vipera* s.l. и *Bitis* птеригоидного гребня не имеют.

1.4. Строение Видиевого канала и положение его переднего отверстия. У представителей семейства *Viperidae* переднее отверстие Видиевого канала может находиться на вентральной, латеральной или дорсальной поверхности базипарасфеноида; признак имеет большое значение для родовой и подродовой диагностики всех гадюк.

У представителей рода *Vipera* s.l. данный признак представлен тремя основными и рядом промежуточных состояний.

1.5. Наличие/отсутствие костного выступа и/или костной перемычки между задним отверстием Видиевого канала и церебральным отверстием. Данный признак в пределах рода *Vipera* s.l. имеет 3 состояния. Его эволюция, по-видимому, шла в направлении редукции до полного исчезновения костного выступа и/или перемычки. Данный признак не имеет таксономического веса при разделении рода *Vipera* s.l. на подроды.

1.6. Наличие/отсутствие и количество латеральных борозд для прохождения небной ветви лицевого нерва и церебральной ветви внутренней сонной артерии, место их разделения. В пределах рода *Vipera* s.l. можно выделить 4 состояния данного признака,

имеющих значение для подродовой диагностики.

1.7. Величина и форма суборбитальных отростков базипарасфеноида. Признак может быть использован при определении черепного материала, в частности, по родам *Bitis* и *Atheris*. В пределах рода *Vipera* s.l. из-за значительной изменчивости он имеет ограниченное таксономическое значение.

1.8. Величина, форма и соотношение лобного и парасфеноидного отростков базипарасфеноида. Этот признак может быть использован как дополнительный в родовой диагностике семейства *Viperidae*.

1.9. Форма и величина птеригонидного отростка базипарасфеноида. Признак используется для разделения *V. (M.) lebetina* на подвиды. Наряду с другими остеологическими признаками, его следует включить в диагноз нового подвида среднеазиатской гирры *V. (M.) lebetina cernovi*. Обсуждаемый признак может быть также использован при определении гадюк родов *Causus*, *Bitis* и *Atheris*.

## 2. ТЕМЕННАЯ КОСТЬ.

2.1. Наличие/отсутствие борозды на дорсальной поверхности теменной кости. У всех изученных представителей семейства *Viperidae* (кроме *Azemiceps* и *Causus rhombatus*) на дорсальной поверхности теменной кости борозда отсутствует. В исследуемой группе признак пригоден для диагностики подсемейств.

2.2. Форма переднего края теменной кости. У представителей семейства *Viperidae* (кроме *Azemiceps*) передний край теменной кости варьирует от прямого до выпуклого, иногда с небольшим выступом посередине. Признак пригоден для диагностики подсемейств.

2.3. Наличие/отсутствие теменных отверстий. У представителей семейства *Viperidae* отверстия посередине теменной кости с дорсальной стороны отсутствуют. В исследуемой группе данный признак в сочетании с другими пригоден для диагностики семейства.

2.4. Длина и расположение передних латеральных отростков. Передние латеральные отростки у представителей семейства *Viperidae* длинные и располагаются близко к переднему краю теменной кости. Признак может быть использован для диагностики семейства.

2.5. Расположение и протяженность теменных гребней. Данный признак в пределах рода *Vipera* s.l. представлен 3 состояниями; используется для диагностики подродов входящих в этот род.

2.6. Теменные гребни смыкаются/не смыкаются по средней продоль-

ной линии теменной кости. Данный признак представлен двумя состояниями, которые могут быть использованы для диагностики родов семейства Viperidae и подродов рода *Vipera* s.l.

2.7. Угол между теменными гребнями. Признак представлен пятью состояниями; используется для диагностики подрода *Pelias*. Состояние 4 встречается только в одной популяции среднеазиатской гюрзы *V. (M.) l.turanica* (Zerova & Chikin, 1991).

2.8. Форма заднего края теменной кости. Данный признак представлен шестью состояниями, первые два имеют несколько вариантов. Используется для диагностики подродов рода *Vipera* s.l.

2.9. Форма переднего края нисходящей части теменной кости. Признак представлен четырьмя состояниями, которые используются для диагностики подродов *Pelias*, *Vipera* s.v., группы видов "xanthina" и "lebetina". Наличие состояния 4 в основном приурочено к популяциям среднеазиатской гюрзы *V. (M.) l.turanica* с хребтов Нуратау и Туркестанского (Zerova & Chikin, 1991).

