

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-
квалификационной работы (диссертации)

**ФИЛОГЕНИЯ, СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЯЩЕРИЦ
РОДА *LACERTA* LINNAEUS, 1758 НА КАВКАЗЕ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ**

Доронина Марина Анатольевна

06.06.01 – Биологические науки

03.02.04 – Зоология

Научный руководитель:

д.б.н., профессор Ананьева Наталия Борисовна

ЗИН РАН
Санкт-Петербург 2021

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования

Одним из центров таксономического разнообразия зеленых ящериц рода *Lacerta* Linnaeus 1758, включающего по современным представлениям 10 видов (Kornilios et al., 2019 a), выступает Кавказ. Здесь обитает три вида рода – прыткая, *Lacerta agilis* Linnaeus 1758, представленная шестью подвидами, номинативный подвид средней ящерицы, *L. m. media* Lantz et Cyrén 1920 и полосатая ящерица, *L. strigata* Eichwald 1831, рассматриваемая как монотипический вид (Uetz et al., 2020; www.lacerta.de).

На протяжении всей истории герпетологических исследований Кавказ относили к наиболее уникальным с точки зрения биоразнообразия территориям Северной Евразии. Согласно результатам изучения уровня эндемизма рептилий Западной Палеарктики (Ficetola et al., 2018) Кавказ входит в число наиболее значимых регионов.

Изучение систематики и филогенетических взаимоотношений зеленых ящериц на Кавказе ведется явно недостаточно. Так, в ситуации с *L. agilis* исследования в регионе не получили развития после работы С.А. Калябиной-Хауф (2003). В настоящее время статус *L. a. boemica* Suchow 1929 предлагается повысить до видового как в первоначальной публикации Г.Ф. Сухова (Suchow, 1929), в то время как ряд других кавказских подвидов свести в младшие синонимы *L. a. exigua* Eichwald 1831 (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Claudia et al., 2014). Молекулярно-генетические исследования *L. a. ioriensis* Peters et Muskhelischwili, 1968 и *L. a. mzymtensis* Tuniyev et Tuniyev, 2008 не проводились вовсе.

L. media – представитель надвидового комплекса *Lacerta (trilineata)*, находится в фокусе исследований филогении и филогеографии зеленых ящериц (Kornilios et al., 2019 a). Данный вид разделяют на пять подвидов, чей таксономический статус ставится под сомнение некоторыми специалистами (Ahmadzadeh et al., 2013). В этой связи актуальным становится вопрос о типовых экземплярах и, как следствие, типовой территории (= типовом местонахождении, type locality) для номинативного подвида.

Остаются неизученными филогеография и филогенетические взаимоотношения популяций *L. strigata* в регионе, их таксономический статус; в то же время по результатам исследования внешней морфологии иранские популяции предлагалось обозначить как самостоятельный подвид (Schmidtler, 1986 a).

В настоящее время отсутствует ясность с определением времени появления и расселения представителей рода. Обнаружение в северокавказском позднемиоценовом местонахождении «Солнечнодольск» ископаемых костных фрагментов *L. trilineata* (Čerňanský, Syromyatnikova, 2019) ставят под сомнение существующие сценарии филогенеза комплекса, рассматривающие в качестве областей дивергенции основных

филогенетических клад Малоазиатское нагорье (Анатолию) и район Эгейского моря в плиоцене – раннем плейстоцене (Ahmadzadeh et al., 2013 а; Kornilios et al., 2019 б), или в позднем миоцене – раннем плиоцене (Sagonas et al., 2014). В отношении *L. media* также имеется противоречивая информация: на основе сведений по палеогеографии региона, время вселения средней ящерицы в горный Дагестан относят к сармату (поздний миоцен) (Мазанаева, Туниев, 2011), а в Южную Осетию – к концу миоцена – середине плиоцена (Лотиев, Туниев, 2017), тогда как по молекулярно-генетическим датировкам вид появился примерно 3.5 млн лет назад в позднем плиоцене (Ahmadzadeh et al., 2013 б; Kornilios et al., 2019 б), или примерно 7.12 млн лет назад в позднем миоцене (Sagonas et al., 2014).

