



УДК 598.113.6:574.9+575.8(477.75)

Посвящается памяти
Татьяны Ивановны Котенко (1949–2013),
для которой изучение и сохранение герпетофауны
Северного Причерноморья стали делом всей жизни.

Филогеография прыткой ящерицы в Крыму по результатам анализа гена цитохрома *b*: древний рефугиум на полуострове, поздняя экспансия с севера и первые свидетельства гибридизации подвидов *Lacerta agilis tauridica* и *L. a. exigua* (Lacertidae: Sauria)

О.В. Кукушкин^{1, 2*}, О.А. Ермаков³, А.Ю. Иванов³, И.В. Доронин², Е.Ю. Свириденко⁴,
Е.П. Симонов⁵, Р.А. Горелов⁶, М.А. Храмова⁶ и И.Г. Блохин⁷

¹Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник Российской академии наук, филиал Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», ул. Науки, 24, 298188 Курортное, Феодосия, Республика Крым; e-mail: mtasketi2018@gmail.com

²Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: igor.doronin@zin.ru

³Пензенский государственный университет, ул. Красная, 40, 440026 Пенза, Россия; e-mail: oaermakov@list.ru; akella58@mail.ru

⁴Герпетологическое общество им. А.М. Никольского, ул. Первомайская, 13/2, 298517 Алушта, Республика Крым; e-mail: helenapoltrans@gmail.com

⁵Институт систематики и экологии животных, Сибирское отделение Российской академии наук, ул. Фрунзе, 11, 630091 Новосибирск, Россия; e-mail: ev.simonov@gmail.com

⁶Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, ул. Комзина, 10, 445003 Тольятти, Самарская область, Россия; e-mail: gorelov.roman@mail.ru

⁷Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева, ул. Тимирязевская, 49, 127550 Москва, Россия; e-mail: blokhin.ivan96@gmail.com

РЕЗЮМЕ

Зоны контакта ареалов близкородственных таксонов пресмыкающихся являются источником ценных сведений о микроэволюционных процессах в популяциях, истории формирования региональных фаун и экологических предпочтениях изучаемых форм. В фокусе нашего исследования находилась молекулярно-генетическая структура популяций прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, Крымского полуострова. Этот вид лацертид распространен в горно-лесной и равнинно-степной частях Крыма, на многих участках являясь фоновым, и представлен в Крыму двумя подвидами: широкоареальным восточным (*L. a. exigua* Eichwald, 1831), населяющим значительную часть Северной Евразии, и эндемичным горно-крымским (*L. a. tauridica* Suchow, 1927). Для 225 особей *L. agilis* из 81 локалитета в Крыму (с прилегающими территориями) была установлена принадлежность к митохондриальной гаплогруппе, соответствующей одному из подвидов: *L. a. tauridica*, *L. a. exigua* или *L. a. chersonensis*. Нуклеотидные последовательности полноразмерного гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (1143 п.н.) изучены у 75 особей *L. agilis* из 68 локалитетов. Генетическая дистанция между обитающими в Крыму подвидами, по молекулярному маркеру, составила 2.8%, что свидетельствует об их давней дивергенции, возраст которой может быть предварительно отнесен к рубежу раннего и среднего плейстоцена (около 1 млн. лет). Для *L. a. tauridica* характерна достаточно глубокая генетическая структурированность. Гаплотипы, занимающие обособленные позиции на филогенетическом древе данного подвида, выявлены на юго-западе Горного Крыма, что может быть связано с локализацией микрорефугиумов в районе полуострова,

* Автор-корреспондент / Corresponding author

наименее затронутом похолоданием позднего плейстоцена. Генетическая структура *L. a. exigua* более однородна. Другим важным результатом стало выявление зон совместного обитания представителей гаплогрупп «*exigua*» и «*tauridica*», локализованных вдоль северной и восточной окраин Горного Крыма. Доля в популяциях особей гаплогруппы «*exigua*» снижается в направлении на запад и юг. Наблюдаемая картина пространственного распределения гаплогрупп, по-видимому, является результатом формирования в низкогорных местностях зоны гибридизации подвидов прыткой ящерицы при экспансии *L. a. exigua* в голоцене. Моделирование экологических ниш подвидов и анализ морфологической изменчивости ящериц дают дополнительные аргументы в пользу высказанного нами предположения о гибридизации *L. a. exigua* и *L. a. tauridica* в зоне контакта их ареалов в восточной части Горного Крыма.

Ключевые слова: биогеография, гибридизация, Крым, митохондриальная ДНК, плейстоцен, подвид, цитохром *b*, *Lacerta agilis*

Cytochrome *b* mitochondrial gene analysis-based phylogeography of a Sand lizard in the Crimea: ancient refugium at the peninsula, late expansion from the North, and first evidence of *Lacerta agilis tauridica* and *L. a. exigua* (Lacertidae: Sauria) hybridization

O.V. Kukushkin^{1, 2*}, O.A. Ermakov³, A.Yu. Ivanov³, I.V. Doronin², E.Yu. Sviridenko⁴, E.P. Simonov⁵, R.A. Gorelov⁶, M.A. Khranova⁶ and I.G. Blokhin⁷

¹*T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the Russian Academy of Sciences, branch of Federal Research Center “A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences”, Nauki Str., 24, 298188 Kurortnoe, Theodosia, Republic of the Crimea; e-mail: mtasketi2018@gmail.com*

²*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb., 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: igor.doronin@zin.ru*

³*Penza State University, Krasnaya Str., 40, 440026 Penza, Russia; e-mail: oaermakov@list.ru; akella58@mail.ru*

⁴*A.M. Nikolsky Herpetological Society, Pervomayiskaya Str., 13/2, 298517 Alushta, Republic of the Crimea; e-mail: helenapoltrans@gmail.com*

⁵*Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Frunze Str., 630091 Novosibirsk, Russia; e-mail: ev.simonov@gmail.com*

⁶*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, Komzina Str., 10, 445003 Togliatti, Samara Province, Russia; e-mail: gorelov.roman@mail.ru*

⁷*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Timiryazevskaya Str., 49, 127550 Moscow, Russia; e-mail: blokhin.ivan96@gmail.com*

ABSTRACT

The contact zones of the distribution ranges of closely related reptile taxa are the source of valuable data on the microevolutionary processes in populations, the history of regional faunas origin, and the environmental preferences of the studied forms. Our study is focused on the genetic structure of the populations of sand lizard, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, at the Crimean peninsula. This lacertid species inhabits the mountain (afforested) and plain (steppe) parts of the Crimea, being abundant or common in many areas. *Lacerta agilis* is represented in the Crimea by two subspecies: the widely distributed Eastern (*L. a. exigua* Eichwald, 1831) inhabiting a large part of Northern Eurasia, and the endemic (*L. a. tauridica* Suchow, 1927) residing in the Crimean mountains. Mitochondrial haplogroup affiliation corresponding to one of the subspecies (*L. a. tauridica*, *L. a. exigua* or *L. a. chersonensis*) was established for 225 *L. agilis* individuals from 81 localities in the Crimea and adjacent mainland territories. The nucleotide sequences of the complete cytochrome *b* gene of mitochondrial DNA (1143 bp) were studied in 75 *L. agilis* individuals from 68 localities. The genetic distance between both subspecies inhabiting the Crimea revealed by used molecular marker comprised 2.8%, which indicates their early divergence approximately at the transition of Early to Middle Pleistocene (ca. 1 Mya). *L. a. tauridica* is characterized by a comparatively deep genetic structure. Haplotypes occupying isolated positions on the phylogenetic tree of this subspecies were found in the south-western part of the Crimean Mountains, what might be explained by the localization of *L. agilis* microrefugia in areas

least affected by the Late Pleistocene cooling. Genetic structure of *L. a. exigua* is more homogeneous. Another important result of our study was an identification of zones of haplogroups «*exigua*» and «*tauridica*» coexistence localized along the northern and eastern margins of the Crimean Mountains. The portion of the «*exigua*» haplogroup in local populations decreases southward and westward. The observed pattern of the spatial distribution of haplogroups seems to be a result of the hybridization zone formation between the sand lizard subspecies during the Holocene expansion of *L. a. exigua*. Ecological niches modeling for *L. agilis* subspecies and analysis of morphological variability of the lizards support the hypothesis of *L. a. exigua* and *L. a. tauridica* hybridization in the area of contact of their ranges in the eastern part of the Crimean Mountains.

Key words: biogeography, hybridization, Crimea, mitochondrial DNA, Pleistocene, subspecies, cytochrome *b*, *Lacerta agilis*

ВВЕДЕНИЕ

Прыткая ящерица (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) – один из наиболее широкоареальных видов семейства Lacertidae. Ее ареал простирается через всю Западную и Центральную Евразию от Атлантического побережья до Монгольского Алтая и Прибайкалья и от горных систем Европейского Средиземноморья и Армянского нагорья примерно до 60° с.ш. в Скандинавии и Западной Сибири (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976). Вид характеризуется высокой полиморфностью, и в настоящее время выделяют до 12 подвидов *L. agilis*. Некоторые из них обладают гигантскими ареалами (например, *L. a. exigua* Eichwald, 1831 и *L. a. chersonensis* Andrzejowski, 1832), тогда как другие известны из изолированных горных систем (*L. agilis tauridica* Suchow, 1927 и *L. a. garzoni* Palacios et Gastroviejo, 1975) или даже из типового местонахождения с прилегающими территориями (*L. a. ioriensis* Peters et Muskhelischwili, 1968 и *L. a. mzymtensis* Tuniyev et Tuniyev, 2008) (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976; Bischoff 1984; Kalyabina-Hauf et al. 2004; Tuniyev and Tuniyev 2008; Andres et al. 2014; Mayer 2015; Doronin et al. 2019). Внутривидовая систематика *L. agilis* на сегодняшний день разработана недостаточно, а таксономический статус ряда центральноевропейских и кавказских популяций вида нуждается в уточнении (Калыбина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Ananjeva] 2004; Andres et al. 2014). Широкое распространение в горных и равнинных областях умеренного и субтропического поясов, высокий уровень морфологического полиморфизма и значительные генетические дистанции между подвидами и группами популяций свидетельствуют о длительной и сложной истории вида,

обособившегося, по-видимому, в среднем или позднем миоцене (Sagonas et al. 2014). Перечисленные обстоятельства, наряду с высокой, как правило, плотностью популяций, делают прыткую ящерицу чрезвычайно перспективным объектом биogeографических исследований (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976; Яблоков и др. [Yablokov et al.] 1981; Баранов [Baranov] 1982; Kalyabina et al. 2001; Калыбина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Ananjeva] 2004; Andres et al. 2014). Во многих районах Крымского полуострова *L. agilis* является фоновым видом лацертид, отсутствуя лишь в наиболее теплообеспеченных или особо засушливых местностях (Щербак [Szczerbak] 1966; Котенко [Kotenko] 2007; Котенко и Кукушкин [Kotenko and Kukushkin] 2010).

Морфологическое своеобразие и, соответственно, таксономическое положение прыткой ящерицы Крыма (в особенности горной его части) еще в XIX веке стали предметом дискуссии. Впервые мнение об обитании в Крыму «местной формы» или «крымского варьетета» прыткой ящерицы было высказано А.М. Никольским ([Nikolsky] 1891, С. 25, 26), который упоминал «*Lacerta agilis* var.» в числе видов крымской фауны, представляющих собой древнее население полуострова, и считал, что в Крыму в силу его полуизолированного географического положения сохранилась форма, близкая к общему предку прыткой и зеленой (*Lacerta viridis* (Laurenti, 1768)) ящериц. Другие исследователи придерживались точки зрения, что современное население прытких ящериц Крыма имеет гибридогенное происхождение, представляя собой «смесь из разных форм этого вида, свойственных Южной России и проникших в Крым... после образования Перекопского перешейка»

(Семенов (Тян-Шаньский) [Semyonov (Tyan-Shansky)] 1899, С. 14, 15), или даже является продуктом «скрещивания» в прошлом прыткой и зеленой ящериц на территории полуострова (Кулагин [Kulagin] 1890, С. 39).

В Крыму обитают два подвида прыткой ящерицы: широкоареальный восточный (*L. a. exigua*), который занимает в основном равнинные территории, и эндемичный горно-крымский (*L. a. tauridica*), населяющий преимущественно северный макросклон Крымских гор и нагорье – *яйлу* (Kalyabina-Hauf et al. 2004; Котенко [Kotenko] 2010). Последний подвид описан Г.Ф. Суховым с территории бывшей Таврической губернии и юга губернии Екатеринославской, т. е. из Крыма и прилежащего Степного Поднепровья (Suchow 1927). Обоснованность выделения подвида в таком объеме была подвергнута критике (Цемш [Tsemsh] 1939); при этом указывалось на несомненную принадлежность ящериц юга Левобережной Украины (Аскания-Нова и прилежащие территории) к восточному подвиду, но не исключался особый подвидовой статус популяций южной части Горного Крыма. Позднее *L. a. tauridica* самим автором подвида рассматривался лишь в качестве «особого племени (*natio*)» номинативного подвида «*L. exigua*», которой был придан статус самостоятельного политипического вида (Сухов [Suchow] 1948, С. 113). В последующий период точка зрения, что прыткие ящерицы Крыма должны рассматриваться в составе подвида *L. a. exigua*, была поддержана ведущими герпетологами (Терентьев и Чернов [Terentjev and Chernov] 1949; Mertens and Wermuth 1960; Щербак [Szczerbak] 1966). Более того, на основании исследования внешней морфологии 650 особей *L. agilis* из южной Украины и Крыма был сделан вывод о том, что «... ящерицы из Крыма относятся к «чистой» форме *L. a. exigua*» (Щербак [Szczerbak] 1966, С. 100).

В 2004 г. подвид Г.Ф. Сухова был ревалидирован с использованием молекулярно-генетических методов: «*L. a. tauridica* Suchow, 1926,

stat. rest.»¹ (Kalyabina-Hauf et al. 2004, P. 69). При этом его ареал был ограничен территорией Горного Крыма до Белогорского района на востоке. Позднее обособленное положение прытких ящериц Горного Крыма было подтверждено (Andres et al. 2014). По результатам секвенирования фрагмента митохондриального гена цитохрома *b* (cyt *b*), генетическая дистанция (*p*-distance) между подвидами *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* оценивается в 1.7% (Andres et al. 2014) или 2.3% (Калябина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Ananjeva] 2004), что соответствует времени дивергенции несколько менее 1 миллиона лет назад (Joger et al. 2007).

Морфологические отличия *L. a. tauridica* от *L. a. exigua* сводятся к особенностям пропорций некоторых щитков (более низкое значение индекса анального щитка в горных популяциях), несколько меньшему количеству элементов чешуйчатого покрова (чешуй вокруг середины тела, бедренных пор, носовых и скуловых щитков, верхнересничных зернышек и т. д.) и большому разнообразию типов расцветки тела (в частности, обычны зеленые и коричневые особи без пятен и полос на спине, относимые к aberrациям *erythronota*, *punctatta*, *viridnotus*, *immaculata*) (Kalyabina-Hauf et al. 2004; Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005a; Котенко и Свириденко [Kotenko and Sviridenko] 2010). Однако все эти характеристики подвержены клинальной изменчивости, демонстрируют высокий уровень межпопуляционной изменчивости в горах Крыма и, частично или в совокупности, присущи некоторым географическим популяциям *L. a. exigua* (Яблоков и др. [Yablokov et al.] 1981; Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976; Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005a; Епланова [Eplanova] 2016). Поэтому дифференциация *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* по признакам внешней морфологии вызывает затруднения (Kalyabina-Hauf et al. 2004; Песков и др. [Peskov et al.] 2011), а систематическое положение многих популяций, населяющих южный край равнины и низкогорные местности

¹ Неотип был выделен из сборов начала XX века на первой куэсте Внутренней предгорной гряды в окрестностях дер. Чумакары (= современное с. Обрыв на южной окраине г. Симферополь; N44.90, E34.10; 360 м над ур. м.) (Kalyabina-Hauf et al. 2004). Обозначение неотипа в данном случае противоречит Международному кодексу зоологической номенклатуры (ICZN 1999), поскольку в коллекции ЗИН РАН и ЗМ ННПМ НАНУ имеется серия синтипов (ст. 75.8). Этот казус требует дальнейшего разрешения. Годом описания *L. a. tauridica* следует считать 1927 г.

на востоке Горного Крыма, до последнего времени оставалось неясным. На основании изучения морфологии большого количества ящериц из различных физико-географических районов полуострова было выдвинуто предположение о гибридизации подвидов в низкогорье северного макросклона Крымских гор и центральных районах Степного Крыма (Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005a). В частности, был сделан предварительный вывод, что «генетически чистые» популяции *L. a. tauridica* могли сохраниться на западных яйлах (Ай-Петринской и Бабуган-Яйле), поскольку ящерицы этих высоких и холодных нагорий, изолированных от остепненного предгорья крупными лесными массивами, демонстрируют наибольшее морфологическое своеобразие в сравнении с «типичной» *L. a. exigua* из Крымского Присивашья. Высказывалось также мнение, что определенная специфика внешней морфологии прытких ящериц Юго-Западной равнины Керченского полуострова (район мыса Чауда) может иметь своей причиной гибридизацию горнокрымского и восточного подвидов в отдаленном прошлом (Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005b; Кукушкин [Kukushkin] 2008).

Выводы наших предшественников по систематике и филогеографии ящериц Крыма основывались на небольшом количестве изученного материала (Kalyabina-Hauf et al. 2004; Калябина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Апаньева] 2004; Andres et al. 2014). Таким образом, назрела необходимость более обстоятельного изучения генетической структуры прытких ящериц Крыма. Основной целью предпринятого нами исследования являлось изучение распространения и взаимоотношений обитающих в Крыму подвидов *L. agilis*. В качестве рабочей гипотезы было принято высказанное ранее предположение о гибридизации *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* вдоль линии соприкосновения их ареалов на севере Крымского предгорья (Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005a).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор тканевого материала осуществлялся в 2016–2018 гг. на всей территории Горного Крыма. Дополнительно для отбора проб использовали спиртовые коллекции ящериц, собранные

в Крыму, на юге Херсонской области (Украина) и Таманском полуострове (Краснодарский край, Россия) в период 1999–2010 гг. Покрытие ареалов обоих обитающих в Крыму подвидов *L. agilis* пунктами отбора проб было практически полным, что, на наш взгляд, является необходимым условием исследований, имеющих своей целью освещение филогеографии вида в столь своеобразном в отношении природных условий регионе.

Молекулярно-генетический анализ

В качестве образцов тканей использовались части аутоамированного хвоста ящериц или фаланги пальцев передних конечностей, фиксированные в 96% этаноле. Экстракция ДНК проводилась стандартным солевым методом с лизированием протеиназой *K* (Aljanabi and Martinez 1997). Молекулярно-генетический анализ включал два этапа. На первом этапе проводилась скрининговая диагностика гаплотипов митохондриальной ДНК (далее – мтДНК) всей выборки с целью определения границ обитания подвидов (в совокупности 225 проб *L. agilis* из 81 локалитета: 114 проб *L. a. tauridica*, 106 – *L. a. exigua*, 5 – *L. a. chersonensis*) (Табл. 1, Рис. 1). На втором этапе была определена нуклеотидная последовательность полноразмерного гена *cyt b* мтДНК для проведения филогенетического и филогеографического анализов (75 особей 3-х подвидов *L. agilis* из 68 локалитетов: *L. a. tauridica* – 41 особь, 37 локалитетов; *L. a. exigua* – 32 особи, 30 локалитетов; *L. a. chersonensis* – 2 особи из единственного локалитета). Последовательности ($n = 75$) с указанием индивидуальных номеров (кодов) образцов, их таксономической принадлежности и географических координат локалитетов депонированы в GenBank (Табл. 2).

С целью скрининговой диагностики выборки была разработана тест-система с использованием рестрикционного анализа митохондриального гена *cyt b*. Для этого проведено сравнение последовательностей гена *cyt b* у трех рассматриваемых подвидов, которое показало наличие трех сайтов узнавания рестрикционной эндонуклеазы *RsaI* (GTAC), один из которых оказался общим для всех подвидов (позиции 220–223), второй (473–476) присутствовал только у двух – *L. a. tauridica* и *L. a. exigua*, а третий

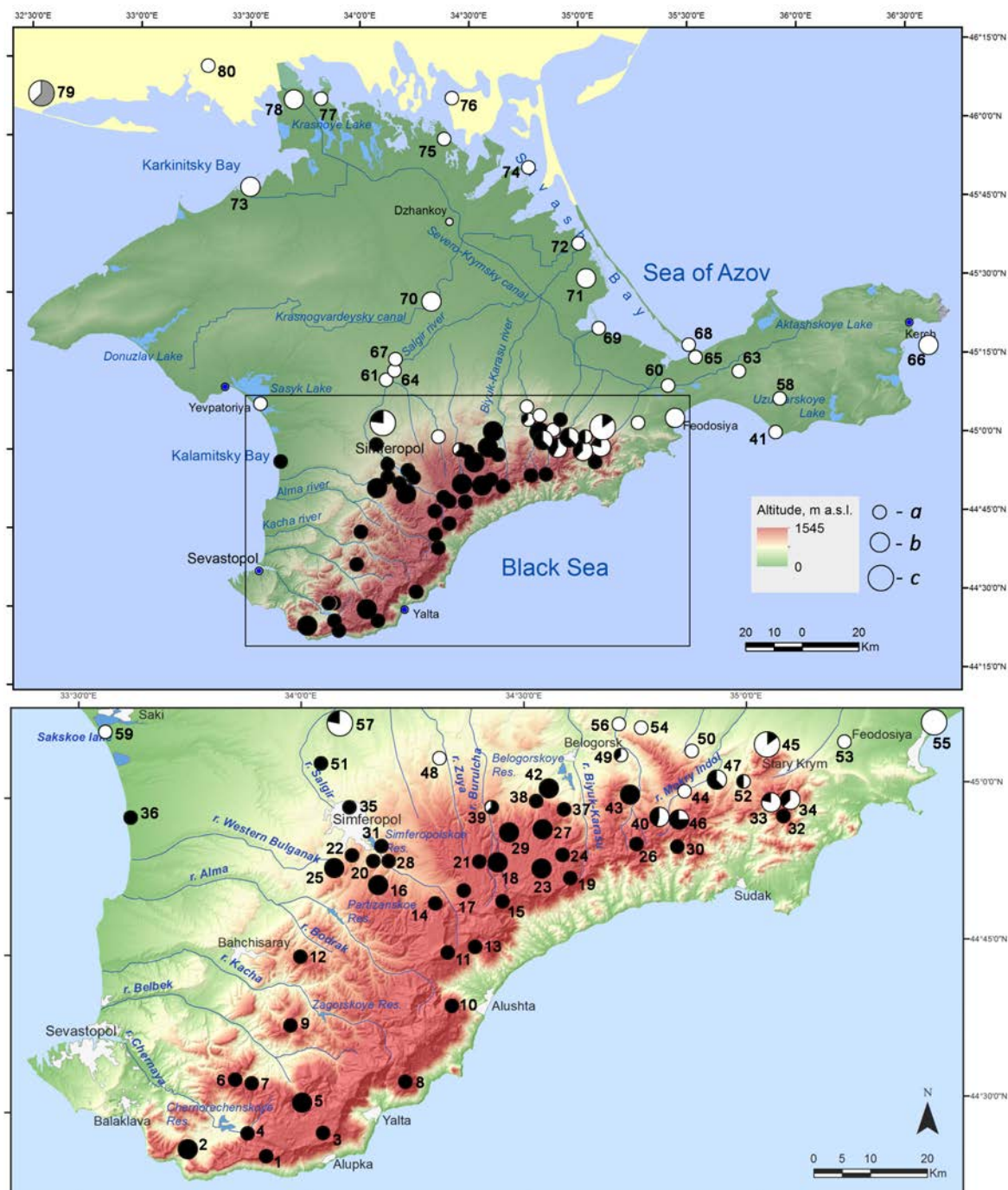


Рис. 1. Распространение гаплогрупп митохондриальной ДНК у *Lacerta agilis* на Крымском полуострове и прилегающих территориях юга Украины. Условные обозначения: *L. a. exigua* – пунсон без заливки, *L. a. tauridica* – черный залитый пунсон, *L. a. chersonensis* – серый залитый пунсон. Размеры пунсонов от меньшего к большему: *a* – 1–3 особи, *b* – 4–6 особей, *c* – 7–9 особей. Номера локалитетов тождественны таковым в Табл. 1.