### 3. ОСНОВНАЯ ЗАТЫЛОЧНАЯ КОСТЬ.

3.1. Наличие/отсутствие и форма базиокипитального отростка. В исследуемой группе признак пригоден для диагностики семейств и подсемейств, родов *Azemiops* и *Sausus* и подрода *Pelias*.

3.2. Наличие/отсутствие базиокипитального гребня и базиокипитальных бугорков. У представителей семейства Viperidae (кроме *Sausus rhombatus*) базиокипитальные гребни и бугорки отсутствуют. Признак пригоден для диагностики подсемейств.

3.3. Наличие/отсутствие медиального гребня. Для семейства Viperidae характерно в целом отсутствие медиального гребня; признак пригоден для диагностики данного семейства.

3.4. Наличие/отсутствие и форма базиокипитального отростка. Данный признак представлен пятью состояниями, которые могут быть использованы для диагностики подродов рода *Vipera* s.l.

### 4. ЭКТОПТЕРИГОИД (наружная крыловидная кость).

4.1. Наличие и форма вырезки на переднем крае эктоптеригоида. У представителей семейства Viperidae данный признак можно использовать для диагностики подсемейств.

4.2. Форма наружной ветви эктоптеригоида. Данный признак позволяет отличить гадюковых змей от змей семейства Colubridae.

4.3. Форма внутренней ветви эктоптеригоида. Последние два призна-

нака связаны с различиями в строении максиллы и эктоптеригоид-максиллярного сочленения в семействах Viperidae и Colubridae. Данный признак пригоден для диагностики этих семейств.

4.4. Форма переднего края эктоптеригоида. Данный признак представлен двумя состояниями: для подрода *Pelias* характерен прямой передний край эктоптеригоида, а для подродов *Vipera s.s.*, *Macrovipera* и *Daboia* - наличие вырезки, увеличивающейся в ряду *Vipera s.s.* - *Macrovipera* - *Daboia*.

4.5. Наличие/отсутствие дополнительного выступа, расположенного ниже наружной ветви эктоптеригоида. Признак представлен двумя состояниями; они используются для разделения подродов *Pelias* и *Vipera s.s.* с одной стороны и *Macrovipera* и *Daboia* - с другой.

4.6. Соотношение высот наружной и внутренней ветвей актоптеригоида. Данный признак представлен двумя состояниями, позволяющими разделять подроды рода *Vipera s.s.*

#### 5. МАКСИЛЛА (верхнечелюстная кость).

5.1. Форма верхнечелюстной кости. Признак позволяет разделить змей семейств Viperidae и Crotalidae.

5.2. Количество зубов на верхнечелюстной кости. Признак пригоден для диагностики семейств Viperidae и Crotalidae.

5.3. Строение углубления и дорсального поперечного гребня на внутренней поверхности верхнечелюстной кости. В исследуемой группе признак представлен 6 состояниями и может быть использован при разделении семейства Viperidae на роды и подроды.

#### 6. ЗУБНАЯ КОСТЬ.

6.1. Количество зубов на зубной кости. В связи с хрупкостью верхней ветви зубной кости на ископаемых костях она, как правило, обломана, общее количество зубов у ископаемых змей определить не удается, и для их диагностики данный признак не пригоден. Однако, его можно использовать для определения некоторых современных родов и/или подродов, или сохранившихся субфоссильных остатков.

6.2. Положение ментального отверстия. Данный признак может быть использован для диагностики змей рода *Causus* и подрода *Daboia*.

6.3. Положение вырезки сложной кости. Данный признак можно рассматривать как диагностичный для представителей родов *Causus* и *Bolis* и для подрода *Daboia*.

#### 7. СЛОЖНАЯ КОСТЬ (сочленовная кость).

7.1. Соотношение высот латерального и медиального отростков сложной кости. В ряду *Pelias - Vipera s.s. - Macrovipera* наблюдается значительное увеличение высоты медиального отростка по отношению к латеральному. Данный признак можно использовать для разделения рода *Vipera s.l.* на подроды.

### 8. ПОЗВОНКИ.

8.1. Наличие гипапофиза. Характерно для представителей семейств *Viperidae*, *Elapidae* и подсемейства *Natricinae*, он имеется также на шейных позвонках представителей остальных семейств змей. Может быть использован для диагностики перечисленных таксонов.

8.2. Форма гипапофиза. Признак используется для разделения представителей семейства *Viperidae* и подсемейства *Natricinae*.

8.3. Относительная длина гипапофиза. На шейных позвонках признак используется для разделения рода *Vipera s.l.* на подроды.

8.4. Форма невральная дуги. 8.5. Форма остистого отростка.