Значительный пробел существует в изучении ареалов зеленых ящериц. До настоящего времени только в коллективной монографии «Прыткая ящерица» (Яблоков, отв. ред., 1976) можно найти достаточно полный кадастр находок вида в регионе и попытку комплексного анализа его ареала. Аналогичные работы по *L. media* и *L. strigata* отсутствуют. Существующие публикации по хорологии ящериц на Кавказе основаны на эмпирическом методе изучения географического распространения видов. В настоящее время ареалогические (хорологические) исследования в зоологии вобрали в себя значительный арсенал ГИС-программ (см. Лисовский и др., 2020). К сожалению, среди отечественных публикаций герпетогеографических (по терминологии Л.Я. Боркина и С.Н. Литвинчука (2013)) работ с применением ГИС пока явно недостаточно (Ананьева и др., 2019). В то же время в некоторых зарубежных публикациях зачастую даются искаженные и даже ошибочные представления о распространении зеленых ящериц в регионе (к примеру – Honegger, 1981; Troidl, Troidl, 2000, 2001; Ahmadzadeh et al., 2013 а и др.). Вероятно, одна из причин этого кроется в ошибках при определении их видовой и подвидовой принадлежности. Последнее было выявлено при работе с коллекциями Британского музея естественной истории (www.nhm.ac.uk/our-science/collections.html), Дрезденского зоологического музея, Зенкенбергского музея естественной истории (www.sesam.senckenberg.de/) и др., в базе Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (www.gbif.org). Кроме того, Кавказ выделяется среди других регионов Европы (если проводить ее южную границу по Главному Кавказскому хребту) разнообразием представленных здесь типов климата по Кеппену-Гейгеру (Peel et al., 2008), что делает эту территорию крайне удобной площадкой для биоклиматического моделирования.

Немаловажным является то обстоятельство, что ряд обозначенных таксонов ящериц включены в региональные и национальные списки охраняемых таксонов животных (Красные книги); это подчеркивает актуальность данного исследования с позиции изучения и сохранения генетического разнообразия. Молекулярно-генетические данные

позволяют выделить наиболее уникальные популяции и обосновать необходимость их охраны.

Вышесказанное говорит о необходимости более обстоятельного исследования филогении, систематики и распространения ящериц рода *Lacerta* на Кавказе и сопредельных территориях.

Цель и задачи исследования

Цель работы заключается в комплексном изучении филогении, систематики и распространения ящериц рода *Lacerta* на Кавказе и сопредельной территории. Для решения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Провести номенклатурную ревизию зеленых ящериц Кавказа, включающую установление типовых экземпляров.
2. На основе молекулярно-генетических данных оценить видовое и внутривидовое разнообразие обозначенных представителей рода.
3. Уточнить таксономический статус спорных форм зеленых ящериц, описанных с территории Кавказа.
4. Составить кадастр находок ящериц рода *Lacerta* на Кавказе и сопредельной территории, на его основе провести анализ их ареалов с применением современных ГИС-программ и выявлением особенностей хорологии.

Научная новизна работы. Изучены филогенетические связи ящериц рода *Lacerta*, уточнен таксономический статус ряда форм, оценена практическая применимость гена COI (DNA barcoding) для молекулярной идентификации представителей рода. В ходе исследований четыре подвидовых названия предложено свести в младшие синонимы. Была проведена ревизия типовых экземпляров, включившая выделение двух лектотипов. Дополнена и обобщена информация по распространению всех видов рода на Кавказе, что позволило составить наиболее полные на данный момент базы данных по хорологии таксонов; проведен анализ их ареалов с применением современных ГИС-программ.

Апробация работы. Результаты исследования были изложены на VI Всероссийской конференции с международным участием «Горные экосистемы и их компоненты (Нальчик, 11–16 сентября 2017 г.), Историко-экологическом семинаре сектора истории эволюционной теории и экологии Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН (Санкт-Петербург, 3 октября 2017 г.), Седьмом международном съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН «Современное состояние и перспективы изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся Евразии» (Махачкала, 8–12 октября 2018 г.), Отчетной научной сессии Зоологического института РАН по итогам работ 2017 и 2018 гг. (Санкт-

Петербург, 10–12 апреля 2018 г., 15–17 апреля 2019 г.), Второй международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран «Современная герпетология: проблемы и пути их решения» (Санкт-Петербург, 25–27 ноября 2019 г.), Международном съезде Китайского герпетологического общества «Chinese Herpetological Society 2019 Annual Conference» (Наньчун, 18–21 октября 2019 г.), XLI Международной годичной научной конференции Санкт-Петербургского отделения Российского национального комитета по истории и философии науки и техники РАН «Ученый и эпоха: к 170-летию со дня рождения Н.И. Кареева и С.В. Ковалевской» (Санкт-Петербург, 26–30 октября 2020 г.), IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Экология и управление природопользованием» (Томск, 27 ноября 2020 г.); запланированы выступления на VIII Всероссийской конференции с международным участием «Горные экосистемы и их компоненты» (Нальчик, 20–25 сентября 2021 г.), Восьмом международном съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования в Евразии» (Звенигород, 3–9 октября 2021 г.) и «International Conference on Herpetological Biodiversity and Conservation in Eurasian Countries» (Ченду, 2–5 ноября 2021 г.).