Fig. 1. Distribution of mitochondrial DNA haplogroups in *Lacerta agilis* from the Crimean peninsula and adjacent territories of southern Ukraine. *Indications:* *L. a. exigua* – empty circle, *L. a. tauridica* – black-filled circle, *L. a. chersonensis* – gray-filled circle. Circles sizes are represented from smaller to bigger: *a* – 1–3 individuals, *b* – 4–6 individuals, *c* – 7–9 individuals. Numbers of localities are identical to those in the Table 1.

Таблица 1. Коллекционные экземпляры (тканевые пробы) *Lacerta agilis*, использованные в молекулярно-генетическом исследовании. Условные обозначения: *tau* – *Lacerta agilis tauridica*, *exi* – *L. a. exiguua*, *che* – *L. a. chersonensis*.
Table 1. Collected *Lacerta agilis* specimens (tissue samples) used in the molecular genetic study. Indications: *tau* – *Lacerta agilis tauridica*, *exi* – *L. a. exiguua*, *che* – *L. a. chersonensis*.

No.	Локалитет (Locality)	Ближайший населенный пункт и административная принадлежность локалитета (Nearest settlement and locality's administrative affiliation)	Географические координаты (Geographical coordinates)		Высота, м н.у.м. (Altitude (a. s. l., m))	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Дата сбора материала (Date of collecting)	Количество особей (Number of specimens)	Галлогруппа мтДНК (mtDNA haplogroup)			Соотношение гаплогрупп <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i> (Haplotypes ratio <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i>)	
			Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)					<i>tau</i>	<i>exi</i>	<i>che</i>		
1.	«Балчик-Кая» [Balchik-Kaya]	п. Кастрополь, Севастополь	44.424	33.877	850	Kukushkin O., Trofimov A.	15.05.2018	1	1	0	0		
2.	«Байдар» [Bayidar]	с. Тыловое, Севастополь	44.437	33.751	280	Kukushkin O.	08.04.2014, 09.03.2016	4	4	0	0	2	1 : 0 : 0
3.	«Ай-Петри» [Ai-Petri]	п. Алушка, Ялтинский городской округ	44.452	34.052	1150	Sviridenko E.	00.00.2001	3	3	0	0		1 : 0 : 0
4.	«Трапан-Баир» [Trapan-Bair]	с. Родниковское, Севастополь	44.459	33.890	950	Kukushkin O.	01.06.2016	1	1	0	0	1	
5.	«Ведене-Кур» [Vedene-Kur]	п. Охотничье, Ялтинский городской округ	44.483	34.060	1150	Kukushkin O., Turbanov I.	15.07.2017	5	5	0	0	2	1 : 0 : 0
6.	«Бечку» (г. Лысяя) [Beshku, Mt. Lysaya]	с. Передовое, Бахчисарайский р-н	44.534	33.857	750	Kukushkin O., Trofimov A., Slodkevich V.	23.04.2018	1	1	0	0	1	
7.	«Бечку» (хр. Кордон- Баир) [Beshku, Ridge Kordon-Bair]	с. Поляна, Бахчисарайский р-н	44.535	33.867	730	Kukushkin O., Trofimov A.	23.04.2018	2	2	0	0	1	1 : 0 : 0
8.	«Никитская яйла» [Nikitskaya Yaila]	сан. Долоссы, Ялтинский городской округ	44.544	34.226	1250	Sviridenko E.	00.05.2002	1	1	0	0		
9.	«Керменчик» [Kermenchik]	с. Высокое, Бахчисарайский р-н	44.636	34.226	500	Sviridenko E.	03.07.2004	1	1	0	0	1	
10.	«Бауган-Яйла» (перевал Дипло) [Baugan-Yaila, Pass Diplo]	п. Виноградный, Алуштинский городской округ	44.652	34.318	1200	Kukushkin O.	09.08.2018	2	2	0	0	1	1 : 0 : 0
11.	«Ангар-Богаз» (оз. Кутузовское) [Angar-Bogaz, Lake Kutuzovskoe]	с. Изобильное, Алуштинский городской округ	44.739	34.336	870	Kukushkin O.	07.06.2015	1	1	0	0	1	

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

No.	Локалитет (Locality)	Ближайший населенный пункт и административная принадлежность локалитета (Nearest settlement and locality's administrative affiliation)	Географические координаты (Geographical coordinates)		Высота, м н.у.м. (Altitude a. s. l., m)	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Дата сбора материала (Date of collecting)	Количество особей (Number of specimens)	Галлогруппа мтДНК (mtDNA haplogroup)			Соотношение галлопатов <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i> (Haplogroups ratio <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i>)	
			Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)					<i>tau</i>	<i>exi</i>	<i>che</i>		
													<i>tau</i>
	«Мангуш» (г. Сель-Бухра) [Mangush, Mt. Sel'-Buchra]		44.743	33.994	500	Sviridenko E.	09.07.2006	2	2	0	0	1	1 : 0 : 0
13.	«Южная Демерджи» [Yuzhnaya Demerdzhi]	с. Лучистое, Алуштинский городской округ	44.765	34.405	830– 1020	Kukushkin O., Kuschan N.	17.04.2016	3	3	0	0	2	1 : 0 : 0
14.	«Чатырдаг» [Chatyrdag]	с. Перевальное, Симферопольский р-н	44.802	34.307	810– 1015	Kukushkin O.	11.08.2018	2	2	0	0	2	1 : 0 : 0
15.	«Тырке» [Tyрке]	с. Генеральское, Симферопольский р-н	44.819	34.434	1100– 1250	Kukushkin O.	04.06.2018	3	3	0	0	1	1 : 0 : 0
16.	«Тавель» [Tavel']	с. Краснолесье, Симферопольский р-н	44.828	34.224	450	Sviridenko E.	00.00.2002	5	5	0	0	1	1 : 0 : 0
17.	«Суботхан-Яйла» (Буковий кордон) [Subotkhan-Yaila, Bukovyi cordon]	с. Чайковское, Симферопольский р-н	44.829	34.389	1000	Kukushkin O., Kuschan N.	19.04.2016	2	2	0	0	1	1 : 0 : 0
18.	«Суат» (уроч. Водной) [Suat, locality Vodnoyui]	с. Генеральское, Симферопольский р-н	44.847	34.468	985	Kukushkin O., Blokhin I.	03.06.2018	5	5	0	0	1	1 : 0 : 0
19.	«Караби-Яйла» (ущелье Чигенитра) [Karabi-Yaila, gorge Chigenitra]	с. Рыбачье, Алуштинский городской округ	44.849	34.578	1100	Kukushkin O., Nadolnyi A.	19.08.2014	1	1	0	0	0	1 : 0 : 0
20.	«Салгыр» (г. Сейер-Оба) [Salgyr, Mt. Seiyer-Oba]	с. Доброс, Симферопольский р-н	44.856	34.221	410	Sviridenko E.	24.06.2001	3	3	0	0	1	1 : 0 : 0
21.	«Суботхан-Яйла» (долина Ярма- Чокрак) [Subotkhan- Yaila, Yarma-Chokrak Valley]	с. Чайковское, Симферопольский р-н	44.868	34.395	800– 850	Turbanov I.	13.05.2017	2	2	0	0	1	1 : 0 : 0

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

No.	Локалитет (Locality)	Ближайший населенный пункт и административная принадлежность локалитета (Nearest settlement and locality's administrative affiliation)	Географические координаты (Geographical coordinates)		Высота, м н.у.м. (Altitude a. s. l., m)	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Дата сбора материала (Date of collecting)	Количество особей (Number of specimens)	Галлогруппа мтДНК (mtDNA haplogroup)			Соотношение галлопоров: <i>tau</i> : <i>che</i> : <i>exti</i> (Haplogroups ratio <i>tau</i> : <i>exti</i> : <i>che</i>)	
			Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)					<i>tau</i>	<i>exti</i>	<i>che</i>		
													<i>tau</i>
22.	«Джалман» [Dzhalman]	с. Пионерское, Симферопольский р-н	44.869	34.179	370	Nadolnyi A.	03.06.2015	1	1	0	0	1	
23.	«Караби-Яйла» (метеостанция) [Karabi-Yaila, meteorological station]	с. Генеральское, Белогорский р-н	44.872	34.501	980	Kukushkin O., Budashkin Yu., Beskaragayiny M.	11.06.2004	5	5	0	0	1	1 : 0 : 0
24.	«Караби-Яйла» (котловина Лакхын-Тинах) [Karabi-Yaila, hollow Lakhlyn-Tinakh]	с. Приветное, Алуштинский городской округ	44.875	34.591	985	Kukushkin O., Nadolnyi A.	18.08.2014	1	1	0	0		
25.	«Гаджиклы» [Gadzhikly]	с. Чистенькое, Симферопольский р-н	44.88	34.042	290	Alekseeva I.	05.07.2003	4	4	0	0	1	1 : 0 : 0
26.	«Арпат» (Арипатская яйла) [Arpat, Arpatskaya Yaila]	с. Зеленогорье, Алуштинский городской округ	44.898	34.709	910	Kukushkin O.	06.05.2017	2	2	0	0	1	1 : 0 : 0
27.	«Караби-Яйла» (долина Байсу) [Karabi-Yaila, Bayisu Valley]	с. Краснословока, Белогорский р-н	44.899	34.595	845–1010	Kukushkin O., Nadolnyi A.	16.08.2014	5	5	0	0	1	1 : 0 : 0
28.	«Кесслерский Лес» [Kesslerskiy Les]	п. Ферманово, Симферопольский р-н	44.91	34.183	400	Sviridenko E.	13.09.2003	1	1	0	0	1	
29.	«Куртлук» (хр. Багалма) [Kurtluk, Ridge Bagalma]	с. Пчелиное, Белогорский р-н	44.922	34.558	600–830	Kukushkin O., Turbanov I.	11.08.2017	5	5	0	0	1	1 : 0 : 0
30.	«Маски» (пер. Маскинын-Кёз) [Maski, Pass Maskinyн-Kyoz]	с. Ворон, Сулакский городской округ	44.923	34.842	630	Kukushkin O.	13.05.2017	2	2	0	0	1	1 : 0 : 0
31.	«Битак» [Bitak]	с. Строгоновка, Симферопольский р-н	44.925	34.167	300	Nadolnyi A.	01.07.2015	1	1	0	0	1	

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

No.	Локалитет (Locality)	Ближайший населенный пункт и административная принадлежность локалитета (Nearest settlement and locality's administrative affiliation)	Географические координаты (Geographical coordinates)		Высота, м н.у.м. (Altitude a. s. l., m)	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Дата сбора материала (Date of collecting)	Количество особей (Number of specimens)	Галлогруппа мтДНК (mtDNA haplogroup)			Соотношение гаплогрупп <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i> (Haplotype ratio <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i>)		
			Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)					<i>tau</i>	<i>exi</i>	<i>che</i>			
													<i>tau</i>	<i>exi</i>
32.	«Суук-Су» [Suuk-Su]	с. Лесное, Судакский городской округ	44.951	35.014	350	Kukushkin O.	30.04.2017	1	1	0	0	1		
33.	«Френк-Мезер» [Frenk-Mezer]	п. Краснокаменка, Судакский городской округ	44.958	35.059	240–660	Kukushkin O., Blokhin I.	15.06.2017	5	1	4	0	1	1	0.2 : 0.8 : 0
34.	«Туар-Алан» (г. Двегет-Пазлак) [Tuar-Alan, Mt. Dveget-Pazlak]	п. Краснокаменка, Судакский городской округ	44.959	35.098	570–665	Kukushkin O., Nadolnyi A.	21.05.2008, 29.04.2017	6	2	4	0	1	1	0.33 : 0.67 : 0
35.	«Симферополь» [Simferopol]	г. Симферополь	44.964	34.097	235	Sviridenko E.	00.00.2002	1	1	0	0	1		
36.	«Николаевка» [Nikolaevka]	Симферопольский р-н	44.971	33.617	20	Sviridenko E.	28.07.2006	1	1	0	0			
37.	«Саргана» (г. Крым) [Sartana, Mt. Krym]	с. Алексеевка, Белогорский р-н	44.974	34.656	400	Kukushkin O.	26.08.2017	1	1	0	0	1		
38.	«Уч-Коз» [Uzh-Koz]	с. Новокленово, Белогорский р-н	44.984	34.475	400	Kukushkin O.	12.09.2014, 07.09.2017	2	2	0	0		1 : 0 : 0	
39.	«Кайлаут» [Kaiyaut]	с. Овражки, Белогорский р-н	44.994	34.403	380	Kukushkin O., Gorelov R., Khranova A.	07.09.2017	3	2	1	0		0.67 : 0.33 : 0	
40.	«Камышлы» [Kamyshly]	с. Опытное, Белогорский р-н	45.004	34.902	260	Kukushkin O., Gorelov R., Khranova A.	07.09.2017	5	2	3	0	1		0.4 : 0.6 : 0
41.	«Чауда» [Chauda]	с. Яркое, Ленинский р-н	45.015	35.835	15	Kukushkin O.	19.05.2006	1	0	1	0			
42.	«Колтан» [Koltan]	с. Александровка, Белогорский р-н	45.016	34.513	280	Kukushkin O., Gorelov R., Khranova A., Blokhin I.	07.09.2017	4	4	0	0	1		1 : 0 : 0

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

No.	Локалитет (Locality)	Ближайший населенный пункт и административная принадлежность локалитета (Nearest settlement and locality's administrative affiliation)	Географические координаты (Geographical coordinates)		Высота, м н.у.м. (Altitude (a. s. l., m))	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Дата сбора материала (Date of collecting)	Количество особей (Number of specimens)	Галлогруппа мтДНК (mtDNA haplogroup)			Секвенировано проб (Number of sequenced samples)	Соотношение галлогенов <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i> (Haplogroups ratio <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i>)
			Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)					<i>tau</i>	<i>exi</i>	<i>che</i>		
43.	«Урус-Ходжа» [Urus-Khodzha]	с. Русское, Белогорский р-н	45.019	34.795	350–400	Sviridenko E.	07.06.2007	5	5	0	0	1	1 : 0 : 0
44.	«Кубалач» [Kubalach]	с. Тополевка, Белогорский р-н	45.021	34.883	310	Kukushkin O., Nadolnyi A.	03.09.2016	2	0	2	0	1	0 : 1 : 0
45.	«Агармыш» [Agarmysh]	г. Старый Крым, Кировский р-н	45.029	35.04	470–720	Kukushkin O.	07.04.2017, 05.06.2017	7	1	6	0	1	0.14 : 0.86 : 0
46.	«Копярлы-Кой» [Kopyrly-Koyi]	с. Черемисовка, с. Дозорное, Белогорский р-н	45.029	34.728	300–450	Kukushkin O., Gorelov R., Khramova A.	26.08.2017, 07.09.2017	4	3	1	0	1	0.75 : 0.25 : 0
47.	«Суук-Сала» [Suuk-Sala]	с. Грушевка, Сулакский городской округ	45.037	35.963	220	Kukushkin O.	07.06.2017, 29.05.2018	6	4	2	0	1	0.67 : 0.33 : 0
48.	«Зуе» [Zue]	с. Зуя, Белогорский р-н	45.042	34.330	270	Nadolnyi A.	30.05.2015	1	0	1	0	1	
49.	«Катырша-Сарай» [Katursha-Sarayi]	с. Лечебное, Белогорский р-н	45.045	34.755	250–325	Kukushkin O., Blokhin I.	21.06.2017	3	1	2	0	0	0.33 : 0.67 : 0
50.	«Индол» [Indol]	с. Долинное, Белогорский р-н	45.05	34.919	200	Kukushkin O.	09.04.2018	1	1	0	0	0	
51.	«Укромное» [Ukromnoe]	с. Укромное, Симферопольский р-н	45.053	33.996	170	Sviridenko E.	11.07.2007	2	2	0	0	1	1 : 0 : 0
52.	«Османчик» [Osmanchik]	с. Холодовка, Сулакский городской округ	45.062	35.002	250	Kukushkin O., Gorelov R., Khramova A., Blokhin I.	09.09.2017	2	1	1	0	1	0.5 : 0.5 : 0
53.	«Назичкой» (хр. Кучук-Эгет) [Nazipkoyi, Ridge Kuchuk-Eget]	с. Насыпное, Кировский р-н	45.063	35.254	90	Kukushkin O., Blokhin I.	17.04.2017, 26.06.2017	2	0	2	0	1	0 : 1 : 0
54.	«Мелек» [Melek]	с. Некрасово, Белогорский р-н	45.093	34.766	250	Kukushkin O., Gorelov R., Khramova A., Blokhin I.	09.09.2017	2	0	2	0	1	0 : 1 : 0

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

No.	Локалитет (Locality)	Ближайший населенный пункт и административная принадлежность локалитета (Nearest settlement and locality's administrative affiliation)	Географические координаты (Geographical coordinates)		Высота, м н.м. (Altitude a. s. l., m)	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Дата сбора материала (Date of collecting)	Количество особей (Number of specimens)	Галлогруппа мтДНК (mtDNA haplogroup)			Соотношение гаплотипов <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i> (Haplotype ratio <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i>)	
			Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)					<i>tau</i>	<i>exi</i>	<i>che</i>		
55.	«Аджиголь» [Adzhigol']	п. Береговое, Феодосийский городской округ	45.094	35.440	3	Kukushkin O., Smirnov D.	17.09.2016, 22.04.2017	5	0	5	0	0 : 1 : 0	
56.	«Утлы» [Utly]	с. Пролом, Белогорский р-н	45.113	34.722	175	Kukushkin O.	17.06.2006	1	0	1	0	1	
57.	«Сарабуз» [Sarabuz]	п. Гвардейское, ст. Остряково, Симферопольский р-н	45.119	34.033	140	Sviridenko E.	06.08.2006	9	2	7	0	1	0.22 : 0.78 : 0
58.	«Баш-Киргиз» [Bash-Kirgiz]	с. Яркое, Ленинский р-н	45.129	35.838	80	Kukushkin O.	23.05.2004	2	0	2	0	0	0 : 1 : 0
59.	«Кара-Тобе» [Kara-Tobe]	ст. Прибрежная, Сакский р-н	45.146	33.51	1	Kukushkin O.	25.05.2002	2	0	2	0	0	0 : 1 : 0
60.	«Владиславовка» [Vladislavovka]	п. Владиславовка, Кировский р-н	45.175	35.366	35	Budashkin Yu.	08.05.2005	1	0	1	0	0	0 : 1 : 0
61.	«Новоандреевка» [Novoandreevka]	с. Новоандреевка, Симферопольский р-н	45.208	34.104	100	Sviridenko E.	06.05.2008	1	0	1	0	1	0 : 1 : 0
62.	«Тамань» [Taman']	п. Темрюк, Краснодарский Край	45.219	36.695	5	Kotenko T., Sviridenko E.	28.05.2007	3	0	3	0	2	0 : 1 : 0
63.	«Агибель» [Agibel']	с. Луговое, Ленино	45.228	35.688	65	Kukushkin O.	07.06.2004	1	0	1	0	1	0 : 1 : 0
64.	«Новозуевка» [Novozuevka]	с. Новозуевка, Симферопольский р-н	45.24	34.152	100	Sviridenko E.	15.07.2007	1	0	1	0	0	0 : 1 : 0
65.	«Джанчора» [Dzhanchora]	с. Львово, Ленинский р-н	45.272	35.457	1	Kukushkin O., Budashkin Yu.	01.06.2006	2	0	2	0	0	0 : 1 : 0
66.	«остров Тузла» [Island Tuzla]	г. Керчь, Керченский городской округ	45.275	36.543	1	Belik T.	00.00.2015	5	0	5	0	1	0 : 1 : 0
67.	«Блюк-Онлар» [Blyuk-Onlar]	п. Октябрьское, Красногвардейский р-н	45.297	34.144	85	Sviridenko E.	00.00.2003	1	0	1	0	1	0 : 1 : 0

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

No.	Локалитет (Locality)	Ближайший населенный пункт и административная принадлежность локалитета (Nearest settlement and locality's administrative affiliation)	Географические координаты (Geographical coordinates)		Высота, м н.у.м. (Altitude a. s. l., m)	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Дата сбора материала (Date of collecting)	Количество особей (Number of specimens)	Галлогруппа мтДНК (mtDNA haplogroup)			Соотношение гаплотипов <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i> (Haplotype ratio <i>tau</i> : <i>exi</i> : <i>che</i>)			
			Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)					<i>tau</i>	<i>exi</i>	<i>che</i>				
68.	«Крым-Эли» (коса Арабатская стрелка) [Krym-Elj, sandy spit Arabatskaya Strelka]	с. Соляное, Ленинский р-н	45.329	35.411	1	Sviridenko E.	06.08.2006	2	0	2	0	0 : 1 : 0			
69.	«Тузла-Шейх-Эли» [Tuzla-Sheikh-Elj]	с. Присивашное, Советский р-н	45.36	35.05	5	Kukushkin O., Kalmykov E.	20.05.2006	3	0	3	0	0 : 1 : 0			
70.	«Курман-Кемельчи» [Kurman-Kemelchi]	ст. Урожайная, Красногвардейский р-н	45.45	34.27	40	Sviridenko E.	12.09.2004	6	0	6	0	0 : 1 : 0			
71.	«Тамак» [Tamak]	с. Изобильное, Нижегородский р-н	45.525	35.008	3	Kotenko T., Sviridenko E.	04.06.2006, 22.07.2007	5	0	5	0	0 : 1 : 0			
72.	«Любимовка» [Ljubimovka]	с. Любимовка, Нижегородский р-н	45.631	34.96	2	Kukushkin O.	26.06.2001	3	0	3	0	0 : 1 : 0			
73.	«Сары-Булат» [Sary-Bulat]	с. Портовое, Раздольненский р-н	45.851	33.481	1	Sviridenko E.	00.06.2006	4	0	4	0	0 : 1 : 0			
74.	«Тюп-Тархан» [Tjup-Tarkhan]	с. Мысовое, Джанкойский р-н	45.872	35.765	2	Kukushkin O., Budashkin Yu.	13.05.2005	2	0	2	0	0 : 1 : 0			
75.	«Бешарай-Гери» [Besharaj-Geri]	с. Яснополянское, Джанкойский р-н	45.973	34.376	2	Kukushkin O., Budashkin Yu.	13.05.2005	3	0	3	0	0 : 1 : 0			
76.	«Куюк-Тук» [Kujuk-Tuk]	Генический р-н, Херсонская обл.	46.107	34.428	5	Kukushkin O.	17.04.1999	1	0	1	0	0 : 1 : 0			
77.	«Ишунь» [Ishun']	Красноперекопский р-н	46.107	33.822	1	Sviridenko E.	29.06.2006	2	0	2	0	0 : 1 : 0			
78.	«Армянск» [Armyansk]	Армянский горсовет	46.113	33.704	15	Kotenko T.	22.05.2006	5	0	5	0	0 : 1 : 0			
79.	«Новософиевка» [Novosofievka]	Голопристанский р-н, Херсонская обл.	46.173	32.511	10	Sviridenko E.	05.06.2008	8	0	3	5	2	0 : 0.38 : 0.62		
80.	«Каланчак» [Kalanchak]	Каланчакский р-н, Херсонская обл.	46.254	33.353	15	Sviridenko E.	22.06.2010	1	0	1	0	1			
81.	«Новая Каховка» [Novaya Kachovka]	Новокаховский горсовет, Херсонская обл.	46.75	33.397	20	Sviridenko E.	23.05.2010	2	0	2	0	1	0 : 1 : 0		
Всего: In total:								1999–2018	225	114	106	5	41	31	2

(819–822) был специфичен для *L. a. tauridica*. Амплификацию гена *cyt b* проводили при помощи пары праймеров 5'- GCC CCA AAA TAA GGA GAT GG -3' и 5'- TAG TGA TGG GGG ATT AAA GC -3' (Marzahn et al. 2016, с изменениями) по следующей схеме: начальная денатурация 95°C (3 мин.), затем 32 цикла (95°C – 30 с, 56°C – 30 с, 72°C – 90 с) и конечная элонгация 72°C (5 мин.). Реакционная смесь для ПЦР (25 мкл) содержала 50–100 нг ДНК, 0.5 мкМ каждого праймера, 0.2 мМ dNTPs, 1.5 мМ MgCl₂, 2.5 мкл 10× ПЦР буфер (10 мМ Tris-HCl, pH 8.3, 50 мМ KCl) и 2 ед. акт. *Taq*-полимеразы (Thermo Scientific). ПЦР-фрагменты гидролизовали 2–4 ч при температуре 37°C, добавляя 2–4 единицы активности фермента непосредственно к аликвотам амплификационных смесей (5 мкл). Результаты рестрикционного анализа приведены на Рис. 2. При обработке эндонуклеазой амплифицируемый фрагмент длиной 1425 п.н. (включая праймеры) расщепляется у *L. a. tauridica*, имеющей три сайта рестрикции, на четыре фрагмента длиной 253, 346, 381 и 445 п.н., у *L. a. exigua*, имеющей два сайта, на три – длиной 253, 381 и 791 п.н., а у *L. a. chersonensis*, имеющей один сайт, на два (253 и 1044 п.н.). Наличие в спектре фрагментов рестрикции четырех полос позволяет диагностировать экземпляры как *L. a. tauridica*, трех полос – как *L. a. exigua*, двух – как *L. a. chersonensis*.