8.6. Форма и угол наклона презигапофизарных отростков. Эти три признака могут быть использованы для разделения позвонков змей семейства *Viperidae* и подсемейства *Natricinae*.

8.7. Высота остистого отростка. Данный признак может быть использован при определении гадюк подрода *Daboia*.

8.8. Форма, величина и направление парапофизарных отростков.

В ряду *Pelias - Vipera s.s. - Macrovipera - Daboia* длина парапофизарных отростков увеличивается. Однако, из-за аллометрической изменчивости его нельзя использовать для разделения рода *Vipera s.l.* на подроды. Исключительно длинные парапофизарные отростки, сравнимые по своей длине с высотой мыщелковой впадины и/или превышающие ее, характерны для видов рода *Cerastes*.

8.9. Относительная длина тела позвонка (индекс  $cl/naw$ ). У представителей семейства *Viperidae* индекс  $cl/naw$  меньше, чем у видов семейства *Elapidae* и подсемейства *Natricinae*; у видов рода *Bitis* его длина может быть даже меньше его ширины ( $cl/naw < 1$ ).

В ряду *Pelias - Vipera s.s. - Macrovipera - Daboia* значение индекса  $cl/naw$  уменьшается. Имеет ограниченное значение.

8.10. Форма и величина зигосфена. У представителей семейства *Viperidae* зигосфен спереди как правило выпуклый, тогда как у представителей подсемейства *Natricinae* он прямой.

В ряду *Pelias - Vipera s.s. - Macrovipera - Daboia* наблю-

дается уменьшение значения индекса  $cl/zw$  вследствие увеличения ширины зигосфена. Признак имеет ограниченное значение.

8.11. Форма мшцелковой впадины (индекс  $ctw/cth$ ). Мшцелковая впадина поперечноовальная, ее ширина, как правило, превышает длину у представителей семейства *Viperidae*.

8.12. Расстояние между презигапофизами, постзигапофизами, пре- и постзигапофизами (индексы  $naw/ro-ro$ ,  $naw/ro-pr$ ,  $pr-pr/ro-pr$ ). В ряду *Pelias* - *Vipera s.s.* - *Macrovipera* - *Daboia* наблюдается уменьшение расстояния между пре- и постзигапофизами. В пределах рода *Vipera s.l.* индексы  $naw/ro-ro$ ,  $naw/ro-pr$ ,  $pr-pr/ro-pr$  можно рассматривать как диагностичные для перечисленных подродов.

8.13. Степень развития подцентральных гребней. Для ряда *Pelias* - *Vipera s.s.* - *Macrovipera* - *Daboia* в направлении от шейных к хвостовым позвонкам наблюдается увеличение степени развития подцентральных гребней. Этот признак можно рассматривать как имеющий дополнительное значение при определении змей рода *Vipera s.l.*

8.14. Форма пре- и постзигапофизарных сочленовных граней.

8.15. Степень развития дополнительных отростков. Эти признаки позволяют различать подроды рода *Vipera s.l.*

Глава V. Систематическая часть. В данной главе проведено описание ископаемых материалов из 29 местонахождений с территории Северного Причерноморья и Приазовья, а также некоторых находок с территории Молдавии и Закавказья. Приведены диагнозы семейства *Viperidae*, подсемейства *Viperinae*, рода *Vipera s.l.* и входящих в него подродов, а также новых ископаемых видов. Описано 12 неопределимых до вида форм.

#### Отряд Serpentes

##### Семейство Viperidae Oppel, 1811

Максилла очень короткая. На основной затылочной кости базиоципитальный отросток имеется, базиоципитальные гребни и бугорки отсутствуют. Передний край актоптеригоида прямой или с небольшой выемкой между его наружной и внутренней ветвями. Передняя часть актоптеригоида сочленяется с ямой на внутренней поверхности максиллы; дорсальный край последней обычно развит в поперечный гребень. Гипапофизы имеются на всех предхвостовых позвонках. Зигосфен спереди выпуклый. Презигапофизарные отростки заострены на конце, спереди направлены вверх. Передний край

оотистого отростка прямой или несколько наклоненный назад.

Состав семейства: Выделено три подсемейства: Azemiopinae Liem et al., 1971; Crotalinae Oppel, 1811; Viperinae Oppel, 1811, однако, подсемейству Crotalinae чаще придается ранг семейства. Африканские гадюки рода *Atractaspis* иногда выделяются в подсемейство *Atractaspidinae* Underwood, 1967.

Распространение: ранний миоцен - современность Евразии, средний миоцен - современность Северной Африки.