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты исследования расширяют научные представления о фауне, экологии и распространении ящериц Кавказа и сопредельных территорий. Использование зеленых ящериц как модельной группы, характеризующейся морфологическим и генетическим полиморфизмом, широкой экологической радиацией, особым зоогеографическим статусом, вносит важный вклад в понимание процессов формирования биологического разнообразия, видообразования и фауногенеза Кавказа и Северной Евразии, а также общих механизмов эволюции рептилий. Полученные нуклеотидные последовательности генов могут быть использованы в молекулярно-филогенетических исследованиях как рода *Lacerta*, так и чешуйчатых рептилий в целом. Данные по географическому распространению таксонов могут быть применены для уточнения схем общего зоогеографического районирования Северной Евразии, проведения сравнительных зоогеографических исследований в регионе, а также использоваться в вузовских курсах общей зоологии, зоологии позвоночных и герпетологии. Результаты работы послужили основой для составления соответствующих разделов в международных герпетологических базах данных («www.lacerta.de» и «The Reptile Database»). Полученные данные могут использоваться для проектирования новых особо охраняемых природных территорий (ООПТ) на Кавказе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфологический анализ. При описании внешней морфологии ящериц была принята традиционная схема, используемая рядом авторов (Банников и др., 1977; Arnold et al. 2007). Промеры, мм: L. – длина тела от кончика морды до клоакальной щели; L. cd. – длина хвоста; Pil. – расстояние от кончика морды до заднего края теменных щитков; Lt. c. – ширина головы, измеренная на уровне барабанных щитков; Al. c. – высота головы в районе затылочного щитка. Фолидоз: Na. – число и расположение задненосовых щитков (слева – справа); Lab. – количество верхнегубных щитков (слева – справа); F. l. – количество верхнегубных щитков спереди от подглазничного (слева – справа); S. l. – количество нижнегубных щитков (слева – справа); C. s.1 – количество нижнечелюстных щитков (слева – справа); C. s.2 – количество пар соприкасающихся нижнечелюстных щитков; Mas. – наличие и размер центральновисочного щитка (слева – справа); Тум. – наличие барабанного щитка (слева – справа); Sup. gran. – количество гранул между верхнересничными и надглазничными щитками (слева – справа), а также наличие разрывов в их ряду; Sup. – количество верхневисочных щитков (слева – справа); G. – количество горловых чешуй по линии между серединой воротника и соединением нижнечелюстных щитков; Col. – количество увеличенных щитков в горловом воротнике; Sq. – количество спинных чешуй в одном поперечном ряду вокруг середины тела; Ventr.1 – количество продольных рядов брюшных щитков; Ventr.2 – количество поперечных рядов брюшных щитков; P. fm. – количество бедренных пор (слева – справа); Inter fm. – количество чешуй между рядами бедренных пор; Pr. an.1 – количество преанальных щитков в первом ряду; Pr. an.2 – количество увеличенных преанальных щитков; An. i. – отношение длины анального щитка к его ширине. Все промеры выполняли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Изучение фолидоза проведено под стереоскопическим микроскопом МСП-1. Названия цветов даны по шкале Бондарцева (1954).

Анализ распространения. Материалами для исследования послужили коллекции 20 научных учреждений и ВУЗов, в том числе Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, ZISP), Зоологического музея Московского государственного университета (Москва, ZMMU), Харьковского национального университета им. В.И. Каразина (Харьков, MNKhU), Национального музея естественной истории (Вашингтон, USNM), собственные полевые исследования 2009–2021 гг., архив И.С. Даревского а также литературные данные. Полученный объем данных позволяет проводить достоверные построения. На сегодняшний день собственная база данных по находкам зеленых ящериц включает 1994 локалитета (Рис. 1).