Секвенирование гена *cyt b* у идентифицированных по результатам электрофореза экземпляров выявило полное соответствие результатов идентификации по скрининговой тест-системе первичным последовательностям нуклеотидов. ПЦР-фрагменты для секвенирования выделяли после их фракционирования в 6%-ном полиакриламидном геле элюцией высокосолевым раствором. Секвенирование проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems) с применением наборов BigDye® Terminator 3.1 (Applied Biosystems) и тех же праймеров, что использовались при амплификации. Последовательности выравнивали и редактировали вручную в программе BioEdit v. 7.0 (Hall 1999). При анализе генетической изменчивости вычисляли следующие параметры: общее количество полиморфных позиций (*S*), общее количество замен (η), количество гаплотипов (*H*), разнообразие гаплотипов (*h*), разнообразие нуклеотидов на сайт (ϖ), среднее количе-

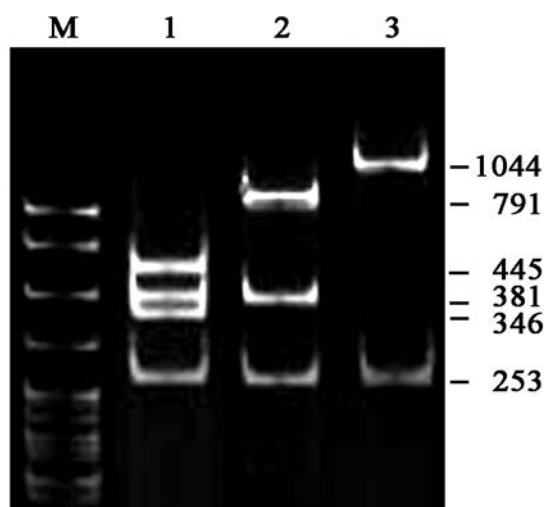


Рис. 2. Электрофореграмма продуктов рестрикции гена *cyt b* эндонуклеазой *RsaI* при идентификации трех подвидов *Lacerta agilis*. Лунки геля: 1 – *L. a. tauridica*, 2 – *L. a. exigua*, 3 – *L. a. chersonensis*. Справа – длины фрагментов рестрикции, п.н.; М – маркер молекулярных длин pBR/*HpaII*.

Fig. 2. Identification of three *Lacerta agilis* subspecies by electrophoregram of *cyt b* gene restriction products using *RsaI* endonuclease. Lanes of the gel: 1 – *L. a. tauridica*, 2 – *L. a. exigua*, 3 – *L. a. chersonensis*. On the right – restriction fragments lengths, bp; M – molecular lengths marker pBR/*HpaII*.

ство нуклеотидных замен (*K*) с использованием программы DnaSP v.5.10.01 (Librado and Rozas 2009). Для реконструкции филогенетических отношений использовался метод максимального правдоподобия (ML) в программе IQ-TREE 1.6.8 (Nguyen et al. 2015). Выбор модели нуклеотидных замен, с учетом позиции в кодоне, осуществлялся в той же программе при помощи ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al. 2017). На основе Байесовского информационного критерия (BIC) были выбраны следующие модели: 1-я позиция кодона – K2P+I, 2-я позиция кодона – HKY+F+R2, 3-я позиция кодона – TIM2+F+G4. При анализе использовали только уникальные последовательности, идентичные последовательности добавляли на филограмму после ее расчета для удобства интерпретации. Построение сети гаплотипов осуществлялось методом медианного связывания (Median Joining, MJ) в программе PopART (Leigh and Bryant 2015) на основе оригинальных данных авторов. Генетические дистанции (*p*-дистанции) вычисляли в программе MEGA7 (Kumar et al. 2016). При построении дендрограммы филогенетических отношений *L. agilis* дополнительно были ис-

Таблица 2. Список тканевых проб *Lacerta agilis*, использованных для анализа последовательностей полноразмерного цитохрома *b*.**Table 2.** A list of *Lacerta agilis* tissue samples involved in complete *cyt b* mtDNA sequence analysis.

No.	Код пробы (Code of the sample)	Страна (регион) (Country (region))	Название локалитета (Locality name)	Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)	Гаплогруппа (Haplogroup)	Номер регистрации в ГенБанке (GenBank accessment number)
1.	7-016t	Crimea	Demerdzhi	44.765	34.405	tauridica	MK165757
2.	8-016t	Crimea	Bayidar	44.437	33.751	tauridica	MK165758
3.	K-47t	Crimea	Bedene-Kyr	44.483	34.060	tauridica	MK165759
4.	K50t	Crimea	Bedene-Kyr	44.483	34.060	tauridica	MK165760
5.	K-53tR	Crimea	Kurtluk	44.922	34.558	tauridica	MK165761
6.	K-57t	Crimea	Sartana	44.974	34.656	tauridica	MK165762
7.	K-61t	Crimea	Kayinaut	44.994	34.403	tauridica	MK165763
8.	K-64t	Crimea	Koltan	45.016	34.513	tauridica	MK165764
9.	K-69e	Crimea	Kopyrly-Koyi	45.029	34.728	exigua	MK165765
10.	K-71e	Crimea	Kamyshly	45.004	34.902	exigua	MK165766
11.	K-76e	Crimea	Osmancshik	45.062	35.002	exigua	MK165767
12.	K-77t	Crimea	Osmancshik	45.062	35.002	tauridica	MK165768
13.	K-78e	Crimea	Melek	45.093	34.766	exigua	MK165769
14.	10t	Crimea	Bayidar	44.437	33.751	tauridica	MK165770
15.	11t	Crimea	Angar-Bogaz	44.739	34.336	tauridica	MK165771
16.	13e	Crimea	Kubalach	45.021	34.883	exigua	MK165772
17.	14t	Crimea	Bitak	44.925	34.167	tauridica	MK165773
18.	1Le	Crimea	Adzhigol	45.094	35.440	exigua	MK165774
19.	15e	Crimea	Zuye	45.042	34.330	exigua	MK165775
20.	16t	Crimea	Dzhalman	44.869	34.179	tauridica	MK165776
21.	K19t	Crimea	Subotkhan-Yaila	44.868	34.395	tauridica	MK165777
22.	K36t	Crimea	Karabi-Yaila	44.899	34.595	tauridica	MK165778
23.	17e	Crimea	Island Tuzla	45.275	36.543	exigua	MK165779
24.	1t	Crimea	Trapan-Bayir	44.459	33.890	tauridica	MK165780
25.	3t	Crimea	Subotkhan-Yaila	44.829	34.389	tauridica	MK165781
26.	5t	Crimea	Demerdzhi	44.765	34.405	tauridica	MK165782
27.	K1e	Crimea	Agarmysh	45.029	35.040	exigua	MK165783
28.	K2t	Crimea	Agarmysh	45.029	35.040	tauridica	MK165784
29.	K3e	Crimea	Nazipkoyi	45.063	35.254	exigua	MK165785
30.	S9t	Crimea	Salgyr	44.856	34.221	tauridica	MK165786
31.	S17e	Crimea	Kurman-Kemelchi	45.45	34.27	exigua	MK165787
32.	S25e	Crimea	Sary-Bulat	45.851	33.481	exigua	MK165788
33.	S35t	Crimea	Kermenchik	44.636	33.959	tauridica	MK165789
34.	S36t	Crimea	Karabi-Yaila	44.872	34.501	tauridica	MK165790
35.	S54t	Crimea	Gadzhigly	44.880	34.042	tauridica	MK165791
36.	S59e	Crimea	Tamak	45.525	35.008	exigua	MK165792
37.	S70e	Crimea	Tuzla-Sheikh-Eli	45.36	35.05	exigua	MK165793

Таблица 2. Продолжение.
Table 2. Continued.

No.	Код пробы (Code of the sample)	Страна (регион) (Country (region))	Название локалитета (Locality name)	Широта, °N (Latitude)	Долгота, °E (Longitude)	Гаплогруппа (Haplogroup)	Номер регистрации в ГенБанке (GenBank accessment number)
38.	S79e	Crimea	Ishun'	46.107	33.822	exigua	MK165794
39.	S128e	Russia	Taman'	45.219	36.695	exigua	MK165795
40.	S84e	Crimea	Agibel'	45.228	35.688	exigua	MK165796
41.	S91c	Ukraine	Novosofievka	46.173	32.511	chersonensis	MK165797
42.	S92c	Ukraine	Novosofievka	46.173	32.511	chersonensis	MK165798
43.	K13t	Crimea	Suuk-Su	44.951	35.014	tauridica	MK165799
44.	S93e	Ukraine	Novosofievka	46.173	32.511	exigua	MK165800
45.	S95e	Ukraine	Novosofievka	46.173	32.511	exigua	MK165801
46.	S117e	Crimea	Тууп-Tarkhan	45.872	35.765	exigua	MK165802
47.	S119e	Crimea	Utzy	45.113	34.033	exigua	MK165803
48.	S120e	Crimea	Biyuk-Onlar	45.297	34.144	exigua	MK165804
49.	K121t	Crimea	Urus-Khodzha	45.019	34.795	tauridica	MK165805
50.	S126e	Russia	Taman'	45.219	36.695	exigua	MK165806
51.	S131e	Crimea	Lyubimovka	45.631	34.960	exigua	MK165807
52.	S135e	Crimea	Armyansk	46.113	33.704	exigua	MK165808
53.	S140e	Crimea	Novoandreevka	45.208	34.104	exigua	MK165809
54.	S141t	Crimea	Mangush	44.743	33.994	tauridica	MK165810
55.	S144e	Ukraine	N. Kachovka	46.750	33.397	exigua	MK165811
56.	S146e	Ukraine	Kalanchak	46.254	33.353	exigua	MK165812
57.	S153e	Crimea	Sarabuz	45.119	34.033	exigua	MK165813
58.	K8e	Crimea	Tuar-Alan	44.959	35.098	exigua	MK165814
59.	K12t	Crimea	Tuar-Alan	44.959	35.098	tauridica	MK165815
60.	K14t	Crimea	Arpat	44.898	34.709	tauridica	MK165816
61.	K16t	Crimea	Maski	44.923	34.842	tauridica	MK165817
62.	K28e	Crimea	Suuk-Sala	45.037	35.963	exigua	MK165818
63.	K41t	Crimea	Frenk-Mezer	44.958	34.059	tauridica	MK165819
64.	K42e	Crimea	Frenk-Mezer	44.958	34.059	exigua	MK165820
65.	S171t	Crimea	Kesslerskiyi Les	44.910	34.183	tauridica	MK165821
66.	S173t	Crimea	Tavel'	44.828	34.224	tauridica	MK165822
67.	S186t	Crimea	Simferopol	44.964	34.097	tauridica	MK165823
68.	S242t	Crimea	Ukromnoe	45.053	33.996	tauridica	MK165824
69.	2F	Crimea	Babugan	44.652	34.318	tauridica	MK165825
70.	14-2018	Crimea	Tyrke	44.819	34.434	tauridica	MK165826
71.	12-2018	Crimea	Suat	44.847	34.468	tauridica	MK165827
72.	2-2018	Crimea	Bechku	44.535	33.867	tauridica	MK165828
73.	1-2018	Crimea	Bechku	44.534	33.857	tauridica	MK165829
74.	4-F	Crimea	Chatyrdag	44.802	34.307	tauridica	MK165830
75.	3-F	Crimea	Chatyrdag	44.802	34.307	tauridica	MK165831

пользованы последовательности, помещенные в GenBank предшествующими исследователями: в том числе *L. a. exigua* – 33 образца, *L. a. brevicaudata* Peters, 1958 и *L. a. grusinica* Peters, 1960 – по 3 образца, *L. a. tauridica* – 5 образцов (Калябина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Ananjeva] 2004; Andres et al. 2014).

Принятые в тексте сокращения названий хранилищ фондовых коллекций

ЗИН РАН – Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург; ЗМ МГУ – Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва; ЗМ ННПМ НАНУ – Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея Национальной академии наук Украины, Киев; МП ХНУ – Музей природы Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина, Харьков.

Моделирование потенциальных ареалов подвидов

Моделирование потенциальных ареалов подвидов прыткой ящерицы в Крыму с использованием программного обеспечения MaxEnt (Maximum Entropy Species Distribution Modelling, версия 3.3.3k, www.cs.princeton.edu/~schapire/maent/) применялось в целях получения дополнительных сведений о подходящих для их обитания территориях и вероятном направлении колонизации. В общей сложности мы располагали данными о 343 пунктах находок прыткой ящерицы в Крыму: 183 локалитета для *L. a. exigua*, 160 – для *L. a. tauridica*. Идентификация подвидовой принадлежности ящериц на данном этапе работы производилась, исходя из географического положения локалитета. Иными словами, все население прытких ящериц горно-лесной части полуострова *a priori* относили к *L. a. tauridica*, равнинно-степной – к *L. a. exigua*, поэтому пункты ареала в долине реки Западный Булганак и к северу от г. Симферополь отнесены здесь к области распространения восточного подвида. Для определения десятичных координат локалитетов использовали общедоступные интернет-ресурсы (интерактивную карту www.wikimapia.org). Сведения о находках прыткой

ящерицы базируются на личных наблюдениях О.В. Кукушкина (в период 1992–2013 гг.) и Е.Ю. Свириденко (1999–2012 гг.), указаниях в литературе (Щербак [Szczerbak] 1966; Котенко [Kotenko] 2005; Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005b; Кукушкин [Kukushkin] 2008; Котенко и Кукушкин [Kotenko and Kukushkin] 2010; Зиненко и Гончаренко [Zinenko and Goncharenko] 2011; Кукушкин [Kukushkin] 2013a) и неопубликованных музейных каталогах важнейших фондовых хранилищ Украины и России (ЗМ ННПМ НАНУ, МП ХНУ, ЗИН РАН, ЗМ МГУ).

С помощью программы MaxEnt 3.3.3k созданы карты наиболее вероятных областей распространения подвидов. На начальном этапе при построении первичной модели производилась оценка значимости биоклиматических параметров, а впоследствии – исключение малозначимых и коррелирующих друг с другом. В результате этих действий оставлялась группа из 3–4 наиболее значимых параметров, на основе которых строились окончательные модели. Оценка достоверности модели проводилась с использованием встроенной функции построения кривой AUC (area under receiver operating characteristic (ROC) curve), отражающей чувствительность объекта к параметрам и его специфичность. Значение индекса AUC выше 0.75 и близкое к единице означает высокую степень достоверности построенной модели (Elith 2002). В качестве переменных при моделировании были взяты 19 стандартных «биоклиматических» показателей (параметров) и данные о высотах над уровнем моря из базы WorldClim (www.worldclim.org) (разрешение 30 arc-секунд и 10 arc-minute). Для тестирования полученных моделей использовали 25% точек. С помощью программы ENMTools 1.4.3 (Warren et al. 2010) были удалены локалитеты, близко расположенные друг к другу и находящиеся в одном и том же квадрате (1×1 км), и проведен корреляционный анализ между слоями. Визуализация ГИС-карт проведена с помощью программы DIVA-GIS 7.5.0 (www.diva-gis.org).

Анализ морфологических признаков

Данные по морфологии прытких ящериц собраны в период с 1999 по 2018 гг. В общей сложности по признакам внешней морфологии

изучена 471 особь *L. agilis*: 245 самок, 212 самцов и 14 сеголеток. Материал был сгруппирован в 4 выборки в соответствии с результатами молекулярной подвидовой диагностики и нашими представлениями об ареалах подвидов.

1) *L. a. exigua* из популяций равнинного Крыма – 209 особей: 111 самок, 98 самцов.

2) *L. a. exigua* из популяций Таманского полуострова – 68 особей: 42 самки, 26 самцов.

3) *L. a. tauridica* из популяций главной гряды и, частично, предгорья и внутреннего межгрядового понижения – 132 особи: 62 самки, 61 самец, 9 особей с неидентифицированной половой принадлежностью.

4) «*L. a. exigua* x *L. a. tauridica*» – предположительно гибридные особи из «смешанных» популяций Горного Крыма – 62 особи: 30 самок, 27 самцов, 5 особей с неидентифицированной половой принадлежностью.

Список материала

Информация о сборщиках приведена в сокращенном виде в квадратных скобках: И.Б. – И.Г. Блохин; Р.Г. – Р.А. Горелов; Т.К. – Т.И. Котенко; О.К. – О.В. Кукушкин; Е.С. – Е.Ю. Свириденко; И.Т. – И.С. Турбанов; М.Х. – М.А. Храмова.

L. a. exigua. Республика Крым: окр. с. Яснополянское, Джанкойский район, N 45.97, E 34.38, 16♀♀, 15♂♂, 11–14.07.2000, 05.06.2005 [О.К.]; мыс Чауда, Ленинский район, N 45.01, E 35.84, 3♀♀, 1♂, 19–20.05.2004, 24.05.2004 [О.К.]; окр. с. Яркое, Ленинский район, N 45.12, E 35.85, 3♀♀, 6♂♂, 24.05.2004 [О.К.]; гора Джау-Тепе, окр. с. Вулкановка, Ленинский район, N 45.16, E 35.95, 1♀, 19.05.2006 [О.К.]; в черте г. Керчь, N 45.35, E 36.47, 34♀♀, 34♂♂, 14.05.2007 [Е.С.]; Опукский природный заповедник, пересыпь оз. Кояшское, Ленинский район, N 45.03, E 36.2, 1♂, 13.06.2007 [О.К.]; окр. п. Октябрьское, Красногвардейский район, N 45.29, E 34.15, 6♀♀, 5♂♂, 17.05.2008 [Е.С.]; окр. с. Степное, Феодосийский городской округ, N 45.1, E 35.38, 1♀, апрель 2009 [Е.С.]; окр. с. Присивашное, Советский район, N 45.36, E 35.04, 1♀, 3♂♂, 27.05.2010 [О.К.]; хребты Кучук-Эгет и Биюк-Эгет, окр. с. Насыпное, Кировский район, N 45.06, E 35.25, 8♀♀, 15♂♂, 17.06.2010 [Е.С.], 1♀, 15.04.2017 [О.К.], 1♀, 26.06.2017 [О.К., И.Б.]; окр. с. Медведевка, Джанкойский район,

N 45.9, E 34.57, 32♀♀, 16♂♂, май 2010 [Leg. Е.С.]; окр. с. Пушкино, Советский район, N 45.19, E 34.98, 3♀♀, июнь 2010 г. [Е.С.]; пересыпь оз. Биюк-Аджиголь близ п. Береговое, Феодосийский городской округ, N 45.09, E 35.44, 1♀, 17.09.2016, 2♀♀, 2♂♂, 22.04.2017 [О.К.]; Краснодарский край: с. Тамань, Темрюкский район, N 45.21, E 36.73, 42♀♀, 26♂♂, 27–28.05.2007 [Е.С., Т.К.].

L. a. tauridica. Бабуган-Яйла, окр. п. Виноградное, Алуштинский городской округ, N 44.63, E 34.31, 23♀♀, 18♂♂, 05.05, 10.05.2002, 19–21.06.2004 [Е.С.]; Ай-Петринская яйла, Ялтинский городской округ, N 44.47, E 33.97, 13♀♀, 28♂♂, 1–3.05.2004 [Е.С.]; окр. с. Баштановка, Бахчисарайский район, N 44.68, E 33.9, 1♀, 11.05.2009 [О.К.]; окр. с. Русское, Белогорский район, N 45.01, E 34.78, 4♀♀, 1♂, 07.07.2007 [Е.С.]; Байдарская долина, окр. с. Тыловое, г. Севастополь, N 44.44, E 33.75, 1 juv., 09.03.2016 [Leg. О.К.]; гора Южная Демерджи, окр. с. Лучистое, Алуштинский городской округ, N 44.44, E 34.41, 1♀, 2♂♂, 3 juv., 17.04.2017 [О.К.]; Суботхан-Яйла, кордон «Буковый», Симферопольский район, N 44.83, E 34.39, 2♀♀, 19.04.2016 [О.К.]; хребет Трапан-Баир, окр. с. Родниковское, г. Севастополь, N 44.46, E 33.89, 1♀, 1♂, 01.05.2016 [О.К.]; Арпатская яйла, окр. с. Зеленогорье, Алуштинский городской округ, N 44.9, E 34.71, 2♂♂, 07.05.2017 [О.К.]; окр. с. Междуречье, перевал Маскинын-Кёз, граница Судакского городского округа и Белогорского района, N 44.92, E 34.84, 1♀, 1 juv., 13.05.2017 [О.К.]; Суботхан-Яйла, балка Ярма-Чокрак, Симферопольский район, N 44.87, E 34.4, 1♀, 1♂, 13.05.2017 [И.Т.]; Ай-Петринская яйла, район горы Бедене-Кыр, Бахчисарайский район, N 44.48, E 34.06, 1♀, 1♂, 15–16.07.2017 [О.К., И.Т.]; Караби-Яйла, окр. с. Пчелиное, Белогорский район, N 44.88, E 34.5, 6♀♀, 3♂♂, 09–11.08.2017 [О.К., И.Т.]; окр. с. Алексеевка, Белогорский район, N 44.97, E 34.66, 1 juv., 26.08.2017 [О.К.]; окр. с. Новокленово, Белогорский район, N 44.98, E 34.48, 1 juv., 07.09.2017 [О.К., Р.Г., М.Х., И.Б.]; урочище Колтан, окр. с. Александровка, Белогорский район, N 45.01, E 34.51, 1♀, 1♂, 2 juv., 07.09.2017 [О.К., Р.Г., М.Х., И. Б.]; урочище Водопой, исток р. Су-Ат, Симферопольский район, N 44.85, E 34.47, 4♀♀, 2♂♂, 02.06.2018 [О.К., И.Б.]; Бабуган-Яйла, перевал Дипло, Алуштинский городской округ, N 44.65, E 34.32, 2♀♀, 09.08.2018 [О.К.]; Тырке-Яйла, окр.

с. Генеральское, Алуштинский городской округ, N 44.81, E 34.41, 1♂, 04.06.2018 [О.К.]; Чатырдагская яйла над каньоном р. Кизгич, окр. с. Перевальное, Симферопольский район, N 44.81, E 34.3, 1♀, 11.08.2018 [О.К.].