#### Подсемейство Viperinae Oppel, 1811

Общее отверстие для вхождения небной ветви лицевого нерва и церебральной ветви внутренней сонной артерии разделено на заднее отверстие Видиевого канала и церебральное отверстие. Базисфеноидный гребень имеется. Итеригонидный гребень отсутствует. Продольная борозда на дорсальной поверхности теменной кости отсутствует. Передний край теменной кости от прямого до выпуклого. Базикципитальный отросток на основной затылочной кости имеется, хорошо развит и состоит из одной центральной доли.

Состав подсемейства: около 40 видов родов *Vipera*, *Eristicophis*, *Echis*, *Cerastes*, *Causus*, *Bitis*, *Atheris*, *Adenorhinos*, *Pseudocerastes*.

Распространение: ранний миоцен - современность Евразии; средний миоцен - современность Северной Африки.

#### Род Vipera Laurenti, 1768

Базисфеноидный гребень имеется, хорошо развит; итеригонидный гребень отсутствует. Парасфеноидный отросток треугольной формы, более-менее удлинённый у разных видов; лобный отросток длиннее парасфеноидного. Теменные гребни на теменной кости доходят до ее заднего края. На зубной кости имеется 14-18 зубов, ментальное отверстие расположено на уровне VI и/или VII зуба; передний край вырезки для сложной кости доходит до уровня VIII и/или XI зуба. Медиальный отросток сложной кости гораздо выше латерального. Тело позвонка треугольное, индекс  $cl/naw$  всегда больше 1. Сзади невральная дуга слегка вогнутая, задний край невральной дуги с небольшой выемкой. Зигосфен сверху от прямого до выпуклого, с сильно развитой центральной долей.

#### Подрод Daboia Gray, 1842

С вентральной стороны базиларасфеноида имеется две не сов-

сходящиеся друг с другом латеральные борозды. Теменные гребни на теменной кости доходят до ее заднего края, смыкаются посередине, направлены друг к другу под острым углом. Передний край нисходящей части теменной кости прямой с выемкой или вырезкой. Базикципитальный отросток основной затылочной кости длинный, одианный; его длина иногда превышает длину тела кости. Тело максиллы расширенное, сочленовная яма глубокая, прямоугольная, дорсальный поперечный гребень сильно развит. На зубной кости 12 или 13 зубов, ментальное отверстие располагается на уровне V или VI зуба. Гипапофиз на шейных позвонках больше длины тела позвонка. На передних туловищных или шейных позвонках высота остистого отростка превышает его длину, а на задних туловищных позвонках равна ей. Тело позвонка короткое. Зигосфен широкий.

В ископаемом состоянии на территории исследуемого региона представители данного подрода не известны.

Подрод *Macrovipera* Reuss, 1927

Базисфеноидный гребень сильно развит, заходит на базикципитальный отросток основной затылочной кости. Видиев канал с дорсальной стороны не замкнут по всей длине, имеет вид борозды, переднее его отверстие находится на дорсальной стороне базипарасфеноида или открыт только в средней части, и переднее отверстие Видиевского канала открывается с латеральной стороны базипарасфеноида. На вентральной стороне базипарасфеноида имеется две не соединяющиеся друг с другом латеральные борозды, идущие к латеральному краю базипарасфеноида. Передний край нисходящей части теменной кости прямой с выемкой или прямой с вырезкой. Базикципитальный отросток основной затылочной кости длинный, одианный. Тело максиллы расширенное, с латеральной его стороны имеется большой плечесобразный выступ, дорсальный поперечный гребень сильно развит. Тело позвонка относительно короткое. Зигосфен довольно широкий, его передний край сверху волнообразный, его центральная доля по высоте превышает латеральные. Остистый отросток хорошо развит, его длина больше его высоты. Гипапофиз на шейных позвонках больше длины тела позвонка.

*Vipera (Macrovipera) ukrainica* Zarova, 1992

Диагноз. Типичный представитель подрода *Macrovipera*. Максилла имеет относительно невысокую дистальную часть с неглубо-

кой сочленовой ямой и слабо выступающим дорсальным поперечным гребнем; отверстия зубного канала (одно вверху и два-три внизу) находятся в широкой овальноокруглой ямке. Основная затылочная кость имеет широкий, с углублением у основания, базиокципитальный отросток, по бокам его основания находятся небольшие утолщения. Сочленовая кость с очень высоким медиальным отростком. На зубной кости увеличены первые 5-6 зубов. Тело актоптеригоида не закручено кнаружи. Зигософен на туловищных позвонках от слегка выпуклого до имеющего четко выступающую центральную долю, боковые доли выше центральной, не заостренные. Парапофизарные отростки довольно длинные, не заостренные на конце; диапофиз больше парапофизов. Остистый отросток наклонен вперед и назад.