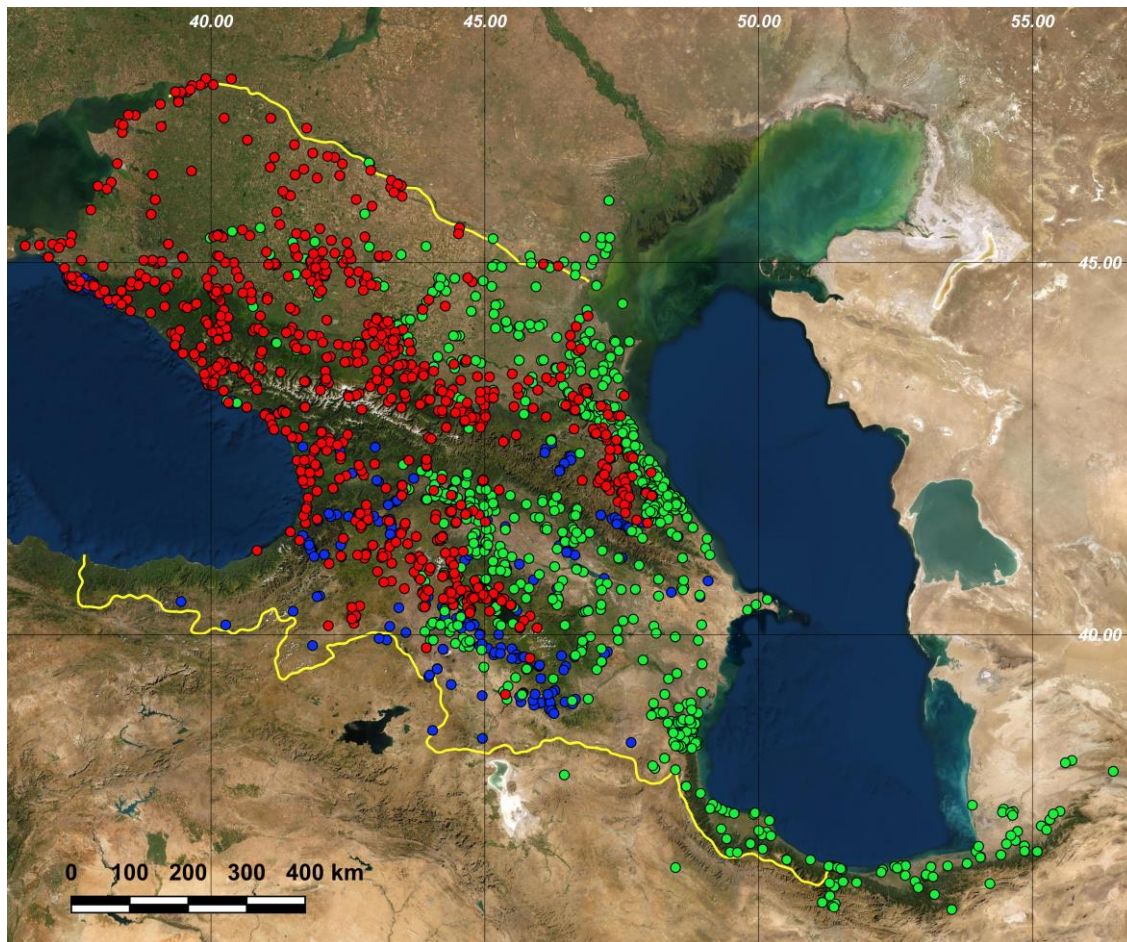


Рис. 1. Карта точек регистрации ящериц рода *Lacerta* на Кавказе и сопредельных территориях: красные – *L. agilis*; синие – *L. media*; зеленые – *L. strigata*.

Определение географических координат (десятичных, до четвертого знака после точки) и высоты точек регистрации ящериц в полевых условиях проводили с помощью GPS навигатора (Garmin). При работе с музейными коллекциями и литературными источниками были использованы интерактивные карты (www.wikimapia.org и www.maps.google.ru), а их локализация была определена исходя из известных биотопических предпочтений ящериц. За одну точку был принят локалитет, удаленный от близлежащего на расстояние не менее 1 км, что обусловлено как спецификой работы с ГИС, так и данными об индивидуальных перемещениях зеленых ящериц (Тертышников и др., 1976). Расчёты по описательной статистике выполнены с применением программы Statistica v. 7.0.

Распределение точек регистрации по территории региона показано на картах, созданных с помощью программы Quantum GIS (QGIS) v. 3.10.2 (www.qgis.org/ru/site/). На них продемонстрирован точечный (дискретный) метод построения карт – первый этап исследования географического распространения видов. На втором этапе в QGIS был реализован сеточный (растровый) метод, или метод формальных квадратов (терминология по: Воронов и др., 2002) – выделение области с заданными размерами (квадраты со

стороной, соответствующей 15 км местности, т. е. площадью 225 км²), в пределах которой известна хотя бы одна точка; также построены так называемые тепловые карты (heatmap) с цветовой градацией количества находок каждого вида и количества видов в стандартном квадрате. При ранжировании территории было использовано следующее цветовое обозначении: белый – отсутствие находок в пределах условного квадрата, синий – 1 точка, зеленый – 1-5, красный – 5-10. На тепловой карте распределения числа видов ящериц белый цвет квадрата обозначает отсутствие в нем находок, синий – присутствие 1 вида, зеленый – 2, красный – 3.

Сеточный метод был применен для создания последней версии атласа амфибий и рептилий Европы (Sillero et al., 2014; <https://www.seh-herpetology.org/distribution-atlas>), карт ареалов зеленых ящериц в Красных книгах Краснодарского края (Островских, 2017; Туниев, Островских, 2017; Туниев Б.С., Туниев С.Б., 2017; Туниев С.Б, Туниев Б.С., 2017) и Южной Осетии (Туниев, Лотиев, 2017 а, б).

На третьем этапе было проведено эколого-климатическое ГИС-моделирование ареалов ящериц с использованием 19 параметров среды (предикторов Bio 1 – Bio 19), отражающих данные по температуре и осадкам территории (Busby, 1991), а также высотам, которые позволяют провести интерполяцию наблюдаемых данных с 1950 по 2000 гг. (Current) (Hijmans et al., 2005). Эти данные были получены из базы Worldclim (<http://www.worldclime.org>) в разрешении 30 угловых секунд или ~ 1 км на пиксель в районе экватора.