«*L. a. exigua* × *L. a. tauridica*». Окр. с. Тополевка, Белогорский район, N 45.02, E 34.87, 2♀♀, 06.06.2009 [О.К.], 1♀, 03.09.2016 [О.К.]; хребет Туар-Алан, окр. пос. Щебетовка, Феодосийский городской округ, N 44.96, E 35.08, 3♀♀, 3♂♂, 06.06.2009 [О.К., Е.С.], 29.04.2017, 2 juv. [О.К.]; гора Большой Агармыш, окр. г. Старый Крым, Кировский район, N 45.04, E 35.06, 7♀♀, 8♂♂, 16–17.06.2009 [О.К., Е.С.], 1♂, 17.04.2017 [О.К.], 1♀, 4♂♂, 05.06.2017 [О.К.]; окр. с. Грушевка, Судакский городской округ, N 45.04, E 34.96, 1♀, 2♂♂, 07.06.2017 [О.К.]; гора Бор-Кая, окр. с. Курское, Белогорский район, N 45.05, E 34.92, 6♀♀, 7♂♂, 17–19.06.2009 [О.К., Е.С.]; гора Френк-Мезер, окр. с. Краснокаменка, Судакский городской округ, N 44.96, E 35.06, 2♀♀, 17.06.2017 [О.К., И.Б.]; долина р. Кучук-Карасу близ с. Мичуринское, Белогорский район, N 45.04, E 34.76, 2♀♀, 21.06.2017 [О.К., И.Б.]; окр. с. Опытное, Белогорский район, N 45.01, E 34.9, 1♀, 2♂♂, 07.09.2017 [О.К., Р.Г., М.Х., И.Б.]; окр. с. Черемисовка, Белогорский район, N 45.03, E 34.73, 1♀, 1 juv., 07.09.2017 [О.К., Р.Г., М.Х., И.Б.]; гора Малый Агармыш, окр. с. Холодовка, Судакский городской округ, N 45.05, E 35.01, 1♀, 1 juv., 09.09.2017 [О.К., Р.Г., М.Х., И.Б.]; гора Кубалач в окр. с. Некрасово, Белогорский район, N 45.09, E 34.76, 1♀, 09.09.2017 [О.К., Р.Г., М.Х., И.Б.]; окр. с. Межгорье, Белогорский район, N 44.99, E 34.4, 1♀, 1 juv., 07.09.2017 [О.К., Р.Г., М.Х., И.Б.].

Ящерицы были изучены по 9 меристическим признакам, характеризующим особенности фolidоза и расцветки тела (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976; Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005a; Песков и др. [Peskov et al.] 2011). Названия морф (аббераций), выделяемых у *L. agilis* по комплексу признаков окраски и рисунка верхней стороны тела, приводятся по Т.И. Котенко и Е.Ю. Свириденко ([Kotenko and Sviridenko] 2010). Многие характеристики фolidоза остались за рамками анализа ввиду принадлежности *L. a. exigua* и *L. a. tauridica* к «восточной» группе подвидов, характеризующихся высоким уровнем сходства внешней морфологии (Kalyabina et al. 2001; Ка-

лябина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Ananjeva] 2004). При межгрупповом сравнении использованы характеристики: *Coll.* – количество чешуй воротника; *Gul.* – горловых чешуй; *P. fem.* – бедренных пор; *Vent.* – полных поперечных рядов брюшных щитков; *Sq.* – количество чешуй по средней линии тела; *Lor.* – сумма задненосовых и переднескуловых щитков; *Caud.* – чешуй в тринадцатом от клоаки кольце чешуй неповрежденного хвоста; *D. l. p.* – количество подпальцевых пластин на четвертом пальце задней конечности; *SQP* – количество спинных чешуй между париетальными линиями по середине тела (в том числе у особей, принадлежащих к морфам *viridinota* и *erythronota*). Значения *P. fem.*, *Lor.*, *D. l. p.* указаны для правой стороны тела. Использованный набор признаков достаточен для целей анализа позиций выборок по отношению друг к другу в пространстве компонент при дискриминантном анализе. Поскольку у *L. agilis* проявляется половой диморфизм по количественным характеристикам фolidоза (Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005a; Симонов [Simonov] 2008), блоки данных для самок и самцов обрабатывали отдельно. При проведении дискриминантного анализа анализировали группы самцов, самок, а также особей обоих полов, взятых совокупно. Основанием для этого послужило сравнительно слабое проявление половых морфологических отличий на фоне межпопуляционных и внутривидовых (Песков и др. [Peskov et al.] 2011, С. 547).

Для каждого признака рассчитывали базовые статистические параметры. Комплексное сравнение выборок при помощи дискриминантного канонического анализа производили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0 (www.statsoft.ru).

Физико-географическая характеристика региона и геохронология

Сведения о физико-географическом районировании и климате Крымского полуострова (площадь – около 27000 км²) даны по П.Д. Подгородецкому ([Podgorodetskiy] 1988) и В.И. Ведю ([Ved'] 2000). Пункты сбора материала группировали по четырем основным ландшафтным областям. Равнинный (Степной) Крым включает Присивашье, Западное побережье до границы

Сакского и Симферопольского районов на юге и Керченский полуостров. Под Предгорьем подразумевается район в пределах Внутренней (мел-палеогеновой) и Внешней (неогеновой) куэстовых гряд – вплоть до долины р. Западный Булганак и северной границы Белогорского района. Главная (юрская) гряда на севере ограничена Южной продольной депрессией, в то время как ее естественными пределами на юге являются бровка яйлы и горные перевалы. Под Южным берегом Крыма мы понимаем южный макросклон Главной гряды и гористое побережье между городами Балаклава и Феодосия.

Общие стратиграфические разделы плейстоцена и их хронология приводятся согласно Ф. Гиббарду и К.М. Когену (Gibbard and Cohen 2008), неоплейстоцена – по Н.С. Болиховской и А.Н. Молодкову ([Bolikhovskaya and Molod'kov] 2009). Сведения о периодизации и палеогеографических обстановках позднего неоплейстоцена и голоцена почерпнуты из монографии А.К. Марковой и др. (Markova et al. 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генетическая изменчивость

Среди 73 исследованных последовательностей гена *cyt b* (1143 п.н.) обоих обитающих в Крыму подвидов прыткой ящерицы обнаружено 42 гаплотипа (Табл. 3; Рис. 3). Выявлено 70 переменных позиций (6.1% от общей длины фрагмента), из них 47 парсимони-информативных (4.1%). Соотношение транзиций к трансверсиям составило 13.3. Нуклеотидный состав участка на L-цепи смещен в сторону уменьшения доли гуанина (А – 27.6, Т – 31.8, С – 28.6, G – 12.0%). Средняя величина некорректированных генетических дистанций (*p*-distance) в выборке составила $1.6 \pm 0.7\%$, максимальная – 3.3%.

Различия между подвидами *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* составили $2.8 \pm 0.4\%$. Полученное значение примерно соответствует уровню отличий подвидов «западной» группы – *L. a. chersonensis* и *L. a. agilis* – $3.0 \pm 0.5\%$. При сравнении представителей «восточной» и «западной» групп подвидов генетическая дистанция в парах *L. a. tauridica* / *L. a. chersonensis* и *L. a. tauridica* / *L. a. agilis* равнялась $5.8 \pm 0.6\%$, между *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis* – $5.5 \pm 0.6\%$, между *L. a. exigua* и *L. a. agilis* – $5.9 \pm 0.7\%$. При этом средняя дис-

танция внутри подвида *L. a. tauridica* ($0.6 \pm 0.1\%$) превышает таковую внутри *L. a. exigua* в 3 раза ($0.2 \pm 0.1\%$).

Показатели генетического разнообразия *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* приведены в Табл. 3. У обоих подвидов наблюдается высокий и статистически не различающийся уровень гаплотипического разнообразия. Значения остальных показателей генетической изменчивости в 1.9–2.8 раз выше у *L. a. tauridica*. При этом нуклеотидное разнообразие у последней достоверно выше, чем у *L. a. exigua* ($p < 0.0001$). Достоверные негативные значения *F_s*-теста у обоих подвидов свидетельствуют в пользу экспансивного характера роста численности популяции и возможного расширения ареала.

Оба подвида *L. agilis* в Крыму демонстрируют определенный уровень генетической гетерогенности, степень ее у *L. a. exigua* и *L. a. tauridica* различна. Если внутри восточного подвида генетическая неоднородность прослеживается слабо, то для популяции горнокрымского эндемика, напротив, характерно наличие структурированности, подразделение на субклады (Рис. 4). Внутри *L. a. exigua* обособлена субклада, включающая образцы из Присивашья, долины р. Салгир и с Акмонайского перешейка Керченского полуострова. Две другие подержанные субклады, содержащие образцы из Крыма, охватывают популяции из большинства природных зон, включая горно-лесную часть, район г. Феодосия и Западное (Евпаторийское) побережье. В целом образцы *L. a. exigua* формируют общность со слабо выраженной структурой, что может свидетельствовать о быстрых темпах колонизации в послеледниковое время обширных территорий: от Крыма и Кавказа до Казахстана и Сибири (Kalyabina-Hauf et al. 2001; Калябина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Ananjeva] 2004). Аналогичный вывод был сделан и в отношении некоторых широкоареальных подвидов «западной» группы (Godinho et al. 2005). На быстрое расселение *L. a. exigua* в различных направлениях на территории Крыма указывает и характерная звездообразная структура сети гаплотипов (Рис. 5).

Внутри горнокрымского подвида выделяются три субклады (Рис. 4). Первая включает образцы с большей части территории Горного Крыма, включая яйлы Ай-Петринскую, Чатыр-

	* * * * *	* * * * *	** * * *	**
7-016t=5t=2F	CGATTTCATGCACCGCTCCTAGCTACCACTAACTCGTTTCGTGTGCGGCTGCCAGATAGCATCCAAGCAA			
11t=16t=K19t=3t=S54tG.....			
14_2018A.....			
4-FA.....			
14t=S9tG.....			
K-61tG.....T.....			
12_2018G.....C.....			
S171t=S186tG.....T.....A.....			
8-016t=10tC.G.....T.....G.....			
1tC.G.....T.....C.....			
K-77t=K2t=K13t=K16t=S242C.C.G.....T.....C.C.....A.....			
S36tC.C.G.....T.....C.C.....A.....			
K121tA.C.C.G.....T.....C.C.....A.....			
K12tC.C.G.....T.....C.C.....G.....			
K-57tC.C.G.....GT.....C.C.....A.A.....			
K-64tC.C.G.....GT.....C.C.....T.....T.....			
K14t=K41tC.C.G.....GT.....C.C.....A.....			
K36tC.C.G.....GT.....CT.C.....A.....			
K-53tRC.C.G.....GT.....C.C.....A.A.....			
K-47t=K50t=S35t=S141t=1-2018C.C.G.....TT.....C.C.....T.....A.....			
S173tC.C.GC.....TT.....C.C.....T.....C.....A.....			
2-2018C.C.G.....TT.....C.C.....A.....			
3-FC.C.G.....TTA.C.C.....T.....A.....			
S59eC.TC.....T.....TA.C.T.....C.....C.A.C.....C.....AA.....			
S153eC.TC.....T.....TA.C.T.....TC.....C.....C.A.C.....C.....AA.....			
S70e=S84eC.TC.....T.....TA.C.T.....CG.....C.....C.A.C.....C.....AA.....			
S117eC.TC.....T.....TA.C.T.....G.....CG.....C.....C.A.C.....C.....AA.....			
S128e=S126eC.TC.....T.....TA.C.T.....CG.....C.....C.....C.....AA.....			
17eC.TC.....T.....TA.C.T.....CG.....C.....C.....C.....AA.....			
S93eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....C.A.C.....C.....AA.....			
K-76e=K3e=K8e=S140eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....CC.....C.....AA.....			
15eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....CC.....C.....TAA.....			
S25eG.C.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....C.....C.....AA.....			
S95eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....C.....C.....AA.....			
S131e	T.....C.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....C.....C.....AA.....			
S144eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....C.....C.....AA.....			
K-71eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....G.....C.....C.....AA.....			
S119eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....G.....C.....C.....AA.....			
K-78eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....G.....C.....C.....AA.....			
K-69e=1Le=K42eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....G.....C.....C.....AA.....			
K28eC.TC.....AT.....TA.C.T.....TCG.....G.....C.....C.....AA.....			
13e=K1e=S79e=S120e=C.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....C.....C.....AA.....			
S135e=S146e=S17eC.TC.....T.....TA.C.T.....TCG.....C.....C.....C.....AA.....			
	6111112222333333444455555566666667777777888888999999111111111111			
	6011670345900135660478145578800133568012334571123782338890000011111111			
	547871133767214045177605663869549101531034016957028391792244690123344			
	0314521984703			

Рис. 3. Гаплотипы цитохрома *b* в исследованных популяциях *Lacerta agilis* из Крыма. Приведены только варибельные позиции, нумерация которых соответствует полной структуре. Идентичные нуклеотиды отмечены точками. Слева указаны индивидуальные коды тканевых проб; знаком «*» обозначены маркерные замены; знак «=» между кодами означает полную идентичность нуклеотидных последовательностей.

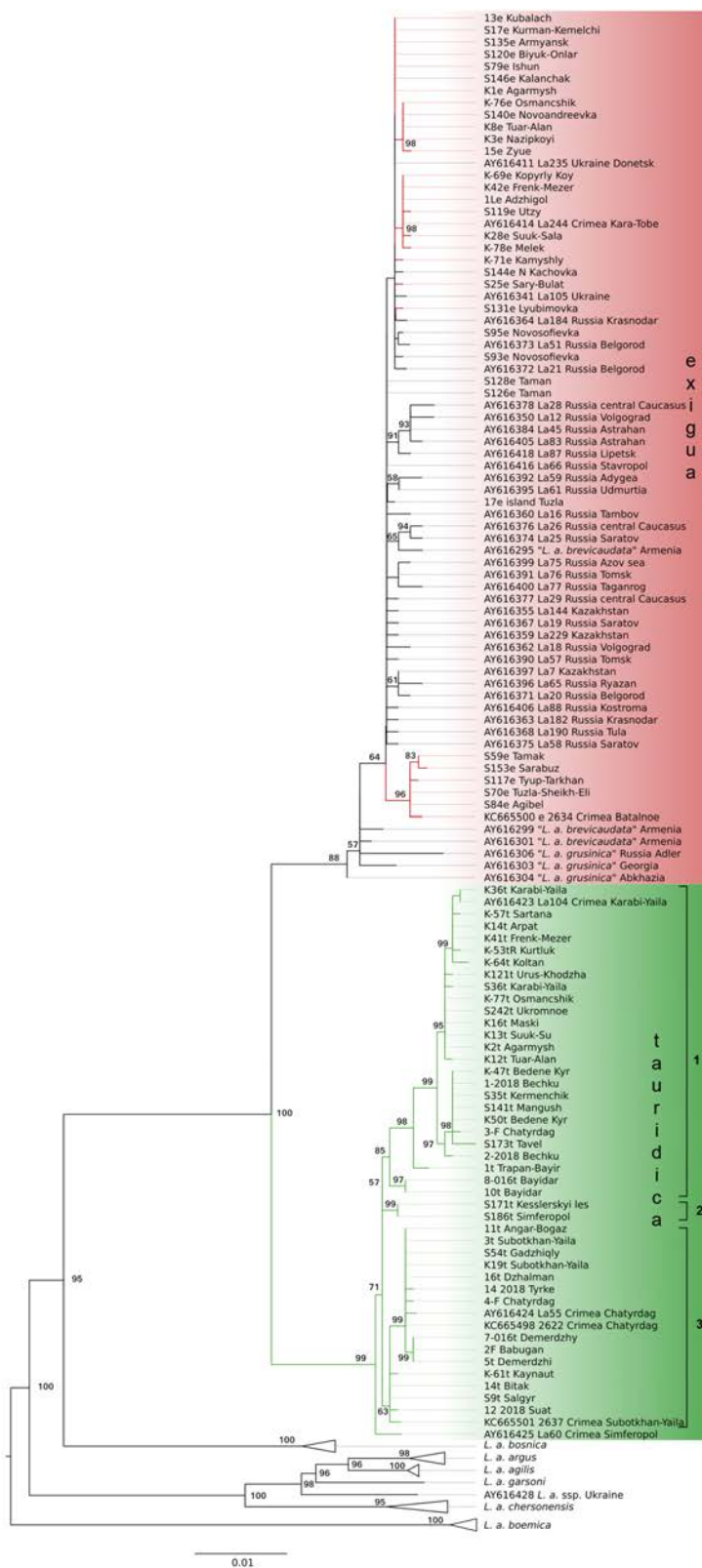
Fig. 3. Cytochrome *b* haplotypes in studied *Lacerta agilis* populations from the Crimea. Only variable positions are represented with the numbering corresponding to full structure. Identical nucleotides are marked with dots. On the left are individual tissue sample codes; «*» indicates marker substitutions; «=» between the codes means the complete identity of the nucleotide sequences.

дагскую и Караби. Ящерицы данной общности, в свою очередь, демонстрируют генетическую дифференциацию в соответствии с орографическими особенностями региона. Обособленное положение в этой субкладе занимает образец с хребта Трапан-Баир (северо-западного отрога Ай-Петринской яйлы) и 2 образца из ло-

калитета на крайнем юге Байдарской долины. Вторая субклада *L. a. tauridica* представлена двумя образцами с идентичными гаплотипами из г. Симферополь и его ближайших окрестностей (урочище Кесслерский Лес). Третья объединяет образцы с центральных, восточных и, частично, западных нагорий (Суботхан-Яйла,

Рис. 4. Дендрограмма филогенетических отношений прятких ящериц (*Lacerta agilis*) по результатам анализа последовательности гена цитохрома *b* мтДНК методом максимального правдоподобия (ML). Приведены бутстреп-поддержки выше 50 %. *Условные обозначения:* *L. a. tauridica* – поле зеленого цвета; *L. a. exigua* и близкородственные ей формы (*L. a. grusinica* и *L. a. brevicaudata*) – поле розового цвета. Красным цветом выделены ветви *L. a. exigua*, соответствующие образцам из Крыма. Номера субклад *L. a. tauridica* указаны в правой части рисунка и соответствуют таковым на Рис. 5.

Fig. 4. Dendrogram of sand lizards (*Lacerta agilis*) phylogenetic relationships based on cytochrome *b* gene sequencing using the maximum likelihood method (ML). Bootstrap support values above 50% are shown. *Indications:* *L. a. tauridica* – green field; *L. a. exigua* and closely related forms (*L. a. grusinica* and *L. a. brevicaudata*) – pink field. Branches of *L. a. exigua* corresponding to the Crimean samples marked red. *L. a. tauridica* subclades numbers are indicated on the right side of the figure and correspond to those in Fig. 5.



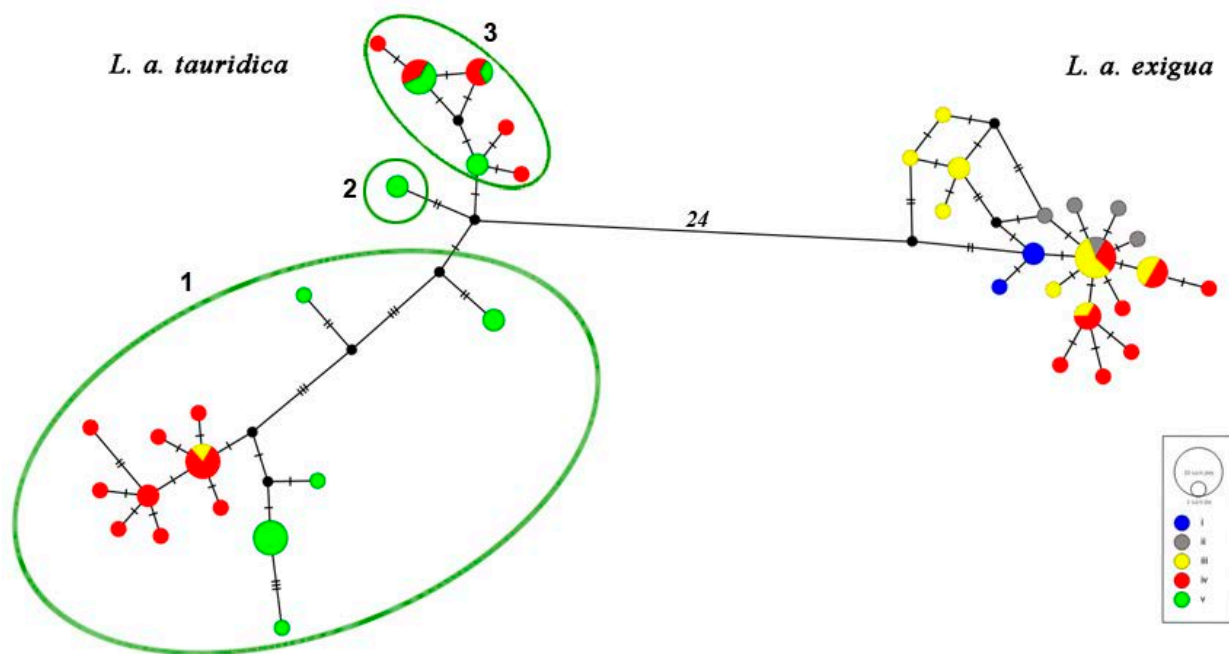


Рис. 5. Сеть гаплотипов цитохрома *b* мт ДНК *Lacerta agilis* Крыма и прилежащих территорий. Количество поперечных штрихов на ветвях равно числу нуклеотидных замен. Количество замен между подвидами выделено курсивом. Размеры пунсонов пропорциональны размерам выборки из локалитета: наименьший эквивалентен 1 экз. *Условные обозначения:* *I* – Кавказ (синий), *II* – Украина (серый); *III* – Равнинный Крым (желтый); *IV* – восточная часть Горного Крыма (красный); *V* – западная часть Горного Крыма (зеленый); черные пунсоны соответствуют отсутствующим гаплотипам. Условная линия раздела между западной и восточной частями Горного Крыма проходит через гг. Симферополь и Алушта. Арабскими цифрами обозначены субклады *L. a. tauridica*.

Fig. 5. Cytochrome *b* mt DNA haplotype network in *Lacerta agilis* from the Crimea and adjacent territories. The number of transverse strokes on the branches corresponds to the number of nucleotide substitutions. The number of substitutions between the subspecies is in italics. Circle sizes is proportional to the sample number from locality: the smallest is equivalent to one specimen. *Indications:* *I* – Caucasus (blue), *II* – Ukraine (gray); *III* – Plain Crimea (yellow); *IV* – eastern part of the Mountain Crimea (red); *V* – western part of the Mountain Crimea (green); black circles correspond to missing haplotypes. The conditional separating line between the western and eastern parts of the Mountain Crimea traverses the Simferopol and Alushta cities. Arabic numerals indicate *L. a. tauridica* subclades.

Тырке, Демерджи-Яйла, Чатырдаг, Бабуган-Яйла), а также из окрестностей г. Симферополь. Сеть гаплотипов поддерживает разделение *L. a. tauridica* на указанные выше три субклады (Рис. 5). Попытка соотнести субклады с определенным типом экологических предпочтений популяций ящериц бесперспективна, поскольку каждая из двух крупных субклад охватывает популяции, обитающие в лесном среднегорье или низкогорье, горно-луговом или горно-степном высокогорье и в сильно остепненном куэстовом предгорье. Интересно, что образцы, собранные на небольшом (1–2 км) удалении друг от друга на северных склонах Чатырдага, принадлежали к различным субкладам, что говорит о сложности и разнонаправленности колонизационного процесса. Обособленная позиция в кладе

L. a. tauridica принадлежит образцу La60 с юго-восточной окраины г. Симферополь (Рис. 4).

Распространение гаплогрупп в Крыму

Анализ географического распространения на Крымском полуострове гаплогрупп («митохондриальных линий»), соответствующих подвидам *L. agilis*, показывает, что ареалы восточного и горнокрымского подвигов граничат вдоль 45-й параллели (Рис. 1). Основная масса находок представителей гаплогруппы «*tauridica*» приурочена к горной части Крыма, включая северную часть Внешней предгорной гряды, расположенную на границе с равниной. Выявляемая по молекулярным данным область распространения *L. a. tauridica* протянулась от

Таблица 3. Генетическое разнообразие в выборках двух обитающих в Крыму подвидов *Lacerta agilis*: n – объем выборки; H – число гаплотипов; h – разнообразие гаплотипов; π – разнообразие нуклеотидов (на сайт); S – общее число полиморфных позиций; η – общее число мутаций; K – среднее количество нуклеотидных замен, Fu's F_s – значение F_s -теста.

Table 3. Genetic diversity in the samples of two *Lacerta agilis* subspecies from the Crimea: n – sample size; H – number of haplotypes; h – haplotype diversity; π – nucleotide diversity (per site); S – total number of polymorphic positions; η – total number of mutations; K – average number of nucleotide substitutions; Fu's F_s is the F_s test value.