Средний сармат Украины (Грицев, Климентовичи).

*Vipera (Macrovipera) sarmatica Skhivadze et Iangu, 1987*

Диагноз: Между подцентральными гребнями и гипапофизом находится не очень глубокая борозда. Парапофизарные отростки хорошо развиты, выступают под нижней губой мышечковой впадины вниз и вперед. Диапофизы овальные. Мощный, широкий у основания гипапофиз направлен вниз и немного назад, на конце раздваивается. Зигософен сверху прямой или почти прямой (слегка выпуклый или вогнутый), спереди прямой.

Средний сармат Молдавии (Калфа).

*Vipera (Macrovipera) kuchurganica Zerova, 1987*

Диагноз: Подцентральные гребни очень рельефные, между ними и гипапофизом находится довольно глубокая борозда. Парапофизарный отросток относительно небольшой, более или менее слабо развит, направлен вперед и вниз и выступает немного под нижней губой мышечковой впадины. Гипапофиз хорошо развит, гребнеобразный, тонкий, длинный, отходит вниз и назад за уровень мышечка, на конце слегка раздваивается.

Ранний плиоцен (понт (MN 14) Украины (Кучурган).

*Vipera (Macrovipera) sp.*

С территории исследуемого региона описана находка данного таксона из местонахождения Новоелизаветовка-2 (костеносная линза), Украина; ранний мостис (MN 12), а также из местонахождения Рустави, Восточная Грузия; поздний сармат.

ЛНБ ім. В. Стефаніка  
АН України

Подрод Vipera s.s. Laurenti, 1768

Видиев канал с дорсальной стороны базипарасфеноида открыт только в средней части, переднее отверстие Видиевого канала открывается с латеральной стороны базипарасфеноида. Теменные гребни на теменной кости доходят до ее заднего края, направлены друг к другу в основном под острым углом. Передний край нисходящей части теменной кости прямой с выемкой. Базикципитальный отросток основной затылочной кости длинный. Передний край актоптеригоида с небольшой выемкой. Тело максиллы расширенное, с латеральной его стороны имеется плечеобразный выступ. Передний край зигосфена волнообразный, его центральная доля приблизительно одинаковой высоты с латеральными, заостренная. Остистый отросток хорошо развит на туловищных позвонках, его длина больше его высоты. Гипапофиз на шейных позвонках больше длины тела позвонка.

Vipera (Vipera) mectica Zerova, 1992

Диагноз: Типичный представитель подрода Vipera s.s., характеризуется хорошо разделенными церебральным (округлое) и задним отверстием Видиевого канала (овальное), которые сверху не прикрыты костным гребнем. Переднее отверстие Видиевого канала открывается с латеральной стороны кости. Между суборбитальными и базиптеригоидными отростками тело кости значительно сужается. Туловищные позвонки крупные, имеют узкие и короткие паретофизарные отростки, сильно выступающую на теле позвонка переднюю часть гипапофиза, волнообразную поверхность зигосфена спереди (центральная и боковые доли зигосфена одинаковой высоты); пре- и постзигапофизы одинаковой длины.

Ранний мезотс (MN 12) Украины (Черевичное, нижний слой).

Vipera cf. mectica

Несколько позвонков этой формы описаны из местонахождения Обуховка, Украина; поздний мезотс (MN 13).

Vipera (Vipera) sp.

С территории исследуемого региона по фрагментарным туловищным позвонкам описано две формы Vipera (Vipera) sp.: из местонахождения Кривой Рог (карьер ЕТОК); херсонский горизонт позднего сармата (MN 11) и из местонахождений Виноградовка, Обуховка и Котловина (нижний слой); средний плейцен (MN 16).

Подрод Pelias Merrem, 1820

Базисфеноидный гребень развит слабо, назад и вниз за задний край базипарафеноида не выступает, спереди раздваивается гораздо ниже заднего края суборбитальных отростков. Видиев канал с дорсальной стороны базипарафеноида полностью замкнут, переднее отверстие Видиевого канала располагается с латеральной стороны базипарафеноида. Между задним отверстием Видиевого канала и церебральным отверстием имеется костный выступ и/или костная перемычка. Теменные гребни на теменной кости не доходят до ее заднего края, не смыкаются посередине. Передний край нисходящей части теменной кости прямой. Базикципитальный отросток основной затылочной кости невысокий, двураздельный. Передний край эктоптеригоида прямой; наружная и внутренняя его ветви одинаковой высоты. Максилла имеет простую общую форму, дорсальный поперечный гребень слабо развит. Тело позвонка относительно длинное, зигосфен узкий. Передний край зигосфена от практически прямого до волнообразного. Остистый отросток слабо развит, едва выступает над поверхность невральная дуги на туловищных позвонках, его длина немного больше его высоты. Гипапофиз на шейных позвонках меньше длины тела позвонка. Расстояние между пре- и постзигапофизами относительно больше, чем у остальных подродов рода *Vipera* s.s.