На начальном этапе производилась оценка значимости всех биоклиматических переменных. В дальнейшем для построения модели были исключены коррелирующие друг с другом предикторы. Для этого были рассчитаны коэффициент корреляции Пирсона для всех пар предикторов с помощью ENMTools v. 1.4.3 (Warren et al., 2010). В дальнейшем была исключена переменная из коррелированной пары с $|r| > 0.7$, соотнесенная менее биологически важной на основании известных предпочтений для изученных видов (Щербак и др., 1976; Ahmadzadeh et al., 2013 а; Kafash et al., 2019; данные автора). Полученный набор данных содержал 6 биоклиматических предикторов: Bio 2 (среднесуточная амплитуда, среднее для месяца, max – min), Bio 6 (минимальная температура наиболее холодного месяца, $\times 10$, °C), Bio 7 (годовой размах температур, $\times 10$, °C), Bio 8 (средняя температура наиболее влажного сезона, $\times 10$, °C), Bio 10 (средняя температура наиболее жаркого сезона. $\times 10$, °C), Bio 14 (осадки наиболее сухого месяца, мм), Bio 15 (сезонность осадков, CV) и Bio 19 (осадки наиболее холодного сезона, мм).

С помощью программы ENMTools были удалены локалитеты, близко расположенные друг к другу и находящиеся в одном и том же квадрате (1×1 км). При

моделировании применили программу MaxEnt (Maximum Entropy Species Distribution Modelling) v. 3.4.1 (www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/), в которой экстраполяция пространственного распределения биологических видов проводится методом максимальной энтропии (Elith et al., 2011). С ее помощью созданы карты наиболее вероятных областей распространения (пригодности местообитаний) ящериц и определен вклад (в %) каждого фактора в построение модели.

Чтобы правильно параметризовать модели, оценивалось выполнение различных комбинаций из десяти вариантов настройки MaxEnt (от 0.5 до 5.0 с шагом 0.5; см. Vences et al., 2017). Самый подходящий вариант модели был параметризован с коэффициентом регуляризации 1.0 (30 повторов). Применялись настройки по умолчанию, т.е. задействованы все классы пространственных объектов, максимальное количество итераций (500) и максимальное количество фоновых точек (10000) (Phillips, Dudík, 2008). Для тестирования полученных моделей были использованы 25% точек. Был применен метод «складного ножа» (jackknife analysis) для оценки относительного вклада переменных в модель MaxEnt.

Достоверность модели оценена с использованием встроенной функции построения кривой AUC (area under receiver operating characteristic (ROC) curve), отражающей чувствительность вида к параметрам и его специфичность. Значение индекса AUC выше 0.75 и близкое к единице означает высокую степень достоверности (Elith, 2002). Визуализацию карт MaxEnt проведена с помощью программы DIVA-GIS v. 7.5.0 (www.diva-gis.org) (Scheldeman, van Zonneveld, 2010).

Для оценки перекрытия экологических (эколого-климатических) ниш при помощи ENMTools был вычислен индекс Шенера (Schoener's D) (D) и стандартизированное расстояние Хеллингера (Hellinger's I) (I) значение которых статистически измеряется от нуля – в случае полного отсутствия перекрытия ниш, до единицы – в случае их идентичности; по этой причине этот показатель получил название теста идентичности, I-test. Его рекомендуется проводить со всеми предикторами в 100-кратной повторности (100 реплик) (Warren et al., 2010). Высокая эффективность использования индекса D ранее была показана на примере партеногенетических и двуполых видов ящериц рода *Darevskia* 1999 (Petrosyan et al., 2020).

Молекулярно-генетический анализ. Для выделения геномной ДНК были использованы части регенерированных хвостов или фаланги пальцев передних конечностей ящериц, фиксированные в 96% этаноле. Ваучерные экземпляры хранятся в коллекции Зоологического института РАН (ZISP) и Зоологическом музее МГУ (ZMMU). В филогенетический анализ были включены 576 последовательностей (COI, сyt *b* мтДНК

и beta-fib intron 7 яДНК) от трех видов – *L. agilis*, *L. media* и *L. strigata*. Из них 235 получены в ходе проведения исследований, а 341 взят из GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/>) (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Godinho et al., 2005; Ahmadzadeh et al., 2013 a; Saberi-Pirooz et al., 2021).

Выделение тотальной ДНК было проведено стандартным солевым методом с лизированием протеиназой К (Aljanabi, Martinez, 1997).