Подвид (Subspecies)	n	H	$h \pm SD$	$\pi \pm SD$	S/η	K	Fu's F_s
<i>L. a. tauridica</i>	41	23	0.955 \pm 0.016	0.0065 \pm 0.0003	35/36	7.41	-6.21
<i>L. a. exigua</i>	32	19	0.935 \pm 0.029	0.0023 \pm 0.0003	18/18	2.61	-14.23
Вместе (In total)	73	42	0.974 \pm 0.008	0.0164 \pm 0.0004	70/72	18.69	-

крайнего юго-запада Главной гряды (юг Байдарской долины) до лесистого среднегорного района между Старым Крымом и Карадагом. В горах этот подвид прослежен до 1500 м над ур. м. (Щербак [Szczerbak] 1966), а нижняя граница его распространения в предгорье проходит по высотам около 200 м над ур. м., изредка спускаясь до 100–150 м над ур. м. (локалитет «Сарабуз») и даже до 20–50 м над ур. м. («Николаевка»). В Алуштинской долине близ перевала Ангар-Богаз (Южный берег) *L. a. tauridica* обитает на высотах не ниже 150 м над ур. м., проникая в «приморский субтропический пояс» (Котенко [Kotenko] 2005, С. 26).

Представители гаплогруппы «*exigua*» в распространении не ограничены равнинно-степной частью полуострова и найдены также на северном макросклоне Крымских гор и крайнем юго-востоке Главной гряды, где в районе невысоких перевалов переходят в южнобережную субсредиземноморскую лесную зону. Максимальная высота обнаружения подвида *L. a. exigua*, идентифицируемого по молекулярным данным, составила порядка 670 м н. у. м. (на горе Большой Агармыш и хребте Туар-Алан), минимальная на южном макросклоне (долина реки Аджибей, территория г. Судак) – около 220–250 м н. у. м. (Табл. 1, 2; Рис. 1).

Важным результатом исследования является обнаружение обширных зон сосуществования представителей гаплогрупп «*tauridica*» и «*exigua*» на севере и востоке предгорья и крайнем юго-востоке Главной гряды. Здесь выявлены поселения ящериц, где в пределах одного биотопа встречаются представители обеих гаплогрупп. Это может расцениваться как свидетельство совмещения областей рас-

пространения горнокрымского и восточного подвидов. Протяженность линии соприкосновения ареалов *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* достигает порядка 100 км. Для предгорных популяций *L. agilis* представляется возможным выделить 6 зон сосуществования гаплогрупп (Табл. 4). Границы зон предполагаемой гибридизации подвидов очерчены предварительно, с учетом орографических и гидрографических особенностей местностей. Самая восточная (и одновременно самая южная) зона контакта приурочена к среднегорному району Главной гряды между городами Старый Крым и Судак; вторая – к юрскому массиву Агармыш севернее г. Старый Крым; третья – к участку Внутренней предгорной гряды между горой Кубалач и долиной р. Мокрый Индол; четвертая – к долине р. Кучук-Карасу к юго-западу от горы Кубалач; пятая – к небольшому участку Внутреннего межгрядового понижения в среднем течении р. Бурульча; шестая – к долине реки Салгир севернее г. Симферополь (Внешняя гряда).

В целом вдоль южного края Внутренней предгорной гряды и на крайнем востоке Главной гряды преобладают гаплотипы «*exigua*» – 59% ($n = 44$); соотношение гаплогрупп в различных популяциях варьирует, и заметна тенденция к увеличению доли особей с гаплотипами «*tauridica*» в западном направлении. Иными словами, степень влияния *L. a. exigua* в популяциях возрастает в направлении с запада на восток и с юга на север. Зоны совместного нахождения гаплогрупп севернее городов Симферополь (Табл. 4, район VII) и Старый Крым (район III) характеризуются доминированием гаплотипов «*exigua*», то же отмечено для крайнего юго-востока Горного Крыма (II). В районе предгорного

Таблица 4. Районы предполагаемой гибридизации подвидов *Lacerta agilis* в Крыму и на юге Украины.
Table 4. Areas of supposed hybridization of *Lacerta agilis* subspecies in the Crimea and Southern Ukraine.

No.	Район предполагаемой гибридизации (локалитет) (Area of the alleged hybridization (locality))	n	Количество экземпляров подвида, n (%) (Number of subspecies specimens, n (%))			Высота над ур. м, м (Altitude, m a. s. l.)	Площадь района, (км ²) (Area, sq. km)
			<i>exigua</i>	<i>tauridica</i>	<i>chersonensis</i>		
I	Новософиевка Novosofievka	8	3 (38)	–	5 (62)	20	нет данных
II	Судак Sudak	12	8 (67)	4 (33)	–	220–665	4 × 1,5 (6)
1.	Туар-Алан Tuar-Alan	6	4	2	–	550–665	
2.	Френк-Мезер Frenk-Mezer	6	4	2	–	220–665	
III	Агармыш Agarmysh	9	7 (78)	2 (22)	–	250–670	6 × 5 (30)
1.	Агармыш Agarmysh	7	6	1	–	470–670	
2.	Османчик Osmancshik	2	1	1	–	250	
IV	Восточный Кубалач Eastern Kubalach	14	7 (50)	7 (50)	–	200–310	5 × 5 (25)
1.	Суук-Сала и Индол Suuk-Sala and Indol	7	2	5	–	200–260	
2.	Камышлы и Топлы Kamyshly and Toply	7	5	2	–	360–310	
V	Западный Кубалач Western Kubalach	6	3 (50)	3 (50)	–	250–325	5 × 1 (5)
1.	Копырлы-Кой Korygly-Koyi	3	1	2	–	300–310	
2.	Катырша-Сарай Katyrysha-Sarayi	3	2	1	–	250–325	
VI	Кайнаут Kainaut	3	1 (33)	2 (67)	–	360–380	1 × 1 (1)
VII	Сарабуз Sarabuz	9	7 (78)	2 (22)	–	100–150	нет данных no data

массива Кубалач (районы IV, V) частоты гаплогрупп уравниваются друг друга (50:50), а в небольшой выборке из локалитета «Кайнаут» (район VI) гаплотип «*exigua*» найден лишь у одного экземпляра из трех исследованных. За пределами Крыма существование области гибридизации подвидов «восточной» (*L. a. exigua*) и «западной» (*L. a. chersonensis*) групп (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976) подтверждено для левобережья Днепра на юге Херсонской области Украины (Табл. 4, район I; Рис. 1).

Анализ ареалов подвидов *L. agilis* в Крыму

В процессе наших исследований ареал прыткой ящерицы в Крыму был существенно

уточнен (Котенко [Kotenko] 2005; Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005b; Кукушкин [Kukushkin] 2008, 2013a; Котенко и Кукушкин [Kotenko and Kukushkin] 2010; Kukushkin et al. 2019). За редким исключением, *L. agilis* отсутствует на Южном берегу Крыма. Немногочисленные популяции выявлены нами в Алуштинской долине в районе Ангарского перевала и некоторых лесистых местностях близ г. Судак, где отсутствует четкое подразделение Главной гряды на северный и южный макросклоны. Помимо находок в указанных районах, *L. agilis* была однажды обнаружена на южном склоне Караби-Яйлы в районе источника Нефан-Узень, 680 м над ур. м.; 19.07.2011, Leg. О.В. Кукушкин и А.А. Надольный (коллекция

МП ХНУ). Не встречается *L. agilis* и в субсредиземноморских ландшафтах предгорья к западу от линии г. Бахчисарай – с. Баштановка – с. Куйбышево – с. Терновка – с. Передовое; на Ай-Петринской яйле не проникает западнее перевала Шайтан-Мердвен (над пос. Кастрополь). Крайне редка и малочисленна прыткая ящерица в Байдарской долине, в северо-западном предгорье в долинах рек Западный Булганак и Альма, на юго-востоке и в центральных районах Керченского полуострова. В Степном Крыму не выявлена на Тарханкутском полуострове и азовском побережье Керченского полуострова. Таким образом, значительные части горно-лесного и равнинно-степного Крыма не заселены прыткой ящерицей. Современное распространение *L. agilis* в Крыму, несомненно, определяется климатическими факторами (Кукушкин и Доронин [Kukushkin and Doronin] 2015a, 2015b), а не недостатком времени для колонизации всей территории полуострова, как это ранее предполагалось (Щербак [Szczerbak 1966]).

Судя по количеству занятых биотопов и плотности популяций, оптимальной зоной для восточного подвида *L. agilis* является Крымское Присивашье, для горнокрымского – среднегорье северного макросклона Главной гряды до высот 1100–1200 м над ур. м. Ядро ареала первого лежит в области типичных суббореальных семиаридных ландшафтов, второго – бореально-суббореальных семигумидных и гумидных зональных ландшафтов (см. Михайлов [Mikhailov] 2010). В то же время моделирование вероятных областей распространения подвидов прыткой ящерицы с использованием программы MaxEnt показывает, что потенциальные ареалы *L. a. exigua* и *L. a. tauridica* до определенной степени накладываются друг на друга в северной, восточной и юго-восточной частях Горного Крыма (Рис. 6А, В). Это означает, что здесь имеются в настоящее время (либо имелись в недалеком прошлом) благоприятные условия для контакта форм. Именно в этих низкогорных районах нами было зарегистрировано совместное обитание представителей гаплогрупп «*tauridica*» и «*exigua*».

Современное распространение *L. a. tauridica* (Табл. 5; Рис. 6А) определяется осадками наиболее сухого сезона (вклад 36%), средней температурой наиболее влажного сезона (29.7%)

и годовым размахом температур (27.4%). Суммарный вклад этих факторов в формирование ареала достигает 93.1%. Непосредственные наблюдения в природе и трактовка данных о распространении подвида с учетом климатических особенностей местности позволяют охарактеризовать *L. a. tauridica* как мезофильную термотолерантную форму, для которой важны высокий уровень летних осадков, умеренно холодная зима с выраженным снежным покровом и сравнительно небольшая амплитуда годовой температуры, характерная для нагорья с его умеренно холодной зимой и прохладным летом. В распространении *L. a. exigua* ведущим является вклад следующих факторов: годового размаха температур (36.5%), сезонности осадков (31.1%) и количества осадков наиболее жаркого сезона (10.1%) (в сумме – 77.7%) (Табл. 5; Рис. 6В). Восточная прыткая ящерица может быть охарактеризована как адаптированная к континентальному климату ксеромезофильная термотолерантная форма, для которой важны большая годовая амплитуда температур (холодная зима и жаркое лето), низкие температуры гибернации и характерный для континентального климата летний максимум осадков. Вклад высоты над уровнем моря в формирование ареалов подвидов *L. agilis* оказался несущественным. При анализе распространения обоих подвидов, взятых совокупно, получена картина, отличающаяся от фактической (Рис. 6С). Например, Тарханкутский полуостров оказался в зоне очень высокой и высокой вероятностей обитания вида, хотя нашими исследованиями его присутствие в этом регионе (см. Щербак [Szczerbak] 1966, С. 104, рис. 32) не установлено. Количественные оценки степени влияния различных факторов следующие: вклад годового размаха температур составляет 41.8%, температурной сезонности – 12.5%, средней температуры наиболее сухого сезона – 11.7% (в сумме 66%).

Для сравнения укажем, что, например, крымская ящерица, *Podarcis tauricus* (Pallas, 1814) демонстрирует иной паттерн вкладов: годовой размах температур – 56%, сезонность осадков – 18%, температурная сезонность – 10% (в совокупности 84%; по 484 локалитетам в Крыму). Этот ксерофильный и термофильный вид лацертид восточнобалканского происхождения, достигающий на юге Украины и в

Таблица 5. Вклад биоклиматических параметров в построение карт наиболее вероятных областей распространения *Lacerta agilis* Крымского полуострова, % (полужирным шрифтом выделены значения ведущих параметров, вклад которых превышает 10%).

Table 5. Contribution of bioclimatic parameters to the mapping of the most probable areas of *Lacerta agilis* distribution at the Crimean peninsula, % (the values of the leading parameters with the contribution exceeding 10% are marked bold).

Биоклиматический параметр (Bioclimatic variables)	Аббревиатура (Abbreviation)	<i>L. a. tauridica</i> <i>n</i> = 160	<i>L. a. exigua</i> <i>n</i> = 183	Оба подвида <i>n</i> = 343 (Both subspecies)
Среднегодовая температура (× 10, °C) Annual mean temperature (× 10, °C)	BIO 1	0	0	0.3
Среднесуточная амплитуда температур (среднее для месяца, Min – max) Temperature mean diurnal range (monthly average, Min – max)	BIO 2	1.7	1.1	4.8
Изотермичность (BIO 2/BIO 7) (× 100) Isothermality (BIO 2/ BIO 7) (× 100)	BIO 3	0.1	0.1	5.5
Температурная сезонность (SD × 100) Temperature seasonality (standard deviation × 100)	BIO 4	3.4	4.0	12.5
Максимальная температура наиболее жаркого месяца (× 10, °C) Maximum temperature of warmest month (× 10, °C)	BIO 5	0	0.9	0
Минимальная температура самого холодного месяца (× 10, °C) Minimum temperature of coldest month (× 10, °C)	BIO 6	0.2	7.2	0
Годовой размах температур (BIO 5-BIO 6) (× 10, °C) Temperature annual range (BIO 5-BIO 6) (× 10, °C)	BIO 7	27.4	36.5	41.8
Средняя температура наиболее влажного сезона (× 10, °C) Mean temperature of wettest quarter of the year (× 10, °C)	BIO 8	29.7	0.2	3.5
Средняя температура наиболее сухого сезона (× 10, °C) Mean temperature of driest quarter of the year (× 10, °C)	BIO 9	0.1	0.6	11.7
Средняя температура наиболее жаркого сезона (× 10, °C) Mean temperature of warmest quarter of the year (× 10, °C)	BIO 10	0.3	0	0.4
Средняя температура наиболее холодного сезона (× 10, °C) Mean temperature of coldest quarter of the year (× 10, °C)	BIO 11	0.3	0.5	0.3
Среднегодовые осадки, мм Annual precipitation, mm	BIO 12	0.2	0.4	0.3
Осадки наиболее влажного месяца, мм Precipitation of wettest month, mm	BIO 13	0.1	0.2	0
Осадки наиболее сухого месяца, мм Precipitation of driest month, mm	BIO 14	0.1	0.3	0.1
Сезонность осадков (CV) Precipitation seasonality (coefficient of variation)	BIO 15	0.3	31.1	8.2
Осадки наиболее влажного сезона, мм Precipitation of wettest quarter of the year, mm	BIO 16	0	6.4	0
Осадки наиболее сухого сезона, мм Precipitation of driest quarter of the year, mm	BIO 17	36.0	0	8.1
Осадки наиболее жаркого сезона, мм Precipitation of warmest quarter of the year, mm	BIO 18	0	10.1	2.1
Осадки наиболее холодного сезона, мм Precipitation of coldest quarter of the year, mm	BIO 19	0	0.1	0
Высота, м над ур. м. Elevation, m above sea level	Alt	0.1	0.5	0.4

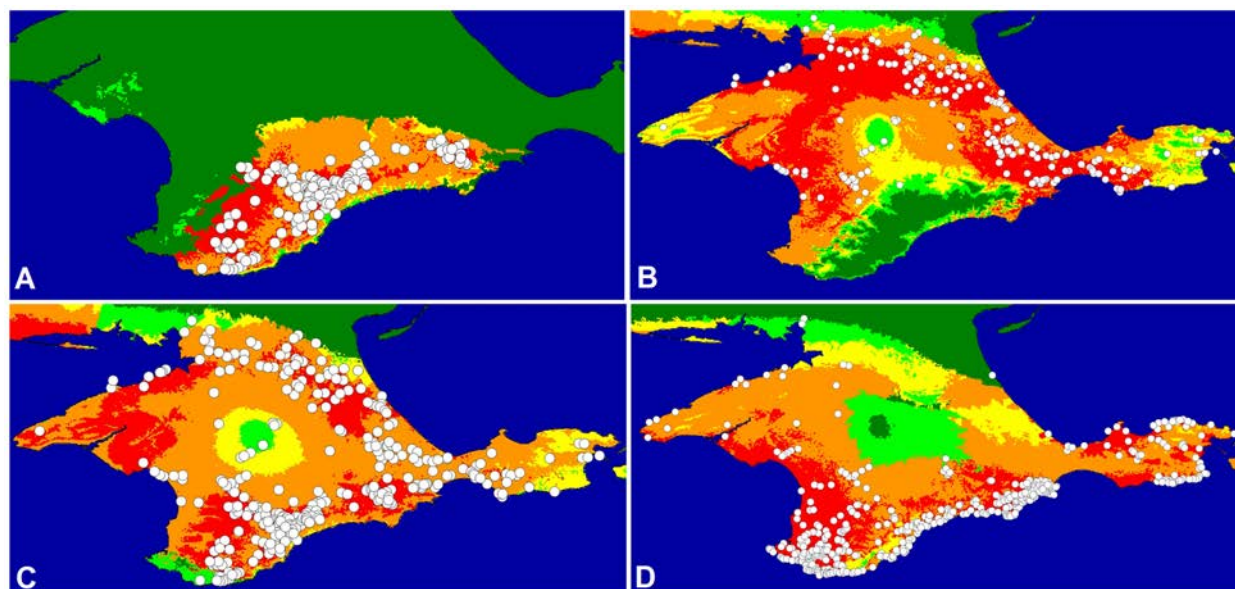


Рис. 6. Карты прогнозируемых областей географического распространения некоторых таксонов настоящих ящериц Крымского полуострова. Области с красной (очень высокая), оранжевой (высокая), желтой (средняя) и светло-зеленой (низкая вероятность) заливкой – предполагаемая подходящая для обитания территория; точки – места находок видов: **A** – *Lacerta agilis tauridica*; **B** – *L. a. exigua*; **C** – крымская популяция *L. agilis* в целом; **D** – *Podarcis tauricus*.

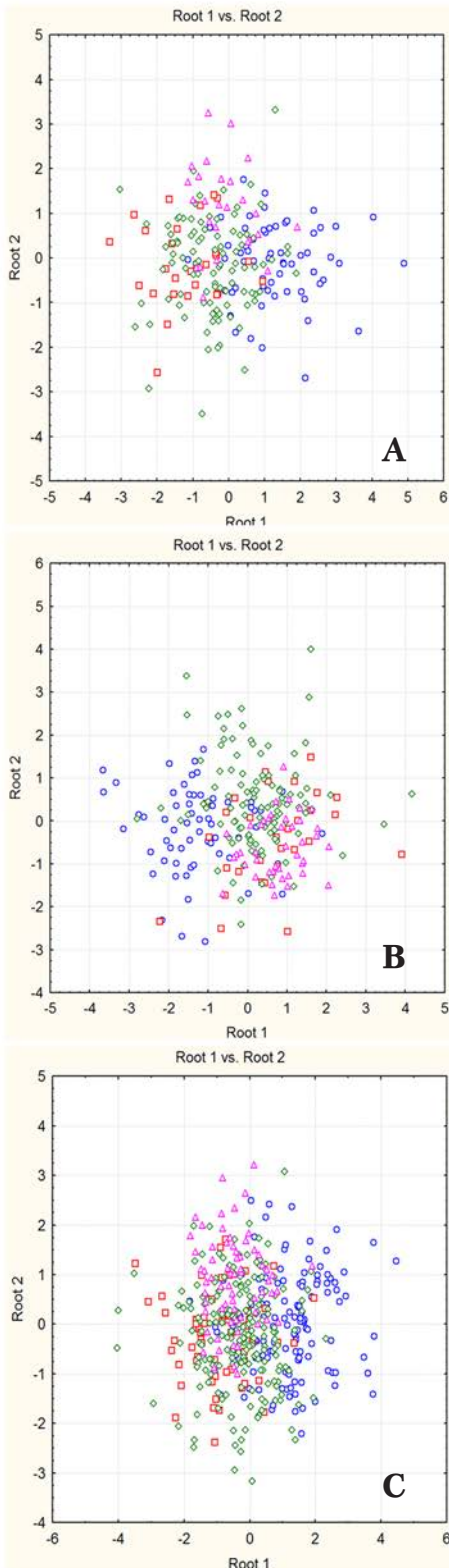
Fig. 6. Maps of the predicted geographical distribution of some taxa of the lacertid lizards at the Crimean peninsula. Areas with red (very high probability), orange (high), yellow (medium), and light green (low) are the intended suitable habitat; dots are the points of species records: **A** – *Lacerta agilis tauridica*; **B** – *L. a. exigua*; **C** – the Crimean population of *L. agilis* in general; **D** – *Podarcis tauricus*.

Крымю северного и восточного предела распространения, тяготеет к теплообеспеченным местностям и, подобно прыткой ящерице, занимает открытые и полуоткрытые биотопы. При этом на большей части территории Крыма *P. tauricus* и *L. agilis* исключают друг друга (Рис. 6С, D). Известны лишь немногочисленные факты их синтопичного обитания (Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005b; Свириденко и Попов [Sviridenko and Popov] 2007; Кукушкин [Kukushkin] 2008; Кукушкин [Kukushkin] 2013а). В Горном Крыму два вида приурочены, как правило, к разным высотным ярусам и лишь изредка обитают синтопично, занимая, соответственно, более влажные (*L. agilis*) или сухие (*P. tauricus*) участки биотопа (Кукушкин [Kukushkin] 2013а; Kukushkin et al. 2019). Известное мнение о вытеснении крупной и агрессивной прыткой ящерицей более мелкого вида *P. tauricus* (Щербак [Szczerbak] 1966) не подтверждается нашими данными. В зонах синтопии (которые всегда являются неширокими – от 20–30 м до 0.5 км) популяции *L. agilis* характеризуются низкой численностью и ма-

лой устойчивостью во времени, что проявляется в значительных годовых колебаниях их плотности или небольших флуктуациях границ ареала (Котенко [Kotenko] 2005; Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005b). Эти наблюдения указывают на существование у *L. agilis* «тонких настроек» в отношении климата местообитаний, которыми лимитируются ее адаптивные возможности.

Морфологическая характеристика и результаты дискриминантного анализа

Морфологическая характеристика *L. agilis* из популяций Крыма и Таманского полуострова представлена в Табл. 6. Минимальные средние значения большинства признаков (*Coll.*, *Gul.*, *P. fem.*, *Sq.*, *Lor.*, *Caud.*) обнаружены в «чистых» популяциях *L. a. tauridica*. Последние характеризуются максимальным значением признака *SQP*, что объясняется высокой встречаемостью особей с иным типом окраски, нежели *exigua typica* (Котенко и Свириденко [Kotenko and Sviridenko] 2010). Более «олиго-



мерные», чем у *L. a. exigua*, состояния большинства меристических признаков фolidоза отмечались для горнокрымских популяций и в предшествующих исследованиях (Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005a; Песков и др. [Peskov et al.] 2011). Аналогичная закономерность (олигомеризация фolidоза в направлении с севера на юг) выявлена также для степной гадюки, *Vipera renardi* (Christoph, 1861), представленной в Крыму субэндемичной «митохондриальной линией», описанной как подвид *V. r. puzanovi* Kukushkin, 2009 (Kukushkin and Zinenko 2006; Кукушкин [Kukushkin] 2009; Байбуз и др. [Baybuz et al.] 2011; Zinenko et al. 2015). Не исключено, что отмеченное у этих видов рептилий сходство тенденций межпопуляционной морфологической изменчивости указывает на определенные адаптивные функции элементов чешуйчатого покрова, которые проявляются сходным образом в филогенетически удаленных группах пресмыкающихся при переходе к обитанию в горах или районах с высокой инсоляцией.

В «смешанных» популяциях *L. agilis* из зон совместного обитания представителей гаплогрупп «*exigua*» и «*tauridica*» средние значения большинства признаков (*Coll.*, *Gul.*, *P. fem.*, *Vent.*) практически не отличаются от найденных у *L. a. exigua* или являются промежуточными между «чистыми» популяциями *L. a. exigua* и *L. a. tauridica* (*Sq.*) (Табл. 6). В то же время средние значения ряда признаков достигают здесь своего максимума (например, *Lor.*) или минимума (*SQP*). Дискриминантный анализ

Рис. 7. Распределение особей *Lacerta agilis* в пространстве первых двух канонических переменных, по результатам дискриминантного анализа по признакам внешней морфологии: **A** – самцы, **B** – самки, **C** – представители обоих полов совокупно. Условные обозначения: синий круг – *L. a. tauridica*, красный квадрат – популяции предположительно гибридного генезиса (*L. a. tauridica* × *L. a. exigua*), зеленый ромб – *L. a. exigua* (популяции Крыма), фиолетовый треугольник – *L. a. exigua* (популяции Таманского полуострова).