*Vipera (Pelias) sp.*

С территории исследуемого региона описано 7 форм *Vipera (Pelias) sp.* из следующих местонахождений: Новоелизаветовка-2 (гравелиты, нижний слой), Новая Эметовка-2 (Костев овраг); поздний сармат (MN 11) и ранний мэотис (MN 12); Новоукраинка-1, Андреевка; поздний мэотис (MN 13); Кучурган, Фрунзовка: ранний плиоцен (понт) (MN 14); Виноградовка, Обуховка (нижний слой), Котловина (нижний слой); средний плиоцен (MN 15); Котловина (средний и верхний слой); поздний плиоцен (MN 16); Морской, Жевахова гора (нижний слой), Крыжановка (верхний слой), Ногайск (нижний слой), Черевичное (верхний слой), Тарханкут; вошлейстоцен (MN 16).

*Vipera (Pelias) cf. ursini*

Эта форма известна из раннеплейстоценовых местонахождений Болшевик, Морозовка, Тихоновка-1 и Тихоновка.

Таблица 1. Стратиграфическое распределение гадюковых змей рода Vipera в.л. в позднемиоценовых - раннеплейстоценовых местонахождениях Восточной Паратетиды.

| Период       | Региональная стадия | Фаунистический комплекс                 | Фаунистический под-комплекс | MN        | Местонахождения                            | Виды                |
|--------------|---------------------|---|-----------------------------|-----------|--|---------------------|
| Плейстоцен   |                     | тираспольский                           |                             |           | Тихоновка-1                                | Vipera              |
|              |                     |   |                             |           | Тихоновка-2                                | (Pelias)            |
|              |                     |   |                             |           | Большевик-2                                | cf. ursini          |
| Эоплейстоцен |                     | таманский                               |                             |           | Черевичное (верхний слой)                  | Vipera              |
|              |                     |   |                             |           | Ногайск                                    | (Pelias)            |
|              |                     |   |                             |           | Тарханкут                                  | вр.                 |
|              |                     |   |                             |           | Крыжановка (верхний слой)<br>Жевахова гора |                     |
| Плиоцен      | Верхний             | Куяльницкий                             | Хан-Добский                 | 16        | Котловина (верхний и средний слои)         | Vipera (Pelias) вр. |
|              |                     |   |                             |           |  |                     |
|              | Средний             | Киммерийский                            | молдавский                  | 15        | Обуховка (нижний слой)                     | Vipera (Pelias) вр. |
| Дни          | Меридиальный        | Котловина (нижний слой)<br>Виноградовка |                             |           | Vipera (Vipera) вр.                        |                     |
| Нижнев.      | Понтийский          | Кучурганский                            | 14                          | Трунэовка | Vipera (Macrovipera) kuschurganica,        |                     |
|              |                     | ганский                                 |                             | Кучурган  | Vipera (Pelias) вр.                        |                     |

Глава VI. Комплексы гадюковых змей древнего Средиземья, их значение для биостратиграфии и палеогеографии. На основе имеющихся материалов по гадюковым змеям рода Vipera в.л. с использованием данных по таким семействам чешуйчатых рептилий, как

Продолжение таблицы 1.