Аmplification участка гена первой субъединицы цитохром оксидазы (COI, 643 п.н.) мтДНК была осуществлена с использованием универсальных праймеров UTF 5'-TGT AAA ACG ACG GCC AGT TCT CAA CCA AYC AYA ARG AYA TYG G-3' и UTR 5'-CAG GAA ACA GCT ATG ACT ARA CTT CTG GRT GKC CRA ARA AYC A-3' (Lissovsky et al., 2010) при следующих условиях: начальная денатурация 95°C – 3 мин; затем 30 циклов 95°C – 30 с, 50°C – 30 с, 72°C – 50 с, завершающий синтез 72°C – 5 мин.

Аmplification участка митохондриального гена цитохрома *b* (*cyt b*, 1143 п.н.) осуществляла с использованием ПЦР-амплификатора T100TM Thermal Cycler (Bio-Rad) и праймеров 5' – GCC CCA AAA TAA GGA GAT GG – 3' и 5'– TAG TGA TGG GGG ATT AAA GC – 3' (Marzahn et al., 2016; Кукушкин и др., 2020) 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.).

Для амплификации фрагмента ядерного гена интрона 7 бета-фибриногена (*i7 β-fib*, 483 п.н.) яДНК была использована пара праймеров FIB-BI7U 5'-GGA GAA AAC AGG ACA ATG ACA ATT CAC-3' и FIB-BI7L 5'-TCC CCA GTA GTA TCT GCC ATT AGG GTT-3' (Prychitko, Moore, 1997) при следующих условиях: начальная денатурация 95°C – 3 мин; затем 30 циклов 95°C – 30 с, 60°C – 30 с, 72°C – 50 с, завершающий синтез 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 буфера (10 мМ Tris-HCl, pH 8.3, 50 мМ KCl) и 2 ед. Taq-полимеразы (Thermo Scientific). Секвенирование проводилось на генетическом анализаторе ABI PRIZM 3500xL (Applied Biosystems). Полученные последовательности были депонированы в GenBank NCBI.

Выравнивание последовательностей было проведено в программах Geneious Prime 2021.0.1 (<https://www.geneious.com>) и AliView 1.6 (Larsson, 2014). Филогенетические отношения были реконструированы с использованием метода Байеса (Bayesian analysis, BA) в программе Mr. Bayes 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001; Ronquist, Huelsenbeck, 2003; Altekar et al., 2004) и методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) в программном пакете MEGA X (Kumar et al., 2018). Для BA использованы 5 млн

генераций; статистическая надежность узлов ML-деревьев оценена путем бутстреп-анализа (1500 псевдореplik). Устойчивость узлов дендограмм в случае Байесова анализа было оценено с помощью расчета апостериорных вероятностей. Уровень поддержки узлов 0.95 – высокий, 0.90 – 0.95 – средний, менее 0.90 – неподдержанный. Значения бутстреп-поддержек в ML-анализе: более 75 % - достоверная, 50 – 75 % - тенденция, менее 50 % - отсутствие поддержки (Felsenstein, 2004).

Выбор модели эволюции для нуклеотидных последовательностей проведена в программе MrModeltest 2.4 (Nylander, 2004) с использованием информационного критерия Акаике (AIC). Были выбраны следующие модели для *cyt b*: *L. agilis* – НКУ (Hasegawa-Kishino-Yano) с параметрами I = 0.4761 и G = 0.6867; *L. media* – GTR (General Time Reversible) с параметрами I = 0.3909 и G = 0.7440; *L. strigata* – НКУ (Hasegawa-Kishino-Yano) с параметром G = 0.2050. Для COI была выбрана модель НКУ (Hasegawa-Kishino-Yano) с параметрами I = 0.1950 и G = 0.2523. Графические изображения деревьев получены с помощью программы FigTree 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>). Построение сети гаплотипов осуществлялось методом TCS в программе PopART (Leigh, Bryant, 2015). При анализе генетической изменчивости с использованием программы DnaSP v.5.10.01 (Librado, Rozas, 2009) вычислены следующие параметры: общее количество полиморфных позиций (S), общее количество замен (η), количество гаплотипов (H), разнообразие гаплотипов (h), разнообразие нуклеотидов на сайт (π), среднее количество нуклеотидных замен (K), значение теста Таджimy (Tajima's D) и тест на нейтральность Фу (Fu's Fs). Генетические дистанции (*p*-дистанции) вычисляли в программе MEGA X.

Для изучения внутривидовой структуры *L. agilis* в анализ были включены последовательности из работ Калябиной-Хауф, Ананьевой (2004) и Андреса с соавторами (Andres et al., 2014), *L. media* – Ахмадзаде с соавторами (Ahmadzadeh et al., 2013 a), *L. strigata* – Сабери-Пируз с соавторами (Saber-Pirooz et al., 2021).