Fig. 7. Distribution of *Lacerta agilis* individuals in the space of the first two canonical variables, according to the results of discriminant analysis on the basis of external morphology: **A** – males, **B** – females, **C** – representatives of both sexes cumulatively. Indications: blue circle – *L. a. tauridica*, red square – populations of presumably hybrid origin (*L. a. tauridica* × *L. a. exigua*), green diamond – *L. a. exigua* (populations of the Crimea), purple triangle – *L. a. exigua* (population of the Taman peninsula).

морфологических признаков ящериц обоих полов из «чистых» (эталонных) популяций *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* и «смешанных» популяций, предположительно имеющих гибридный генезис, показал, что по оси первой дискриминантной функции максимальная факторная нагрузка приходится на показатели *Lor.* (Wilks' Lambda = 0.587) и *SQP* (0.580). При анализе выборок самцов максимальная факторная нагрузка ложится на признаки *SQP* (0.544) и *Vent.* (0.516), при анализе самок – *Lor.* (0.542) и *SQP* (0.513). Область рассеивания показателей гибридных популяций во всех группах захватывает области показателей родительских подвидов (Рис. 7А–С). Это иллюстрирует широкую морфологическую изменчивость гибридных особей, которая может быть объяснена интрогрессией и возвратным характером гибридизации. При этом области рассеивания гибридов во всех случаях в большей степени пересекаются с *L. a. exigua*, что согласуется с обнаруженным нами доминированием гаплогруппы «*exigua*» в большинстве низкогорных популяций.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее высказанное предположение о гибридизации *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* (Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005a) подтверждается результатами нашего исследования. Известны факты гибридизации и других форм прыткой ящерицы. Имеются указания на существование обширной зоны гибридизации *L. a. chersonensis* и *L. a. exigua* на равнинных территориях Восточной Европы (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976; Котенко и Тарашук [Kotenko and Taraschuk] 1982; Zinenko et al. 2005; Котенко [Kotenko] 2007). Высказывалось предположение о гибридном происхождении горных (350–800 м над ур. м.) популяций южных Карпат (Iftime and Iftime, 2006; Iftime et al. 2008). Предполагается существование зоны интерградации между *L. a. exigua* и *L. [agilis] boemica* Suchow, 1929 (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976), причем последний из таксонов, вероятно, представляет собой отдельный вид (Andres et al. 2014; Доронин и др. [Doronin et al.] 2018).

При совмещении ареалов подвидов смыкающихся, как правило, формируются широкие зоны контакта (Milto and Zinenko

2005; Zinenko 2004, 2006). Напротив, признаки интрогрессии между видами прослеживаются на ограниченных участках с особыми условиями природной среды (Guiller et al. 2016), хотя узость гибридной зоны может свидетельствовать и о недавнем контакте их ареалов (Ефимов и др. [Yefimov et al.] 2008). Характер пространственного распределения «митохондриальных линий» *L. agilis* в Крыму и узость зоны контакта между ними указывают на недавнюю (голоцен – современность) экспансию восточного подвида. Наблюдаемая картина имеет признаки вторичной интерградации – пространственного схождения ранее географически обособленных популяций либо подвидов (Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2013). Проявляется сходство с ситуацией, описанной для обыкновенной гадюки (*Vipera berus* (Linnaeus, 1758)) Фенноскандии. Для последней установлено существование нескольких небольших зон совместного обитания представителей глубоко дивергировавших центральноевропейской и восточной «линий», заселивших эту территорию разными путями после исчезновения ледникового щита (Carlsson and Tegelström 2002; Ursenbacher et al. 2006).

Обитающие в Крыму подвиды *L. agilis* имеют различные экологические предпочтения, однако спектр последних существенно перекрывается. Несмотря на приуроченность к горно-лесной зоне *L. a. tauridica* не является чисто лесной формой; она тяготеет к полуоткрытым биотопам, хотя населяет и открытые пространства, причем это касается не только холодных горно-луговых и петрофитных степей яйлы, но также и предгорных местностей с жарким климатом (Рис. 8). В некоторых пунктах Белогорского района (урочище Колтан) *L. a. tauridica* найдена в очень сухой степи почти «керченского облика».

В то же время гаплогруппа «*exigua*» в Горном Крыму доминирует не только в холмистых степных и лесостепных местностях вдоль северного края предгорий, но и на некоторых вершинах Главной гряды, окруженных высокоствольным дубово-грабовым лесом, в грабинниковых дубняках и редколесьях можжевельника дельтовидного (*Juniperus deltooides*) на крутых южных склонах со скальными выходами (Рис. 9). Зоны предполагаемой гибридизации подвидов лежат на отметках высот около 100–700 м над ур. м. Не-

Таблица 6. Пределы изменчивости и средние значения некоторых признаков фоллидоза и окраски тела у *Lacerta agilis* Крымского и Таманского полуостровов (для блоков данных, использованных в дискриминантном анализе).

Table 6. Variability limits and average values of some pholidosis and color pattern characteristics in *Lacerta agilis* from the Crimean and Taman peninsulas (for datasets used in the discriminant analysis).

Признаки (Characters)	<i>L. a. exiguа</i> , Таманский полуостров (<i>L. a. exiguа</i> , Taman' Peninsula)		<i>L. a. exiguа</i> , Равнинный Крым (<i>L. a. exiguа</i> , Lowland Crimea)		<i>L. a. exiguа</i> x <i>L. a. tauridica</i> , Горный Крым (<i>L. a. exiguа</i> x <i>L. a. tauridica</i> , Mountain Crimea)		<i>L. a. tauridica</i> , Горный Крым (<i>L. a. tauridica</i> , Mountain Crimea)									
	♀♀ n = 42	♂♂ n = 26	♀♀ n = 111	♂♂ n = 98	♀♀+♂♂ n = 68	♀♀ n = 111	♂♂ n = 98	♀♀ n = 111	♂♂ n = 98	♀♀+♂♂ n = 209	♀♀ n = 30	♂♂ n = 27	♀♀+♂♂ n = 62	♀♀ n = 62	♂♂ n = 61	♀♀+♂♂ n = 132
Coll.	8-12 9.71±0.14	8-12 9.73±0.18	8-13 9.98±0.09	7-12 10.2±0.10	8-12 9.72±0.11	8-13 9.98±0.09	7-12 10.2±0.10	8-11 9.77±0.16	9-12 10.7±0.19	7-13 10.1±0.07	8-11 9.77±0.16	9-12 10.7±0.19	8-12 10.1±0.13	8-11 9.60±0.11	6-11 9.36±0.13	6-11 9.51±0.08
Gul.	15-25 19.6±0.28	15-23 19.4±0.36	15-25 19.4±0.18	15-23 19.0±0.16	15-25 19.5±0.22	15-25 19.4±0.18	15-23 19.0±0.16	16-23 19.4±0.35	16-22 19.2±0.29	15-25 19.2±0.11	16-23 19.4±0.35	16-22 19.2±0.29	16-23 19.5±0.23	15-22 18.0±0.21	15-21 18.1±0.19	15-22 18.1±0.14
P. fem.	13-16 14.7±0.14	13-19 15.0±0.26	12-18 14.8±0.15	13-18 15.1±0.11	13-19 14.8±0.13	12-18 14.8±0.15	13-18 15.1±0.11	12-18 14.8±0.25	14-17 15.0±0.20	12-18 14.9±0.08	12-18 14.8±0.25	14-17 15.0±0.20	12-18 14.9±0.25	11-16 14.3±0.13	13-18 14.5±0.14	11-18 14.4±0.09
Vent.	25-30 27.4±0.18	21-27 25.4±0.25	25-30 28.0±0.14	24-30 26.7±0.13	26.6±0.19	21-30 28.0±0.14	24-30 26.7±0.13	26-30 28.7±0.20	26.7±0.28	24-30 27.4±0.10	26-30 28.7±0.20	24-30 26.7±0.28	24-31 27.9±0.21	25-32 28.2±0.19	23-28 26.0±0.15	23-32 27.2±0.15
Sq.	39-50 44.4±0.40	41-47 44.4±0.34	35-54 43.3±0.28	38-50 43.8±0.25	39-50 44.4±0.28	35-54 43.3±0.28	38-50 43.8±0.25	40-49 43.9±0.47	43.7±0.64	35-54 43.5±0.19	40-49 43.9±0.47	40-53 43.7±0.64	40-53 43.9±0.39	37-49 42.4±0.33	36-57 43.2±0.42	36-57 42.7±0.25
Lor.	3-4 3.76±0.07	2-5 3.42±0.17	2-7 3.54±0.11	2-5 3.44±0.09	2-5 3.63±0.08	2-7 3.54±0.11	2-5 3.44±0.09	2-6 3.83±0.14	2-5 3.52±0.18	2-7 3.49±0.06	2-6 3.83±0.14	2-5 3.52±0.18	2-6 3.66±0.11	1-5 2.82±0.10	2-5 2.64±0.10	1-5 2.73±0.07
Caud.	23-30 26.8±0.26	26-30 27.6±0.24	23-35 28.0±0.20	20-32 28.1±0.19	23-30 27.1±0.19	23-35 28.0±0.20	20-32 28.1±0.19	22-31 27.7±0.38	28.6±0.34	23-35 28.0±0.12	22-31 27.7±0.38	26-32 28.6±0.34	22-32 28.1±0.26	24-30 26.5±0.18	24-30 26.9±0.19	23-30 26.8±0.13
D. l. p.	16-20 18.1±0.17	17-23 19.2±0.27	14-23 18.4±0.20	15-24 18.9±0.16	16-23 18.5±0.16	14-23 18.4±0.20	15-24 18.9±0.16	15-23 19.2±0.26	19.6±0.18	14-24 18.6±0.12	15-23 19.2±0.26	17-21 19.6±0.18	15-23 19.4±0.16	15-23 18.6±0.22	16-23 18.7±0.21	15-23 18.7±0.15
SQP	13-17 14.8±0.17	13-17 14.9±0.21	9-21 15.4±0.22	11-20 15.2±0.20	13-17 14.8±0.13	9-21 15.4±0.22	11-20 15.2±0.20	11-16 14.1±0.23	14.2±0.25	9-21 15.2±0.14	11-16 14.1±0.23	14-16 14.2±0.25	11-16 14.2±0.16	12-22 15.5±0.26	13-21 16.5±0.23	12-22 16.0±0.17

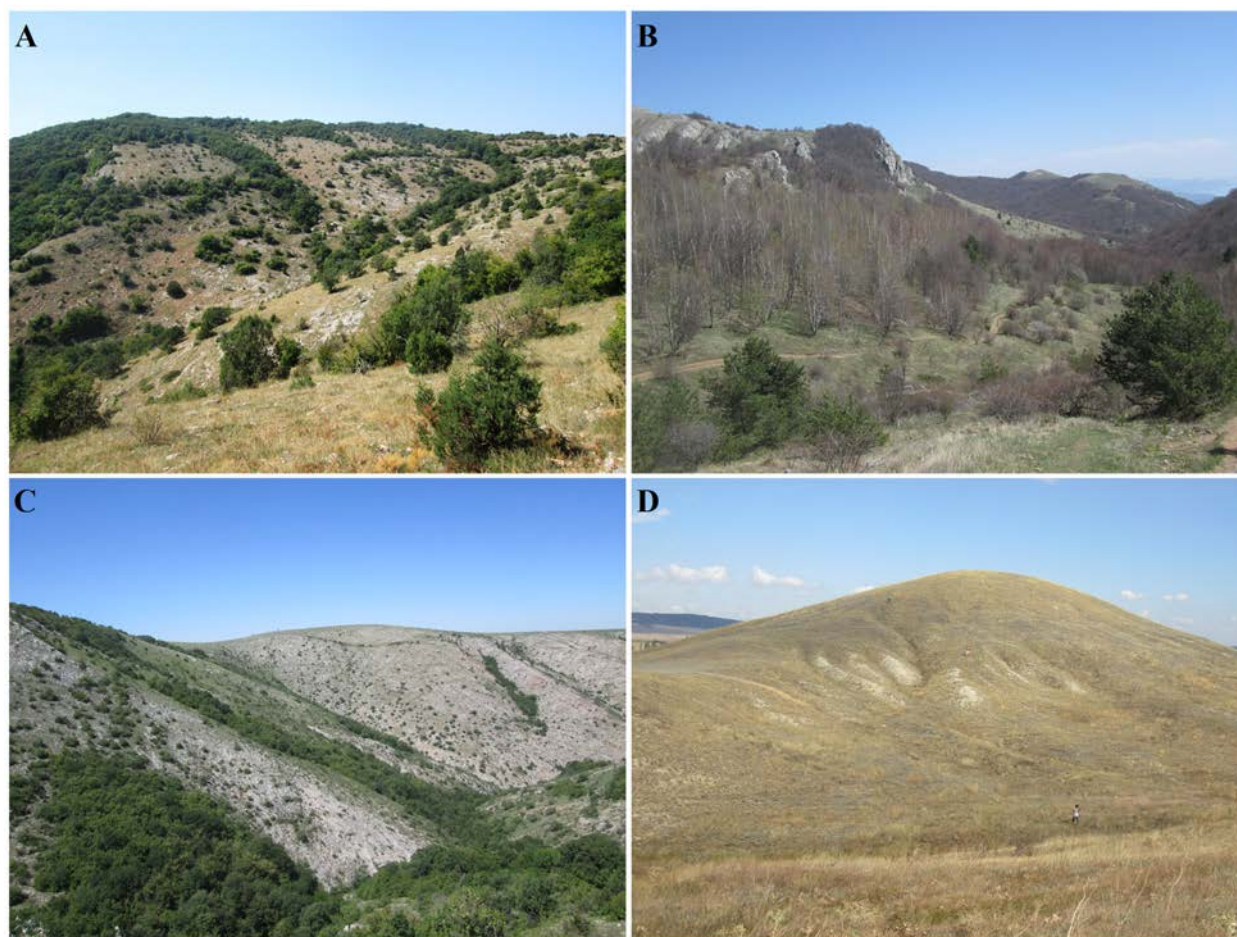


Рис. 8. Некоторые типы станций *Lacerta agilis tauridica*: **A** – хребет Кордон-Баир и гора Ирита в районе перевала Бечку, окр. с. Передовое, Бахчисарайский район близ границы с территорией г. Севастополь; **B** – западный склон Демерджи-Яйлы, окр. с. Лучистое, Алуштинский городской округ; **C** – ущелье р. Кизгич на северном склоне Чатырдага, окр. с. Перевальное, Симферопольский район; **D** – урочище Колтан, окр. с. Александровка, Белогорский район. (Фото О.В. Кукушкина).

Fig. 8. Some types of *Lacerta agilis tauridica* habitats: **A** – Ridge Kordon-Bair and Mount Irita near the Bechku pass, environs of Peredovoe village, Bakhchisarayi District near the border with the Sevastopol City territory; **B** – the western slope of Demerdzhi-Yaila, environs of Luchistoe village, Alushta Urban District; **C** – Kizgich River gorge on the northern slope of Chatyrdag massif, environs of Perevalnoe village, Simferopol District; **D** – locality Koltan, environs of Aleksandrovka village, Belogorsk District. (Photo by O.V. Kukushkin).

высокие горные хребты и сравнительно не крупные лесные массивы восточного Крыма не являются непреодолимыми препятствиями на пути расселения такого убиквиста, как *L. a. exigua*, и не обеспечивают полную изоляцию популяций *L. a. tauridica*.

Восточнее Крыма обитание *L. a. exigua* в горных районах хорошо известно. На Северном Кавказе эта «равнинная» ящерица поднимается до 600–1200 м и даже 2200 м над ур. м., в Центральной Азии – до 1500–2500 м над ур. м. (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976; Tuniyev

and Tuniyev 2008; Чирикова и Березовиков [Chirikova and Berezovikov] 2015). В Крыму северные склоны предгорных куэст пологие и незаметно переходят в равнину. В большинстве случаев они сильно остепнены вследствие выпаса скота или распаханы, что также способствует расселению *L. a. exigua*.

Покрытые густым лесом разрозненные горные массивы (такие, как Кубалач и Агармыш) легко «обтекаются» *L. a. exigua* с использованием широких речных долин, во многих местах прорезающих предгорные гряды и ориентиро-

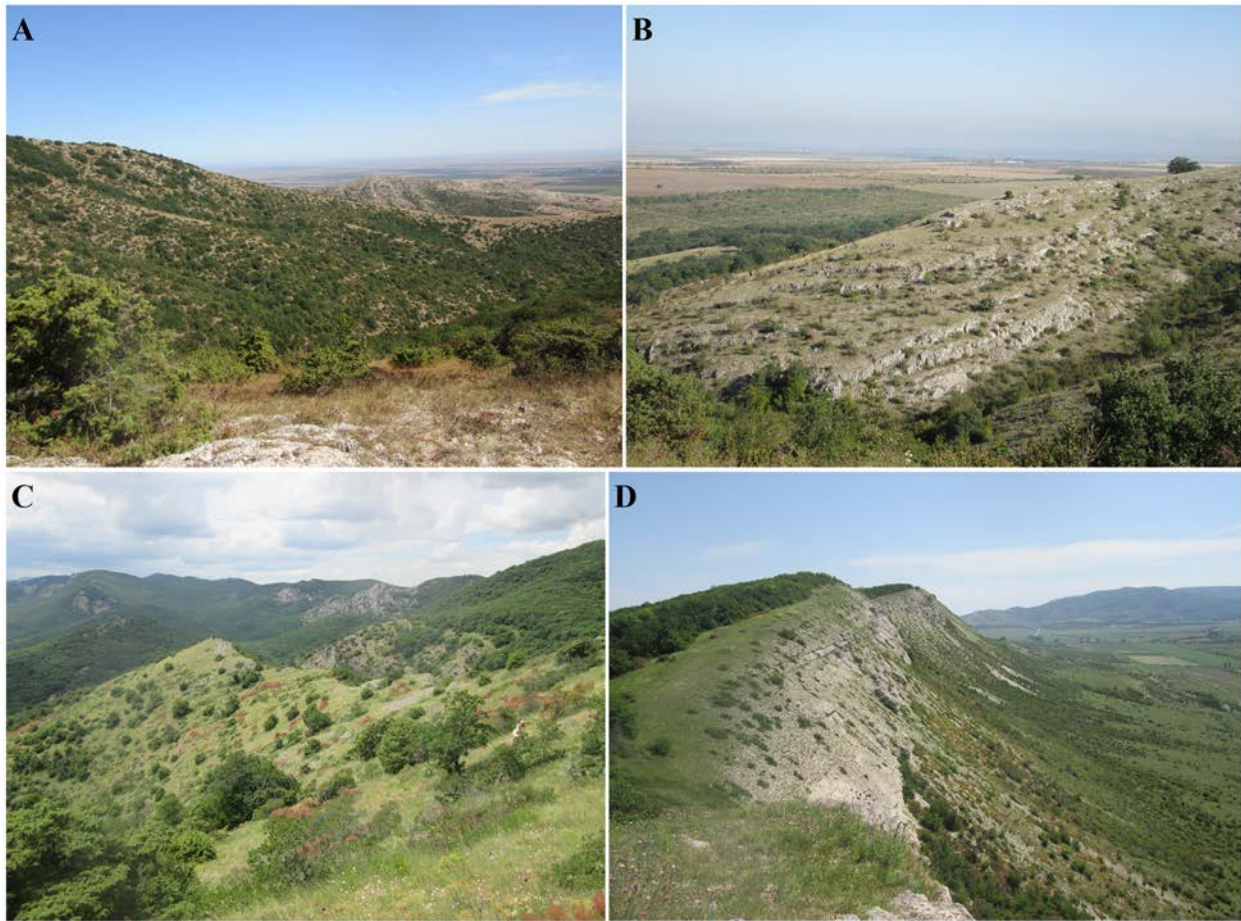


Рис. 9. Стации прыткой ящерицы в районах предполагаемой гибридизации *Lacerta agilis exigua* и *L. a. tauridica*: **A** – южный склон горы Большой Агармыш, окр. г. Старый Крым, Кировский район; **B** – западное подножье горы Малый Агармыш, окр. с. Холодовка, Судакский городской округ; **C** – гора Френк-Мезер, окр. п. Краснокаменка, Судакский городской округ; **D** – гора Бор-Кая, окр. с. Курское, Судакский городской округ. (Фото О.В. Кукушкина).

Fig. 9. The sand lizard's habitats in the areas of *Lacerta agilis exigua* and *L. a. tauridica* anticipated hybridization: **A** – southern slope of the Mount Bolshoy Agarmysh, suburbs of the town of Staryi Krym, Kirovskiy District; **B** – western foot of the Mount Malyy Agarmysh, environs of Kholodovka village, Sudak Urban Region; **C** – the Mount Frenk-Mezer, environs of Krasnokamenka settlement, Sudak Urban Region; **D** – the Mount Bor-Kaya, environs of Kurskoe village, Sudak Urban Region. (Photo by O.V. Kukushkin).

ванных в восточном Крыму в общем с севера на юг. На пространственное распределение гаплогрупп оказывают влияние и особенности современного распространения прыткой ящерицы. На востоке Горного Крыма «генетический пресс» *L. a. exigua* выражен сильнее, поскольку этот подвид имеет многочисленные популяции на прилежащих к горам участках восточной части равнины. Западнее долины р. Бююк-Карасу прыткая ящерица вдоль северного края предгорий встречается реже, поэтому популяции *L. a. tauridica*, обитающие во Внутреннем межгорьевом понижении на участке между города-

ми Белогорск и Симферополь, испытывают последствия миграции особей восточного подвида в меньшей степени.

Относительно высокий уровень межпопуляционных генетических различий внутри подвида *L. a. tauridica* свидетельствуют о его длительной истории на территории Крымского полуострова. В наибольшей степени гетерогенно по маркеру мтДНК население ящериц юго-западного Крыма в пределах Симферопольского и Бахчисарайского районов и территории г. Севастополь (Рис. 4). Можно полагать, за этим угадывается положение микроарефу-

гиумов в конце валдайского оледенения или даже в предшествующую днепровскую эпоху (205–145 тыс. лет назад), которая характеризовалась особенно суровым климатом. В это время нулевая изотерма среднегодовой температуры в Горном Крыму проходила по высотам 800–900 м над ур. м. (Борисов [Borisov] 1955), тогда как в современный период среднегодовые значения температуры в Крымских горах всюду положительны и на отметках высот 1000–1200 м над ур. м. составляют порядка 4–6 °С (Подгородецкий [Podgorodetskiy] 1988; Ведь [Ved'] 2000). Возможно, в один из холодных периодов неоплейстоцена ареал анцестральной для *L. a. tauridica* формы был фрагментирован, причем источником последующей колонизации территории Крымского полуострова явилась его крайняя юго-западная часть, наименее подверженная воздействию климатических осцилляций (Gerasimenko 2007).

На основании вышеизложенного и с учетом обособленного положения на филогенетическом древе *L. a. exigua* популяций Закавказья, рассматриваемых в составе подвидов *L. a. brevicaudata* и *L. a. grusinica* (Рис. 4), может быть предложена реконструкция плейстоценовой истории *L. agilis* «восточной» группы в регионе. Генетическая дистанция между населяющими Крым подвидами прыткой ящерицы (2.8%) свидетельствует об их дифференциации в раннем плейстоцене – около 1 миллиона лет назад. Разделение *L. agilis* Крыма и Кавказа, в первом приближении, относится к границе раннего и среднего плейстоцена. Для этого имеются определенные палеогеографические предпосылки: при переходе Черноморского бассейна от гурийской к чаудинской стадии исчезает сухопутная связь между Крымом и Кавказом, при этом Кавказ все еще остается отделенным от континента Маньч-Керченским проливом (Krijgsman et al. 2019). В Центральной и Западной Европе примерно в этот же период происходит обособление нескольких крупных клад *L. agilis* и, в том числе, клады закарпатских ящериц (Kalyabina et al. 2001; Калябина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Ananjeva] 2004). Вероятно, это может быть связано с развитием первых покровных оледенений (Ратников [Ratnikov] 2014).