| Период                     | Региональная стадия             | Фаунистический комплекс    | Фаунистический под-комплекс     | MN                 | Местонахождения               | Виды  |  |                             |
|----------------------------|---------------------------------|----------------------------|---------------------------------|--------------------|-------------------------------|---|--|-----------------------------|
| М<br>и<br>о<br>ц<br>е<br>н | В<br>е<br>р<br>х<br>н<br>и<br>й | М<br>е<br>с<br>т<br>и<br>с | В<br>е<br>р<br>х<br>н.          | бел -              | 13                            | Ореховка<br>Андреевка<br>Новоукраинка-1                             | <i>Vipera (Vipera) cf. mectica</i><br><i>Vipera (Pellias) sp.</i>                                  |                             |
|                            |                                 |                            | с<br>р<br>е<br>д.               | кин-ский           |                               |   |  | 12b                         |
|                            |                                 |                            | н<br>и<br>ж<br>н<br>и<br>й      | новоелизаветовский | 12a                           | Новоелизаветовка<br>Новая Зметовка-2<br>Черевичное<br>(нижний слой) | <i>Vipera (Vipera) mectica</i> ,<br><i>Vipera (Macrovipera) sp.</i><br><i>Vipera (Pellias) sp.</i> |                             |
|                            |                                 | с<br>в<br>р<br>м<br>а<br>т | В<br>е<br>р<br>х<br>н.          | бериславский       | гребенковский<br>бериславский | 11b   | Новоелизаветовка-2 (нижн. слой)  | <i>Vipera (Pellias) sp.</i> |
|                            |                                 |                            | с<br>р<br>е<br>д<br>н<br>и<br>й | калфинский         | севосто-польско-варницкий     | 11a   | Кривой Рог (МЖ)  | <i>Vipera (Vipera) sp.</i>  |
|                            |                                 |                            |                                 |                    |                               | 10  | Варница  |                             |
|                            |                                 |                            |                                 |                    | калфинский                    | калфинский  | 10   | Калфе                       |
|                            |                                 | 9                          | Грицевский                      | Грицев             | 9                             | Грицев  | <i>Vipera (Macrovipera) ukrainica</i>  |                             |
|                            |                                 |                            |                                 |                    |                               |   | Климентовичи   |                             |

Varanidae, Anguidae, Lacertidae, Agamidae, Gekkonidae, Scincidae, Boidae, Colubridae, Elapidae, Scolocophidia и проблематичные Amphisbaenia, установлено несколько этапов формирования герпетофауны Украины (таб.1). В основном они совпадают с фаунистическими комплексами и подкомплексами, выделенными для этой территории по мелким и крупным млекопитающим (Короткевич, 1928; Топачевский & Скорик, 1932).

## ВЫВОДЫ

Впервые для территории Восточной Паратетиды проведен морфо-систематический анализ ископаемых гадюковых змей семейства *Viperidae*, и в частности рода *Vipera* s.l., а также предложена новая и унифицирована старая методики исследования краниальных и посткраниальных остатков гадюковых змей.

На основании 35 признаков выделенных на костях черепа и 15 признаков на позвонках монофилетический род *Vipera* s.l. разделен на 4 подрода: собственно *Vipera*, *Daboia*, *Macrovipera* и *Pelias*. Видовой состав данного рода и включенных в него подродов, представленный как современными, так и ископаемыми таксонами, приведен в главе III.

Впервые установлен систематический состав ископаемых гадюк северного участка Восточной Паратетиды. Он насчитывает 16 форм, из них - 4 вида новые для науки: *Vipera* (*Macrovipera*) *ukrainica*, *V. (M.) sarmatica*, *V. (M.) kuchurganica* и *Vipera* (*Vipera*) *maotica*, описанные из позднего миоцена и раннего плиоцена Украины и Молдавии.

По выделенным остеологическим признакам дополнены существующие и составлены новые диагнозы семейства *Viperidae*, подсемейства *Viperinae*, рода *Vipera* и входящих в него подродов и видов, в том числе и рецентных.

Рассмотрена история развития герпетофауны Украины в позднем миоцене - раннем плейстоцене. Установлено несколько стадий в формировании герпетофауны региона, в основном совпадающих с фаунистическими комплексами и подкомплексами, выделенными для этой территории по мелким и крупным млекопитающим (таб. 1).

С учетом смены видового состава чешуйчатых рептилий, и в особенности гадюковых змей, проведена реконструкция палеогеографической обстановки в позднем миоцене - раннем плейстоцене Восточной Паратетиды, позволяющая уточнить данные, полученные на других группах животных.

Установлено, что гадюки рода *Vipera* s.l. возникли не позднее конца палеогена, и их разделение на подроды произошло практически сразу же после их возникновения.

Гадюки подрода *Macrovipera* просуществовали на территории исследуемого региона до раннего плиоцена, гадюки собственно