Для проведения анализа таксономических границ по молекулярно-генетическим признакам были использованы алгоритмы ASAP (Automated simultaneous analysis phylogenetics) (Sarkar et al., 2008) и ABGD (Automatic barcode gap discovery) (Puillandre et al., 2012). Они позволяют выявить условные молекулярные операционные таксономические единицы (Molecular phylogenetic taxonomic units, MOTU), представляющие собой монофилетические клады неопределенного ранга. Анализ проводили с использованием следующих параметров: Pmin (минимальная априорная дистанция) = 0.01, Pmax (максимальная априорная дистанция) = 0.1, X (относительная ширина интервала) = 0.5; была использована матрица попарных K80-дистанций.

Сокращения названий научных учреждений: NHM – Natural History Museum, London, England, UK; NMNH – Зоологический музей им. Н.Н. Щербака Национального научно-природоведческого музея Национальной академии наук Украины, Киев, Украина; NMKhNU – Музей природы Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина, Харьков, Украина; NMG – Национальный музей Грузии им. Симона Джанашиа (ранее – Кавказский музей), Тбилиси, Грузия; NMNO – Национальный музей Республики Северная Осетия–Алания, Владикавказ, Россия; ZISP – Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Ревизия типовых экземпляров зеленых ящериц.

Ключевой фигурой в истории изучения ящериц рода *Lacerta* в первой половине XX в. можно признать Георгия Федоровича Сухова (1899–1942). Учитывая непреходящий интерес специалистов к описанным Суховым таксонам, была проведена ревизия их номенклатурных типовых экземпляров, с разрешением ряда спорных моментов.

***Lacerta agilis caucasica* Suchow, 1927a: 55 [nomen praeoccupatum]**

Как следует из первоначальной публикации, таксон, классифицированный автором как «Rasse» (подразумевался подвидовой статус), был описан по собственным сборам 1921–1926 гг., коллекциям ZISP, NMNH, Полтавского краеведческого музея, а также с использованием данных по морфологии ящериц из Национального музея Грузии в Тифлисе (= Национальный музей Грузии им. Симона Джанашиа), предоставленных В.Н. Ростомбековым. Речь идет о серии синтипов (ICZN, ст. 73.2). В двух таблицах с данными по внешней морфологии 168 кавказских особей даются лишь следующие указания на места их сбора: «Ziskaukasien und Kuban», «Kaukasische Berge und Transkaukasien» (Suchow, 1927 а, р. 55–56), т.е. Предкавказье и Кубань; Кавказские горы и Закавказье.

Согласно ICZN данный триномен следует считать невалидным младшим первичным омонимом (ст. 57.2) (non *Lacerta caucasica* Méhely, 1909 = *Darevskia caucasica* (Méhely, 1909)). Это название было использовано Суховым еще дважды в публикации с описанием *L. a. tauridica* (Suchow, 1927 б) и по изменчивости внешней морфологии прыткой ящерицы (Suchow, 1927 в); к настоящему времени оно вышло из употребления.

П.В. Терентьев и С.А. Чернов (1936, 1940, 1949) рассматривали данный таксон как синоним *L. a. exigua*. Действительно, на момент написания определителей Терентьева и Чернова на Кавказе было известно два валидных подвида прыткой ящерицы – *L. a. boetica* и *L. a. exigua*. С большой вероятностью можно допустить, что Сухов сам указал на это данным авторам, работая со вторым из них в ЗИН АН СССР и консультируя его в

вопросах систематики рода *Lacerta* Linnaeus, 1758 для других публикаций (Доронин, Доронина, 2019). С территории, откуда у Сухова мог быть материал, описаны *Lacerta boemica* Suchow, 1929, *L. a. brevicaudata* Peters, 1958 и *L. a. grusinica* Peters, 1960. Безошибочно идентифицировать всю типовую серию *L. a. caucasica* не представляется сейчас возможным. Это же мнение было высказано С.А. Калябиной-Хауф и Н.Б. Ананьевой (2004), приравнявших *L. a. caucasica* к «*L. a. ssp.*» (с. 92).

Годом опубликования названия *L. a. caucasica* следует считать не 1926 (Терентьев, Чернов, 1940, 1949; Bischoff, 1984; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), а 1927 г., как это указано на обложке выпуска журнала *Zoologischer Anzeiger* с описанием.

Р. Мертенс и Г. Вермут (Mertens, Wermuth, 1960) в списке синонимов *L. a. exigua* под знаком вопроса привели неправильное последующее написание ((ICZN, ст. 33.3) подвидового эпитета «*kaukasica*» (s. 102), которое было использовано в некоторых публикациях (Bischoff, 1984; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

***Lacerta boemica* Suchow, 1929: 117 (115)**

Автор указал, что описание вида основано на изучении 57 самцов и 36 самок ящериц, пойманных им летом 1928 г. в окрестностях Владикавказа, т.е. речь идет о серии синтипов (ICZN, ст. 73.2). В настоящее время их бóльшая часть находится в ZISP (58 экз.) и NHM (11 экз.); один синтип был обнаружен в NMNO, куда он был передан из личной коллекции Л.Б. Беме (1895–1954) – зоолога, в честь которого Сухов назвал данный таксон. На принадлежность к типовой серии однозначно указывают даты сбора, локалитет и сборщик. Местонахождение еще 23 экз. остается неизвестным.