Неоднократно высказывалось предположение, что прыткая ящерица заселила Крым

непосредственно с Кавказа (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976; Баранов [Baranov] 1982; Калябина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Ananjeva] 2004). Отметим в связи с этим, что во время раннечаудинской регрессии Понта (около 1050 тыс. – 850 тыс. лет назад), сопровождавшейся падением его уровня до изобаты 80–100 м и совпавшей по времени с тюркянской регрессией Каспия (до 150–200 м), по-видимому, продолжало существовать широкое континентальное соединение Крыма и Кавказа (Янина [Yanina] 2012). В конце эоплейстоцена палео-Крым получал наземную связь с Западным Закавказьем через низкогорную складчатую область Туапсинского прогиба, ныне располагающуюся в пределах Восточно-Черноморской впадины (Андреев [Andreev] 2010; Лаврищев и др. [Lavrishchev et al.] 2011). Другие версии подразумевают, что функции «моста» могла выполнять аллювиальная равнина на месте Азовского моря, перемычка между Керченским или Таманским полуостровами либо долина р. Дон в районе современного Керченского пролива (Кукушкин [Kukushkin] 2013b; Чепалыга и др. [Chepalyga et al.] 2015; Иванов и др. [Ivanov et al.] 2018). Колоссальные площади шельфа, обнажавшиеся в регрессивные фазы Черноморского бассейна, облегчали фаунистический обмен между географически удаленными регионами (Щербак [Szczerbak] 1966; Psonis et al. 2018).

Так или иначе, прыткая ящерица является древним обитателем Крыма. Скорее всего, именно на территории полуострова, в условиях воздымания Крымских гор, произошло обособление линии, давшей начало подвиду *L. a. tauridica*. Величина поднятия Крымских гор в неоплейстоцене составила 400–500 м (Муратов [Muratov] 1951; Вахрушев и Мирошниченко [Vakhrushev and Miroshnichenko] 2008). К этому периоду относится формирование современных речной сети и рельефа (Муратов и Николаев [Muratov and Nikolaev] 1940). Накоплению популяциями оригинальных черт способствовала островная изоляция Крыма в теплые трансгрессивные эпохи (Gąsiorowski et al. 2014) или, по существу, столь же выраженная изоляция на юге Крыма в эпохи похолоданий (Stankovic et al. 2011). Это соответствует концепции существования в Европе убежищ неморальной биоты за пределами южных полуостровов – «Extra-

Mediterranean refugia» (Hewitt 2000; Schmitt and Varga 2012), получившей свое подтверждение в том числе и при изучении филогеографии пресмыкающихся Понто-Каспийского региона (Fritz et al. 2009; Guicking et al. 2009; Zinenko et al. 2015; Kindler et al. 2018; Psonis et al. 2018; Jablonski et al. 2019).

Принято считать, что похолодания плейстоцена в Крыму проявляли себя сильнее, чем на Кавказе (Геология СССР [Geology of the USSR] 1969). В эпохи стадиялов устанавливались суровые, с морозными малоснежными зимами климатические условия, остепнение горной части было сильным, на нагорье с высокой вероятностью развивалось спорадическое оледенение (Вахрушев и Мирошниченко [Vakhrushev and Miroschnichenko] 2008). Тем не менее островки лесной растительности, включавшей представителей родов *Carpinus*, *Fagus*, *Corylus*, *Quercus*, *Juniperus*, в Крыму сохранялись – в основном на юго-западе полуострова (Gerasimenko 2007; Birks and Willis 2008; Cordova et al. 2011; Cameron et al. 2013; Gasiorowski et al. 2013; Tzedakis et al. 2013). Местные условия, складывающиеся в Горном Крыму в валдайскую эпоху (70–11 тыс. лет назад), позволяли существовать там популяциям большинства современных представителей герпетофауны полуострова, хотя в холодные фазы их ареалы значительно сокращались. В эпохи потеплений, подобные средневалдайскому интерстадиалу (около 32–24 тыс. лет назад), по палеонтологическим данным верхняя граница распространения прыткой ящерицы, обыкновенной медянки, *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768), степной гадюки и некоторых более термофильных видов пресмыкающихся достигала 1000 м над ур. м. (Vremir and Rudush 2005; Ратников [Ratnikov] 2015). Наиболее холодную и сухую эпоху – ошашковский стадиал позднего валдая – *L. a. tauridica*, вероятно, пережила в нескольких микрорефугиумах, локализованных в речных долинах западного предгорья, хорошо обводненных эрозионно-тектонических котловинах Главной гряды (например, в Байдарской) или на Южном берегу Крыма, что укладывается в рамки концепции «refugia within refugia» (Баранов [Baranov] 1982; Jablonski et al. 2019).

При переходе от плейстоцена к голоцену герпетофауна юго-западных предгорий, по видимому, уже напоминала современную,

поскольку в ее составе доминировали термофильные виды средиземноморского происхождения – в частности, желтобрюхий полоз, *Dolichophis caspius* (Gmelin, 1789), водяной уж, *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768), представители рода *Elaphe* Fitzinger, 1833 (Громов [Gromov] 1961). В этот период *L. a. tauridica* вновь заняла всю территорию Горного Крыма и большую часть прилегающей равнины. Яйла была заселена в последнюю очередь. В силу близости к рефугиумам западные и центральные яйлы, видимо, были колонизованы раньше, чем восточные. «Медитерранизация» климата и растительного покрова Южного Крыма в среднем голоцене (Cordova 2007) обусловили новые перестройки ареала *L. a. tauridica*, сопровождавшиеся подъемом нижней границы распространения в горы. В настоящее время на участках с засушливым субсредиземноморским климатом *L. a. tauridica*, за редким исключением, не спускается ниже 550–600 м над ур. м. и занимает биотопы с чертами реликтовости – экотоны редколесий можжевельника высокого, *Juniperus excelsa* (Кукушкин [Kukushkin] 2013a; Kukushkin et al. 2019).

В современную эпоху ареал прыткой ящерицы на территории Крыма подвергался перестройкам в связи с изменениями природной обстановки (Свириденко и Кукушкин [Sviridenko and Kukushkin] 2005b). На флуктуации ареала *L. a. exigua* указывает, например, наличие крупных изолятов типично степной герпетофауны на пересыпях лагунных озер Западного побережья (Кукушкин [Kukushkin] 2009), что сопряжено с циклическими колебаниями климата и сопутствующей сменой типов растительности (Маслов и Филин [Maslov and Filin] 1976; Антипина [Antipina] 2010). Хозяйственная деятельность человека (рубки, прокладка грунтовых дорог и просек, пастбищная нагрузка), способствуя деградации лесной растительности и аридизации ландшафтов, создает благоприятные условия для расселения *L. a. exigua* в Горном Крыму.

Представление о широком ареале прыткой ящерицы в Восточной Европе на протяжении всего позднего неоплейстоцена и ее сохранении в равнинных рефугиумах перигляциальной зоны (Ратников [Ratnikov] 2013a, 2013b) кажется преувеличенным. Известно весьма ограниченное количество местонахождений *L. agilis* в составе верхнепалеолитического фаунистиче-



Рис. 10. Некоторые типы расцветки *Lacerta agilis tauridica*: **A** – самка, морфа *viridinota*, Суботхан-Яйла (=Долгоруковская яйла), Симферопольский район. (Фото А.А. Надольного); **B** – самец, морфа *exigua typica*, Айтоторская долина, окр. с. Терновка, Севастополь. (Фото М.А. Хрисановой); **C** – самка, морфа *exigua typica*, гора Сель-Бухра, окр. пос. Научный, Бахчисарайский район. (Фото С.В. Леонова); **D** – самка, морфа *erythronota*, Нижнее плато Чатырдага, окр. с. Мраморное, Симферопольский район. (Фото С.В. Леонова).

Fig. 10. Some types of color pattern in *Lacerta agilis tauridica*: **A** – female, *viridinota* morph, Subotkhan-Yaila (=Dolgorukovskaya Yaila), Simferopol District. (Photo by A.A. Nadolnyi); **B** – male, *exigua typica* morph, Ayitodorskaya valley, environs of Ternovka village, Sevastopol City territory. (Photo by M.A. Khisanova); **C** – female, *exigua typica* morph, Mount Sel'-Bukhra, environs of Nauchnyi settlement, Bakhchisarayi District. (Photo by S.V. Leonov); **D** – female, *erythronota* morph, Lower Plateau of Chatyrdag, environs of Mramornoe village, Simferopol District. (Photo by S.V. Leonov).

ского комплекса (валдайские горизонты): в Горном Крыму, на Северном Кавказе и Балканском полуострове (Holman 1998; Ратников [Ratnikov] 2004, 2009a, 2009b; Сыромятникова и др. [Syromyatnikova et al.] 2017). Вероятно, периоды экспансий вида, совпадающие с распространением на север степных ценозов, при установлении холодных перигляциальных условий сменялись длительными контракциями ареала, фрагментацией и частичным вымиранием популяций.

Анцестральные гаплотипы *L. a. exigua sensu lato* («*grusinica*» и «*brevicaudata*») сохранились в области рефугиумов, располагавшихся в конце плейстоцена в Закавказье (Tuniyev 1995). Но в

межледниковья они могли иметь более широкое распространение в Понто-Каспийском регионе. Например, кавказская жаба, *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814), – таксон, происхождение которого связывают с Колхидским центром видообразования (Tuniyev 1990), – вплоть до лихвинского межледниковья (455–360 тыс. лет назад) была распространена на Восточно-Европейской равнине (Ратников [Ratnikov] 2009a, 2009b). Что же касается *L. a. exigua sensu stricto*, то с большой долей допущения можно предположить, что этот подвид обособился в предгорьях Кавказа и окончательно сформировался на обширной, преимущественно равнинной территории



Рис. 11. Типы расцветки *Lacerta agilis exigua* из некоторых популяций Крыма: **A** – самка, морфа *exigua typica*, район мыса Чауда, Керченский полуостров. (Фото С.В. Марченко и О.В. Кукушкина); **B** – самец, морфа *viridinota*, район мыса Чауда, Керченский полуостров. (Фото М.М. Бескаравайного); **C** – самка, морфа *viridinota*, район мыса Чауда, Керченский полуостров. (Фото М.М. Бескаравайного); **D** – самец, морфа *punctato-viridinota* (слева), и самка, морфа *erythronota* (справа), мыс Тюп-Тархан, окр. с. Мысовое, Джанкойский район, Западное Присивашье. (Фото С.В. Марченко и О.В. Кукушкина).

Fig. 11. Types of color pattern in *Lacerta agilis exigua* from some populations of the Crimea: **A** – female, *exigua typica* morph, Cape Chauda area, Kerch Peninsula. (Photo by S.V. Marchenko and O.V. Kukushkin); **B** – male, *viridinota* morph, Cape Chauda area, Kerch Peninsula. (Photo by M.M. Beskaravayinyi); **C** – female, *viridinota* morph, Cape Chauda area, Kerch Peninsula. (Photo by M.M. Beskaravayinyi); **D** – male, *punctato-viridinota* morph (left), and female, *erythronota* morph (right), Tyup-Tarkhan Cape, environs of Mysovoe village, Dzhankoyi District, Western Pre-Sivash region. (Photo by S.V. Marchenko and O.V. Kukushkin).

между Азовским и Каспийским морями. Разброс умозрительных датировок обособления *L. a. exigua* у различных авторов очень значителен: рубеж миоцена и плиоцена (Прыткая ящерица [A Sand Lizard] 1976), эоплейстоцена и неоплейстоцена (Калябина-Хауф и Ананьева [Kalyabina-Hauf and Anan'eva] 2004) и даже днепровское оледенение в конце среднего неоплейстоцена (Ратников [Ratnikov] 2014).

Исходя из топологии филогенетического дерева (Рис. 4) и представлений о скорости

замен нуклеотидов *cyt b* (Joger et al. 2007), в группе форм *L. a. exigua* (sensu lato) разделение ящериц Крыма и Западного Кавказа относится к концу раннего плейстоцена, колонизация равнинного Предкавказья формой, предковой для *L. a. exigua* sensu stricto, – к среднему плейстоцену, продвижение *L. a. exigua* за пределы Кавказа – к концу позднего плейстоцена и голоцену. В конце плейстоцена роль барьера, препятствующего продвижению на север *L. a. exigua* и других таксонов рептилий, могла принадлежать

Маныч-Керченскому проливу, отделявшему Кавказ от Восточно-Европейской равнины (Кукушкин [Kukushkin] 2009; Zinenko et al. 2015).

На основе анализа множества местонахождений ископаемой герпетофауны *L. agilis* отнесена к группе «*invaders during the early part of a warm stage*» (Holman 1998, P. 204). Вероятно, эта формулировка приложима и в отношении колонизации Крыма *L. a. exigua*. Одна из колонизационных «волн» могла достичь Крыма уже на рубеже плейстоцена и голоцена. Поскольку Азовского моря и Сиваша в то время не существовало (Янина [Yanina] 2012), вселение происходило широким фронтом от Керченского полуострова до Перекопа.

Едва ли ареал автохтонного подвида ограничивался одной лишь горно-лесной частью полуострова ко времени появления в Крыму *L. a. exigua*. Наиболее северные популяции *L. a. tauridica*, населявшие равнину до начала экспансии восточного подвида, вероятно, были ассимилированы последним и в настоящее время не могут быть выявлены с использованием маркеров мтДНК. Известно, что близкородственное скрещивание в малочисленных смешанных группировках лацертид приводит к быстрым изменениям их молекулярно-генетической структуры, способствуя «унификации» мтДНК (Schulte et al. 2012). В пользу нашего предположения свидетельствуют особенности географического распространения некоторых редких морф: в частности, выявление бурых самок морфы *erythronota* (относительно часто регистрируемой в популяциях *L. a. tauridica*) не только в Горном Крыму, но также в центральных районах Керченского полуострова, Крымском Присивашье и на юге левобережной Украины (Цемш [Tsemsh] 1939; Кармышев [Karmyshev] 2014) (Рис. 10, 11). Среди *L. a. exigua* из центральных районов Степного Крыма (Красногвардейский район) отмечены особи с атипичной голубой окраской горла, которая изредка встречается у *L. a. tauridica* со склонов нагорий по обе стороны Салгирской котловины.

В силу своего географического положения на стыке Юго-Восточной Европы и Западной Азии, двойственности природного комплекса и высокого ландшафтного разнообразия Крымский полуостров в плейстоцене неоднократно становился ареной взаимодействия близкород-

ственных таксонов и популяций растений и животных (Gaşiorowski et al. 2014). К настоящему времени собрано большое количество фактов, нуждающихся в тщательном изучении и анализе. Так, недавними исследованиями установлен гибридогенный генезис крымского бука (*Fagus sylvaticus* x *F. orientalis*) (Gömöry et al. 2018). Геном крымской популяции восточной квакши (*Hyla orientalis* Bedriaga, 1890), в современную эпоху полностью изолированной, несет в себе следы взаимодействия восточноевропейских и кавказских популяций (Dufresnes et al. 2016). Представлены доказательства существования на территории Крымского полуострова зоны гибридизации между таксонами озерной лягушки – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и *Pelophylax* cf. *bedriagae* (Кукушкин и др. [Kukushkin et al.] 2018). Высказывалось предположение о возможной ассимиляции автохтонных крымских линий болотной черепахи (*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)) представителями широко распространенного в Восточной Европе гаплотипа, мигрировавшими из Днепра по Северо-Крымскому каналу (Котенко [Kotenko] 2007).

Тем не менее, существование на территории Крыма широкой гибридной зоны между таксонами или глубоко дивергировавшими генетическими линиями освещено в литературе чрезвычайно мало, попытки интегративной оценки этого феномена – как это было сделано, например, для Западной Европы (Schmitt 2007) – до сих пор не предпринимались. Изучение популяций *L. agilis* в зоне интрогрессии подвидов может стать источником нового знания в этом ключе. На следующем этапе исследования актуален поиск прямых доказательств гибридизации подвидов прыткой ящерицы с использованием маркеров ядерной ДНК. Возможно, это позволит уточнить границы зоны интрогрессии, которая может быть шире, чем это предполагается на основе материалов данного исследования. Кроме того, нуждается в экспериментальном подтверждении возможность успешного скрещивания ящериц, принадлежащих к различным подвидам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят друзей и коллег за помощь при проведении полевых исследований и любезное

предоставление фотоматериалов: А.А. Надольного (Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь), И.С. Турбанова (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок), А.Г. Трофимова (Российское герпетологическое общество им. А.М. Никольского, Севастополь), Т.В. Белика (Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону), С.А. Свирина (Севастополь), Ю.А. Красиленко (Оломоуц, Чехия), Н.Б. Кушан (Николаев), Ю.Н. Ляшенко (Керчь), С.В. Леонова (Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь), В.А. Александровича (Симферополь), В.С. Марченко (Киев), Ю.И. Будашкина и М.М. Бескаравайного (Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН, Феодосия), В.Я. Слодkevича и М.А. Хрисанову (ООО «Научный центр – Охрана биоразнообразия» РАЕН, Москва). Особую признательность выражаем С.В. Токареву (Учебно-методический научный центр «Институт спелеологии и карстологии», Симферополь) за изготовление использованной в данной работе картографической основы, В.Ю. Ратникову (Воронежский государственный университет, Воронеж) за консультации по вопросам палеонтологии и палеогеографии региона, а также анонимным рецензентам, чьи замечания послужили переосмыслению результатов исследований и улучшению качества рукописи. Работа О.В. Кукушкина выполнена в рамках исследовательских тем Госзаданий № АААА-А19-119020590095-9 и АААА-А19-119012490044-3, О.А. Ермакова и А.Ю. Иванова – № 6.7197.2017/БЧ, И.В. Доронина – № АААА-А19-119020590095-9, при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ №№ 18-04-00040, 19-04-00514.

ЛИТЕРАТУРА

- A Sand Lizard. Monographic description of the species.** 1976. A.V. Yablokov (Ed.). Nauka, Moscow, 376 p. [In Russian].
- Aljanabi S.M. and Martinez I.** 1997. Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, **25**: 4692–4693. <https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- Andreev V.M.** 2010. Issue of Pontida and valleys of ancient rivers in the Black Sea. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, **2**: 47–50. [In Russian].
- Andres C., Franke F., Bleidorn C., Bernhard D., Schlegel M.** 2014. Phylogenetic analysis of the *Lacerta agilis* subspecies complex. *Systematics and Biodiversity*, **12**(1): 43–54. <https://doi.org/10.1080/14772000.2013.878000>
- Antipina E.E.** 2010. Landscapes of North-Western Crimea in epoch of antiquity (archaeobiological reconstruction). Proceedings of the 2nd Russian scientific conference “Dynamics of Ecosystems in Holocene” (12–14 October 2010, Ekaterinburg). Chelyabinsk: 10–14. [In Russian].
- Baybuz A.L., Kukushkin O.V. and Zinenko O.I.** 2011. On the issue of taxonomical status of steppe viper (*Vipera renardi*) in Right-bank Ukraine. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology*, **19**(2): 3–12. [In Russian].
- Baranov A.S.** 1982. Phenogeography and reconstruction of the species history. In: Phenetics of populations. Nauka, Moscow: 201–214. [In Russian].
- Birks H.J.B. and Willis K.J.** 2008. Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology and Diversity*, **1**(2): 147–160. <https://doi.org/10.1080/17550870802349146>
- Bischoff W.** 1984. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 – Zau-neidechse. Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, **2**(1), Echsen 2 (*Lacerta*). W. Böhme (Hrsg.). Aula-Verlag, Wiesbaden: 23–69.
- Bolikhovskaya N.S. and Molod'kov A.N.** 2009. Scheme of periodization, correlation and age of the Neopleistocene climatic events. Materials of 6th All-Russian Meeting on survey of Quaternary period “Fundamental problems of Quarter: results of the study and main directions of future research” (19–23 October 2009, Novosibirsk). Novosibirsk: 75–78. [In Russian].
- Borisov A.A.** 1955. Climates of the Crimea in different geological epochs. *Vestnik of Leningrad University. Serie of biology, geography and geology*, **4**(2): 85–97. [In Russian].
- Borkin L.J. and Litvinchuk S.N.** 2013. Animal hybridization, speciation and systematics. In: Biological systematics: modern problems (*Proceedings of the Zoological Institute*, Suppl. 2). KMK Scientific Press LTD, Saint Petersburg: 83–139. [In Russian].
- Cameron R.A.D., Pokryszko B.M. and Horsák M.** 2013. Forest snail faunas from Crimea (Ukraine), an isolated and incomplete Pleistocene refugium. *Biological Journal of the Linnean Society*, **109**: 424–433. <https://doi.org/10.1111/bij.12040>
- Carlsson M. and Tegelström H.** 2002. Phylogeography of adders (*Vipera berus*) from Fennoscandia. In: Biology of the Vipers. Eagle Mountain Publishing, Sandy, Utah: 1–9.
- Chepalyga A.L., Anisiutkin N.K. and Sadchikova T.A.** 2015. First multi-layer Oldowan sites in the Crimea: geology, archaeology, palaeoecology. Bulletin of Comission for Study of the Quaternary, **74**, 5–22. [In Russian].
- Chirikova M.A. and Berezovikov N.N.** 2015. Materials on the distribution, biotopical and vertical placement of the sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) in its southeast habitat. *Current Studies in Herpetology*, **15**(3/4): 130–145. [In Russian].
- Cordova C.E.** 2007. Holocene Mediterraneanization of the southern Crimean vegetation: paleoecological records,