подрода *Vipera* - до среднего плиоцена, а гадюки подрода *Relias* - от позднего сармата до современности.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Зерова Г.А. Предварительные результаты изучения средне-сарматской герпетофауны Украины. - Автореф. докл. VI Всесоюзной герпетол. конф., Ташкент, Вопр. герпетол., 1985, No.6, с.78-79.
2. Зерова Г.А. Местонахождения позднемиоценовых - раннеплейстоценовых ящериц и змей Украины. - В кн.: Материалы по некоторым группам позднекайнозойских позвоночных Украины. - Препринт/ АН УССР, Киев, Ин-т зоологии, 87.12, 1987, с.12-18.
3. Зерова Г.А. Первая находка ископаемого удавчика рода *Albanerghus* (*Reptilia, Viperidae*) в СССР. - Вестн.зоол., 1989, No.5, с. 30-35.
4. Зерова Г.А. Позднемиоценовые гадюковые змеи юго-запада СССР. - Автореф. докл. VII Всесоюзной герпетол. конф., Киев, Вопр. герпетол., 1989, No.7, с.92-93.
5. Зерова Г.А., Лунгу А.Н., Чхиквадзе В.М. Ископаемые крупные гадюки Северного Причерноморья и Закавказья. - Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1987, т.158, с.89-99.
6. Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР. - Изв.АН ГССР, сер.биол., 1984, т.10, No.5, с.319-325.
7. Лунгу А.Н., Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Первые сведения о миоценовом варане Северного Причерноморья. - Сообщ. АН ГССР, 1983, т.110, No.2, с.417 - 420.
8. Лунгу А.Н., Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Крупные ящерицы и ядовитые змеи среднего сармата Молдавии и значение ископаемой герпетофауны для палеоклиматологии. - В кн.: Фауна и флора мезозоя и кайнозоя южных окраин Русской платформы. - Кишинев: Штиинца, 1989. - с. 59-69.
9. Чхиквадзе В.М. & Зерова Г.А. Морфология туловищных позвонков и систематическое положение некоторых гадюковых змей. - Сообщ. АН ГССР, 1983, Т.112, No.3, с.653-656.
10. Чхиквадзе В.М., Шаммаков С.М., Зерова Г.А. К истории формирования фауны чешуйчатых рептилий (*Squamata*) Средней Азии и Казахстана. - Изв. АН Туркменской ССР, сер. биол. наук, 1983,

No.2, c.3-8.

11. Rocek Z. & Zerova G.A. Sauria from the Upper Miocene of Gritsev (Ukraine). Preliminary Report. - In: Second Georges Cuvier Symposium "Dinosaurs and other fossil Reptiles of Europe", Abstracts. - Montbeliard, France, 1992. - unpaginated.
12. Szyndlar Z., Zerova G.A. Neogene Cobras of the Genus *Naja* (Serpentes: Elapidae) of East Europe. - *Ann.Naturhist. Mus.Wien.*, 1990, Vol. 91A, p.53-61.
13. Szyndlar Z., Zerova G.A. Miocene snake fauna from Cherevichnoie (Ukraine, USSR), with description of a new species of *Vipera*. - *N.Jb.Geol.Palaont.Abh.*, 1992, vol.184, No.1, p.87-99.
14. Zerova G.A. Late Miocene vipers of the south-west of the USSR. - First World Congr. Herp., Univ. of Kent at Canterbury, 11-19 Sept., 1989, Abstracts. - unpaginated.
15. Zerova G.A. *Vipera* (*Daboia*) *ukrainica* - a new viper (Serpentes; Viperidae) from the Middle Sarmatian (Upper Miocene) of the Ukraine. - *N.Jb.Geol.Palaont.Abh.*, 1992, vol.184, No.2, p.235-249.
16. Zerova G.A. Presence of Asiatic Elements in Neogene Herpetofaunas of Ukraine. - Abstracts, Asian Herpetological Meeting; Huangshan, Anhui, China, 1992, p.81-82.
17. Zerova G.A. Late Cenozoic Localities of Snakes and Lizards of Ukraine. - In: Second Georges Cuvier Symposium "Dinosaurs and other fossil Reptiles of Europe", Abstracts. - Montbeliard, France, 1992. - unpaginated.
18. Zerova G.A. & Chikvadze V.M. Neogene varanids of the USSR. - In: Z.Rocek (ed.), *Studies in Herpetology*. - Prague: Charles University, 1986. - p.689-694.
19. Zerova G.A., Chikin Yu.A. Polymorphism of the structure of the separate skull-bones in *Vipera* (*Daboia*) *lebetina*. - Abstracts, 6th O.G.M. of SMH, Budapest, 1991, p.93

---

Подп. в печ. 28.01.93. Формат 60x84/16. Бумага тип. Офс. печать.  
Усл. печ. л. 1,39. Усл. кр.-отт. 1,39. Уч.-изд.л. 1,2. Тираж  
100 экз. Зак. 42. Бесплатно.

---

Отпечатано в Институте математики АН Украины  
252601 Киев 4, ГСП, ул. Терещенковская, 3

471266

Ab 26.873

**Ab 26.873**