- regional climate change, and possible non-climatic influence. In: *The Black Sea Flood Question: Changes in Coastline, Climate, and Human Settlement*. Springer, Dordrecht: 319–344. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5302-3_13
- Cordova C.E., Gerasimenko N.P., Lehman P.M. and Kliukin A.A. 2011.** Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Crimea: Pollen, soils, geomorphology, and geoarchaeology. *The Geological Society of America. Special Paper*, **473**: 133–164. [https://doi.org/10.1130/2011.2473\(09\)](https://doi.org/10.1130/2011.2473(09))
- Doronin I.V., Doronina M.A. and Milto K.D. 2018.** On systematics and distribution of the lizards of the genus *Lacerta* Linnaeus, 1758 at Caucasus and adjacent territories. Abstracts of Reporting summary scientific session on 2017 year (10–12 April 2018, Saint-Petersburg). Zoological Institute of RAS, Saint-Petersburg: 14–16. [In Russian].
- Doronin I.V., Doronina M.A. and Bekoshvili D. 2019.** New data on the distribution of lizards in Caucasus. *Herpetozoa*, **32**: 87–90. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35615>
- Dufresnes Ch., Litvinchuk S.N., Leuenberger J., Ghali K., Zinenko O., Stock M. and Perrin N. 2016.** Evolutionary melting pots: a biodiversity hotspot shaped by ring diversifications around the Black Sea in the Eastern tree frog (*Hyla orientalis*). *Molecular Ecology*, **25**: 4285–4300. <https://doi.org/10.1111/mec.13706>
- Elith J. 2002.** Quantitative methods for modeling species habitat: Comparative performance and an application to Australian plants. In: S. Ferson and M. Burgman (Eds.). *Quantitative Methods for Conservation Biology*: 39–58. https://doi.org/10.1007/0-387-22648-6_4
- Eplanova G.V. 2016.** Colour pattern analysis of sand lizard from two populations in the Samara Region. *Bulletin of Samara Scientific Center of the RAS*, **18**(5): 264–274. [In Russian].
- Fritz U., Ayaz D., Hundsdörfer A.K., Kotenko T., Guicking D., Wink M., Tok C.V., Çiçek K. and Buschbom J. 2009.** Mitochondrial diversity of European pond turtles (*Emys orbicularis*) in Anatolia and the Ponto-Caspian Region: multiple old refuges, hotspot of extant diversification and critically endangered endemics. *Organisms, Diversity and Evolution*, **9**(2): 100–114. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2009.02.002>
- Gașiorowski M., Hercman H., Ridush B. and Stefaniak K. 2014.** Environment and climate of the Crimean mountains during the Late Pleistocene inferred from stable isotope analysis of red deer (*Cervus elaphus*) bones from Emine-Bair-Khosar Cave. *Quaternary International*, **326**: 243–249. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.12.020>
- Geology of the USSR. 1969.** The Crimea, **8**. Part I. Geological description. A.V. Sidorenko, V.M. Muratov (Eds.). Nedra, Moscow, 576 p. [In Russian].
- Gerasimenko N. 2007.** Environmental changes in the Crimean mountains during the Last Interglacial – middle pleniglacial as recorded by pollen and lithopedology. *Quaternary International*, **164–165**: 207–220. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2006.12.018>
- Gibbard Ph. and Cohen K.M. 2008.** Global chronostratigraphical correlation table for the last 2,7 million years. *Episodes*, **31**(2): 243–247. <https://doi.org/10.18814/epiiugs/2008/v31i2/011>
- Godinho R., Crespo E.G., Ferrand N. and Harris D.J. 2005.** Phylogeny and evolution of the green lizards, *Lacerta* ssp. (Squamata: Lacertidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Amphibia–Reptilia*, **26**: 271–285.
- Gömöry D., Paule L. and Mačejovský V. 2018.** Phylogeny of beech in Western Eurasia as inferred by approximate Bayesian computation. *Acta Societatis Botanicae Poloniae*, **87**(2): 1–11. <https://doi.org/10.5586/asbp.3582>
- Gromov I.M. 1961.** Fossil Upper Quaternary rodents of the Piedmont Crimea. *Proceedings of the Commission on survey of Quaternary period*, **17**. Edition of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 190 p.
- Guicking D., Joger U. and Wink M. 2009.** Cryptic diversity in a Eurasian water snake (*Natrix tessellata*, Serpentes: Colubridae): Evidence from mitochondrial sequence data and nuclear ISSR-PCR fingerprinting. *Organisms Diversity and Evolution*, **9**: 201–214. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2009.03.001>
- Guiller G., Lourdaïs O. and Ursenbacher S. 2016.** Hybridization between a Euro-Siberian (*Vipera berus*) and a Para-Mediterranean viper (*V. aspis*) at their contact zone in western France. *Journal of Zoology*, **302**(2): 1–11. <https://doi.org/10.1111/jzo.12431>
- Hall T.A. 1999.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**: 95–98.
- Hewitt G. 2000.** The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**: 907–913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Holman A.J. 1998.** Pleistocene amphibians and reptiles in Britain and Europe. Oxford University Press, New York; Oxford, 254 p.
- Iftime A. and Iftime O. 2006.** Preliminary data on the herpetofauna of the Cozia massif (Romania). 1. Reptiles. *Travaux du Musée National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, **49**: 331–340.
- Iftime A., Gherghel I. and Chiurcă D. 2008.** Contribution to the knowledge of the herpetofauna of Bacău county (Romania). *Travaux du Musée National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, **51**: 243–253.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1999.** International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. The International Trust

- for Zoological Nomenclature c/o the Natural History Museum, London. XXIX + 306 p.
- Ivanov V.V., Korotaev V.N., Myslivets V.I., Porotov A.V., Pronin A.A., Rimsky-Korsakov N.A. and Tikhonova N.F. 2018.** Geophysical and hydrographical surveys at the eastern shelf of the Crimea peninsula (Feodosiya – Kerch – Anapa). *Okeanologicheskije issledovaniya*, **46**(1): 82–101. [In Russian]. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2018.46\(1\).7](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2018.46(1).7)
- Jablonski D., Nagy Z.T., Avci A., Kurtuluş O., Kukushkin O.V., Safaei-Mahroo B. and Jandzik D. 2019.** Cryptic diversity in the smooth snake (*Coronella austriaca*). *Amphibia–Reptilia*, **40**. <https://doi.org/10.1163/15685381-20181025>
- Joger U., Fritz U., Guicking D., Kalyabina-Hauf S., Nagy Z.T. and Wink M. 2007.** Phylogeography of western Palaearctic reptiles – Spatial and temporal speciation patterns. *Zoologischer Anzeiger*, **246**: 293–313. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2007.09.002>
- Kalyabina S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B., Legal L., Joger U. and Wink M. 2001.** Phylogeography and systematics of *Lacerta agilis* based on mitochondrial cytochrome *b* sequences: first results. *Russian Journal of Herpetology*, **8**(2): 149–158. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2001-8-2-149-158>
- Kalyabina-Hauf S.A. and Ananjeva N.B. 2004.** Phylogeography and intraspecies structure of wide distributed sand lizard, *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (case study of mitochondrial cytochrome *b*). *Proceedings of the Zoological Institute*, **302** (Special Issue): 1–108. [In Russian].
- Kalyabina-Hauf S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B., Joger U., Kotenko T.I. and Wink M. 2004.** Reevaluation of the status of *Lacerta agilis tauridica* Suchov, 1926. *Russian Journal of Herpetology*, **11**(1): 65–72.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F. von Haeseler A. and Jermin L.S. 2017.** ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, **14**: 587–589. <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>
- Karmyshev Yu.V. 2014.** Modern state of the reptiles fauna coastal area of Molochnij estuary. *Pytannya biodykatsiyi ta ekolohiyi*, **19**(1): 199–210. [In Russian].
- Kindler C., Graciá E. and Fritz U. 2018.** Extra-Mediterranean glacial refuges in barred and common grass snake (*Natrix helvetica*, *N. natrix*). *Scientific Reports*, **8**: 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20218-2>
- Kotenko T.I. 2005.** Some data on habitats and population density of *Lacerta agilis tauridica* (Reptilia, Lacertidae). *Vestnik zoologii*, **39**(5): 26. [In Russian].
- Kotenko T.I. 2007.** The role of the Azov – Black Sea Ecological Corridor in the conservation of reptiles. *Naukovyi visnyk Uzhhorods'kogo universytetu. Series Biology*, **21**: 20–54. [In Russian].
- Kotenko T.I. 2010.** Amphibians and Reptiles of the Crimea. *Uchenye zapiski of the “Cape Martyan” Nature Reserve*, **1**: 171–224. [In Russian].
- Kotenko T.I. and Kukushkin O.V. 2010.** Annotated lists of amphibians and reptiles of the Crimea reserves. *Uchenye zapiski of the “Cape Martyan” Nature Reserve*, **1**: 225–261. [In Russian].
- Kotenko T.I. and Sviridenko E.Yu. 2010.** Variability of Coloration and Pattern of the Sand Lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae): Methodic Aspects. *Vestnik zoologii*, **44**(2), 137–162. [In Russian].
- Kotenko T.I. and Taraschuk S.V. 1982.** New for the fauna of USSR subspecies of a sand lizard – *Lacerta agilis euxinica* Fuhn et Vancea, 1964 (Reptilia, Lacertidae). *Vestnik zoologii*, **6**: 33–37. [In Russian].
- Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T., Lazarev S., Danukalova G., Van Baak C.G.C., Agustí J., Alçiçek M.C., Aliyeva E., Bista D., Bruch A., BüyükmERICİ Y., Bukhsianidze M., Flecker R., Frolov P., Hoyle T.M., Jorissen E.L., Kirscher U., Koriche S.A., Kroonenberg S.B., Lordkipanidze D., Oms O., Rausch L., Singarayer J., Stoica M., van de Velde S., Titov V.V. and Wesselingh F.P. 2019.** Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution. *Earth-Science Reviews*, **188**: 1–40. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.10.013>
- Kukushkin O.V. 2008.** New Finds of the True Lizards (Sauria: Lacertidae) on the Black Sea Coast of the Kerch peninsula (the Crimea). *Pratsi of Ukrainian Herpetological Society*, **1**: 21–28. [In Russian].
- Kukushkin O.V. 2009.** *Vipera renardi puzanovi* ssp. nov. (Reptilia: Serpentes: Viperidae) as a new subspecies of steppe viper from Mountain Crimea. *Current Studies in Herpetology*, **9**(1/2): 18–40. [In Russian].
- Kukushkin O.V. 2013a.** To the Verification of the Limits of Distribution Range of *Lacerta agilis tauridica* (Reptilia, Squamata) from the Crimean Upland. *Vestnik zoologii*, **47**(6): 546. [In Russian].
- Kukushkin O.V. 2013b.** Genesis of the Crimean herpetofauna: new vision of a problem. Proceedings of the International scientific conference “Commemorative zoological readings” devoted to 100th anniversary of S.L. Delyamure and 90th anniversary of S.A. Skryabin (5 December 2013, Simferopol). V.I. Vernadsky Taurida National University, Simferopol, 22–25. [In Russian].
- Kukushkin O.V. and Dronin I.V. 2015a.** Experience of using Maxent software for analysis of amphibians and reptiles distributional ranges in the Crimea. Communication 1: Main results. Programm and materials of International scientific conference devoted to 50th anniversary of the Zoological Museum of V.I. Vernadsky Crimean Federal University’s Taurida Academy (16–18 September 2015, Simferopol). Simferopol: 61–63. [In Russian].

- Kukushkin O.V. and Doronin I.V. 2015b.** Experience of using Maxent software for analysis of amphibians and reptiles distributional ranges in the Crimea. Communication 2: Difficulties in interpreting of the data. Programm and materials of International scientific conference devoted to 50th anniversary of the Zoological Museum of V.I. Vernadsky Crimean Federal University's Taurida Academy (16–18 September 2015, Simferopol). Simferopol: 63–65. [In Russian].
- Kukushkin O.V., Ivanov A.Yu. and Ermakov O.A. 2018.** Genetic heterogeneity of the marsh frog (*Pelophylax (ridibundus)* complex; Anura, Ranidae) population in Crimea revealed by mitochondrial and nuclear DNA analysis. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniyi. Volga Region. Natural Sciences*, **3**(23): 32–54. [In Russian]. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2018-3-3>
- Kukushkin O.V., Trofimov A.G., Turbanov I.S. and Slodkevich V.Ya. 2019.** Herpetofauna of Sevastopol city (southwestern Crimea): species composition, zoogeographic analysis, landscape-zonal distribution, current status and protection. *Ecosystem Transformation*, **2**(4), 4–62. <https://doi.org/10.23859/estr-190530>
- Kukushkin O.V. and Zinenko O.I. 2006.** Morphological peculiarities and their possible bearing on the taxonomic status of the Crimean montane populations of the steppe viper, *Vipera renardi* (Christoph, 1861). Proceedings of 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica (27th September – 2nd October, 2005, Bonn, Germany). Bonn: 61–66.
- Kulagin N.M. 1890.** To the fauna of reptiles and amphibians of the Crimean peninsula. *Izvestiya of Emperor Moscow Society of Naturalists, Anthropologists and Ethnographers*, **67**. *Trudy of the Zoological Department*, **6**(3): 36–40. [In Russian].
- Kumar S., Stecher G. and Tamura K. 2016.** MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution*, **33**(7), 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Lavrishchev V.A., Sheikov A.A., Andreev V.M., Semenov V.M. et al. 2011.** State Geological Map of the Russian Federation. Scale 1: 1 000 000 (third generation). Series Scythian. Sheet K-37 (Sochi), K-38 (Makhachkala), K-39. Explanatory letter. VSEGEI, Saint-Petersburg, 431 p. [In Russian].
- Leigh J.W. and Bryant D. 2015.** POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**(9): 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Librado P. and Rozas J. 2009.** DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, **25**: 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Markova A.K., T. van Kolfshoten, Bohncke Sh., Kosintsev P.A., Mol I., Puzachenko A.Yu., Simakova A.N., Smirnov N.G., Verpoorte A. and Golovatchev I.B. 2008.** Evolution of European ecosystems during Pleistocene – Holocene transition (24–8 Kyr BP). KMK Scientific Press, Moscow, 556 p. [In Russian].
- Marzahn E., Mayer W., Joger U., Ilgaz Ç., Jablonski D., Kindler C., Kumluca U., Nistri A., Schneeweiss N., Vamberger M., Žagar A. and Fritz U. 2016.** Phylogeography of the *Lacerta viridis* complex: mitochondrial and nuclear markers provide taxonomic insights. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **54**(2): 85–105. <https://doi.org/10.1111/jzs.12115>
- Maslov S.P. and Filin V.R. 1976.** On the issue of natural conditions of the “Chayika” ancient settlement (Evpatorian coast of the Crimea) in the time of antiquity and the Middle Age. In: History of biogeocenoses of the USSR in Holocene. Nauka, Moscow: 175–182. [In Russian].
- Mayer W. 2015.** Die Taxa der Familie Lacertidae – eine kommentierte list (Zuletzt aktualisiert am 04.07. 2015). URL: https://www.lacerta.de/AF/Bibliografie/BIB_9036.pdf
- Mertens R. and Wermuth H. 1960.** Die Amphibien und Reptilien Europas. Verlag Woldemar Kramer, Frankfurt am Main, 264 s.
- Mikhailov V.A. 2010.** Cartographic model of zonal landscapes of Crimean peninsula. *Ecosystemy, ikh optimizatsiya i okrana*, **2**: 164–168. [In Russian].
- Milto K.D. and Zinenko O.I. 2005.** Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe. In: Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (12–16 August 2013, Saint-Petersburg). Saint-Petersburg: 64–73.
- Muratov M.V. 1951.** Novel tectonic movements of the Earth's crust in the Mountain Crimea and adjacent part of the Black Sea. In: Collection of the papers of memory of academician A.D. Archangelsky: Issues of lithology and stratigraphy of the USSR. Edition of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow: 359–372. [In Russian].
- Muratov M.V. and Nikolaev N.I. 1940.** Quaternary history and development of the relief of the Mountain Crimea. Scientific Notes of Moscow State University, **48**: 65–73. [In Russian].
- Nikolsky A.M. 1891.** Vertebrate animals of the Crimea. *Zapiski of the Emperor Academy of Sciences, Physical-Mathematical Department*, **68**(4). Typography of Imperial Academy of Sciences, Saint-Petersburg, 484 c. [In Russian].
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A. and Minh B.Q. 2015.** IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **32**: 268–274. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>

- Peskov V.N., Sviridenko E.Yu., Maliuk A.Yu. and Kotenko T.I. 2011.** Intraspecific Variation and Differentiation of Subspecies of the Sand Lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), in Meristic Pholidosis Features in Ukraine. *Vestnik zoologii*, **45**(6): 541–554. [In Russian].
- Podgorodetskyi P.D. 1988.** The Crimea: Nature. Reference edition. Tavria, Simferopol, 192 p. [In Russian].
- Psonis N., Antoniou A., Karameta E., Leache A.D., Kotsakiozi P., Darriba D., Kozlov A., Stamatakis A., Poursanidis D., Kukushkin O., Jablonski D., Crno-brnja-Isailović J., Gherghel I., Lymberakis P. and Poulakakis N. 2018.** Resolving complex phylogeographic patterns in the Balkan Peninsula using closely related wall-lizard species as a model system. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **125**: 100–115. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.021>
- Ratnikov V.Yu. 2004.** To the history of the lizard's fauna in Volga basin. In: Actual problems of herpetology and toxinology, **7**. Institute of Ecology of Volga River Basin of the RAS, Togliatti: 103–111. [In Russian].
- Ratnikov V.Yu. 2009a.** Review of Late Cenozoic remains of the lizards of Eastern-European Plain. *Samar'skaya Luka: Problems of regional and global ecology*, **18**(1): 111–115. [In Russian].
- Ratnikov V.Yu. 2009b.** Fossil remains of recent amphibians and reptiles species as a material for the study of their geographical ranges. *Trudy of Institute of Geology of Voronezh State University*, **59**: 91 c. [In Russian].
- Ratnikov V.Yu. 2013a.** Dynamics of palaeogeographical situation on the territory of Eastern Europe in Pleistocene. *Vestnik of Voronezh State University*, **2**: 188–190. [In Russian].
- Ratnikov V.Yu. 2013b.** Occurrence and expansion: if it was not so? *Principy ekologii*, **2**(3): 78–84. [In Russian]. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2013.2901>
- Ratnikov V.Yu. 2014.** Some considerations about speciation and dynamics of the ranges in amphibians and reptiles in Pleistocene. *Amurian zoological journal*, **6**(3): 308–316. [In Russian].
- Ratnikov V.Yu. 2015.** Squamate reptiles from Upper Pleistocene deposits of Emine-Bair-Khoar Cave in the Crimea. Proceedings of All-Russian conference “Biospelaology of the Caucasus and other regions of Russia” (3–4 December 2015, Moscow). Kostroma: 64–65. [In Russian].
- Sagonas K., Poulakakis N., Lymberakis P., Parmakelis A., Pafilis P. and Valakos E.D. 2014.** Molecular systematics and historical biogeography of the green lizards (*Lacerta*) in Greece: Insights from mitochondrial and nuclear DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **76**: 144–154. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.03.013>
- Schmitt T. 2007.** Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, **4**(11): 1–13. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-4-11>
- Schmitt T. and Varga Z. 2012.** Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception? *Frontiers in Zoology*, **9**(22): 1–12. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-9-22>
- Schulte U., Veith M. and Hochkirch A. 2012.** Rapid genetic assimilation of native wall lizard populations (*Podarcis muralis*) through extensive hybridization with introduced lineages. *Molecular Ecology*, **21**(17): 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05693.x>
- Semyonov (Tyan-Shansky) A. 1899.** Several considerations about the past of the Crimean fauna and flora in relation with a record here of a Mountain partridge (*Caccabis chukar* G.R. Gray). *Uchenye zapiski of Emperor Academy of Sciences. Physical-Mathematical Department*, **8**(6): 3–19. [In Russian].
- Simonov E.P. 2008.** Sexual dimorphism analysis of *Lacerta agilis* populations in different native zones of West Siberia. *Sovremennaya herpetologiya*, **8**(1): 39–49. [In Russian].
- Stancovic A., Doan K., Mackiewicz P., Ridush B., Baca M., Gromadka R., Socha P., Weglenski P., Nadachowski A. and Stefaniak K. 2011.** First ancient DNA sequences of the Late Pleistocene red deer (*Cervus elaphus*) from the Crimea, Ukraine. *Quaternary International*, **245**: 262–267. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.05.023>
- Suchow G.F. 1927.** Die Zauneidechse aus der Krim (*Lacerta agilis tauridica* subsp. nov.). *Zbirnyk prats' Zoolohichnogo Muzeju*, **2**(2): 83–87. (*Pratsi of Physical-Mathematical Department of Ukrainian Academy of Sciences*, **4**(4): 327–331.).
- Suchow G.F. 1948.** Review of the lizards of subgenus *Lacerta* (Sauria) found in the USSR. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **7**(3): 101–117. [In Russian].
- Sviridenko E.Yu. and Kukushkin O.V. 2005a.** To the morphological characteristic of the sand lizard (*Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927) from south-western part of the Crimean Upland. Proceedings of International scientific-practical conference, dedicated to 70th anniversary of Tsentralno-Chernozyomnyi State Nature Reserve “Study and Conservation of natural ecosystems of nature reserves of forest-steppe zone” (22–26 May 2005, Zapovednyi, Kursk Region). Kursk, 348–352. [In Russian].
- Sviridenko E.Yu. and Kukushkin O.V. 2005b.** Notes on the distribution and number of the sand lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae) in the Mountain Crimea. *Proceedings of the First Conference of the Ukrainian Herpetological Society* (10–12 October 2005, Kyiv). Zoomuseum NMNH, NASU, Kyiv: 158–161. [In Russian].
- Sviridenko E.Yu. and Popov V.N. 2007.** Materials on ecology of *Lacerta agilis* and *Podarcis taurica* (Reptilia,

- Lacertidae) in Crimea. *Naukovyi visnyk Uzhhorods'kogo universitetu. Series Biology*, **21**: 124–127. [In Russian].
- Syromyatnikova E.V., Doronin I.V. and Baryshnikov G.F. 2017.** Pleistocene herpetofauna of the Caucasus. Materials of 10th All-Russian Meeting on the survey of Quaternary period “Fundamental problems of Quarter: results of the study and main directions of future research” (25–29 September 2017, Moscow). Moscow: 407–408. [In Russian].
- Szczerbak N.N. 1966.** Amphibians and reptiles of the Crimea (Herpetologia Taurica). Naukova dumka, Kiev, 240 p. [In Russian].
- Terentjev P.V. and Chernov S.A. 1949.** Guid-book on Reptiles and Amphibians. The 3rd, revised edition. Sovetskaya nauka, Moscow, 340 p. [In Russian].
- Tsemsh O.I. 1939.** To systematics and geographical distribution of amphibians and reptiles on Ukraine. *T.G. Shevchenko Kyiv State University. Student's scientific papers*, **4**: 103–117. [In Ukrainian].
- Tuniyev B.S. 1990.** On the Independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile Speciation. *Asiatic Herpetological Research*, **3**: 67–84.
- Tuniyev B.S. 1995.** On the Mediterranean influence of the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and its main xerophylous refugia. *Russian Journal of Herpetology*, **2**(2): 95–119.
- Tuniyev S.B. and Tuniyev B.S. 2008.** Intraspecific variation of the Sand lizard (*Lacerta agilis*) from the Western Caucasus and description of a new subspecies *Lacerta agilis mzymtensis* ssp. nov. (Reptilia: Sauria). *Russian Journal of Herpetology*, **15**(1): 55–66.
- Tzedakis P.C., Emerson B.C. and Hewitt G.M. 2013.** Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology and Evolution*, **28**(12): 696–704. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.001>
- Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer V., Tegelström H. and Fumagalli L. 2006.** Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology*, **15**: 3425–3437. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03031.x>
- Vakhrushev B.A. and Miroschnichenko I.A. 2008.** Evolution of karst landscapes of the Mountain Crimea. *Zapiski of Taurida National University. Geography*, **21**(60): 292–301. [In Russian].
- Ved' I.P. 2000.** Climatic atlas of the Crimea. Tavriya-Plus, Simferopol, 120 c. [In Russian].
- Vremir M. and Rudush B. 2005.** The Emine-Bair-Khosar “Mega-Trap” (Ukraine). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung Österreichischen Akademie Wissenschaften*. **14**: 235–239.
- Warren D.L., Glor R.E. and Turelli M. 2010.** ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, **33**: 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Yablokov A.V., Baranov A.S. and Rozanov A.S. 1981.** Geographical variation of non-metrical characters of colour pattern in a sand lizard (*Lacerta agilis* L.). *Vestnik zoologii*, **2**: 14–21. [In Russian].
- Yanina T.A. 2012.** Neopleistocene of Ponto-Caspian region: biostratigraphy, paleogeography, correlation. Geographical Faculty of Moscow State University, Moscow, 264 p. [In Russian].
- Yefimov R.V., Zavalov E.V., Pomazenko O.A. and Tabachishin V.G. 2008.** Genetic structure features of *Vipera nikolskii* and *Vipera berus* populations in zones of their sympatric habitation in Volga Region. *Samar-skaya Luka: Problems of regional and global ecology*, **17**(4): 718–722. [In Russian].
- Zinenko O. 2004.** New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederya, Grubant & Rudavaeva, 1986 and *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine. *Mertensiella*, **15**: 17–28.
- Zinenko O.I., Drabkin P.L. and Rudyk O.M. 2005.** Contact zone between two subspecies of the Sand lizard: *Lacerta agilis exigua* Eichw., 1831 and *Lacerta agilis chersonensis* Andr., 1832 in three regions of the Left-bank Ukraine. In: Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (12–16 August 2013, Saint-Petersburg). Saint-Petersburg: 109–112.
- Zinenko O. 2006.** Habitats of *Vipera berus nikolskii* in Ukraine. In: Herpetologia Bonnensis II: Proceedings of the 13th Congress of the Society Europaea Herpetology. Bonn: 205–209.
- Zinenko O.I. and Goncharenko L.A. 2011.** Catalogue of collections of the Museum of Nature at V.N. Karazin's Kharkiv National University. Reptiles (Reptilia): Rhynchocephalia; Squamata: Lizards (Sauria), Amphisbaenians (Amphisbaenia). V.N. Karazin's Kharkiv National University, Kharkiv, 100 p. [In Russian].
- Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L., Bakiev A., Shyryaev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Yu., Duisebajeva T., Nilson G., Orlov N.L., Tuniyev S., Ananjeva N.B., Murphy R.W. and Joger U. 2015.** Mitochondrial phylogeny shows multiply independent ecological transition and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **84**: 85–100. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.12.005>