Для обеспечения стабильности номенклатуры экземпляр ZISP № 30363 был обозначен в качестве лектотипа *Lacerta boemica* Suchow, 1926. Это соответствует рекомендации 74D ICZN выбирать синтип для обозначения лектотипа из коллекции учреждения, где хранится большинство типов автора названия и (или) коллекции, с которыми он работал.

Лектотип (по: Доронин, Доронина, 2020) *Lacerta boemica* Suchow, 1929. ZISP № 30363 (Рис. 2), «Окр. Владикавказа» (= Россия, Северная Осетия–Алания, г. Владикавказ), 43°03'18.3"N 44°40'52.4"E, 660 м над ур. м., 07.1928, coll. Г.Ф. Сухов.

Описание лектотипа *Lacerta boemica* Suchow, 1929. Половозрелый самец. L. – 91; L. cd. – 147; Pil. – 22; Lt. c. – 16.6; Al. c. – 13.9; Na. – 2/1 с обеих сторон; Lab. – 7/7; F. l. – 4/4. S. l. – 6/6; C. s.1 – 5/6; C. s.2 – 3; Mas. – крупный с обеих сторон; Тум. – отсутствует с обеих сторон; Sup. gran. – 3/1; Sup. – 1/1; G. – 21; Col. – 8; Sq. – 50; Ventr.1 – 27; Ventr. 2 – 6; P. fm. – 17/17; Inter fm. – 2; Pr. an.1 – 5; Pr. an.2 – 1; An. i. – 2.08.

Окраска фиксированного экземпляра. Общий фон верхней части тела – темно-травяно-зеленый. Пилеус оливково-желтый, с выраженным темным рисунком. Горло, бока и низ головы, включительно до груди, темно-зеленые, заметно темнее, чем общий фон. Светлая центральная затылочная полоса выражена хорошо. Вдоль спины расположен двойной ряд крупных темных пятен. По бокам тела тянется ряд темных пятен. Фон нижней части тела – оливково-желтый. Низ тела покрыт зеленовато-серыми пятнами, занимающими практически всю поверхность брюшных щитков в центральной части и уменьшающимися по площади в направлении к горлу и анальной области.

Паралектотипы *Lacerta boemica* Suchow, 1929. ZISP № 16210, 16 экз. Россия, Северная Осетия–Алания, Владикавказ, «Поля, огороды и кладбище у жел.[езной] дор.[оги]», 31.07.1926, coll. Г.Ф. Сухов; ZISP № 30358-30362, 30364-30398.1, 41 экз., «Окр. Владикавказа» (= Россия, Северная Осетия–Алания, Владикавказ), 07.1926, coll. Г.Ф. Сухов; NHM № 1960.1.4.26–30, 5 экз., Россия, Северная Осетия–Алания, г. Владикавказ, [лето] 1928, coll. Г.Ф. Сухов; NHM № 1965.337–342, 6 экз., Россия, Северная Осетия–Алания, г. Владикавказ, 1.08.1928, coll. Г.Ф. Сухов; NMNO без №, Россия, Северная Осетия–Алания, г. Владикавказ, [лето] 1928, coll. Г.Ф. Сухов.

В публикации 1948 г. Сухов указал г. Дзауджикау, название, которое носил Владикавказ с 1944 по 1954 гг., как «Terra typica» для таксона *Lacerta exigua boemica* (комбинация, возникшая вследствие возведения в ранг вида *L. exigua*). Здесь, а также в последующих публикациях (Mertens, Vermut, 1960; Даревский и др., 1976; Bischoff, 1984; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), для типового местонахождения отсутствует указание окрестностей города. Действительно, на «Карте Кавказского края» 1926 г. обозначенные на этикетке места сбора типовых экземпляров «Поля, огороды и кладбище у жел.[езной] дор.[оги]» относились к северо-восточной окрестности города, а на карте РККА 1938 г. эта территория вошла в границы Владикавказа (http://retromap.ru/m/#1419365_43.022219,44.739761). В настоящее время здесь расположен район старого Госпитального кладбища и промышленная зона.

Типовые экземпляры в NHM были выявлены только в 2019 г. при изучении сборов Л.А. Ланца, которому Сухов передал часть типовой серии (Ineich et al., 2019). В коллекции ZISP хранятся особи ящерицы Беме, собранные Суховым на территории Владикавказа (№ 12485, 15152, 16340) и в его окрестностях (№ 15227) летом 1929 г и 1930 г., однако, их нельзя отнести к типовой серии, так как в первоначальной публикации четко указан 1928 как год сбора синтипов, а рукопись с описанием вида была подана в редакцию журнала 18.01.1929.

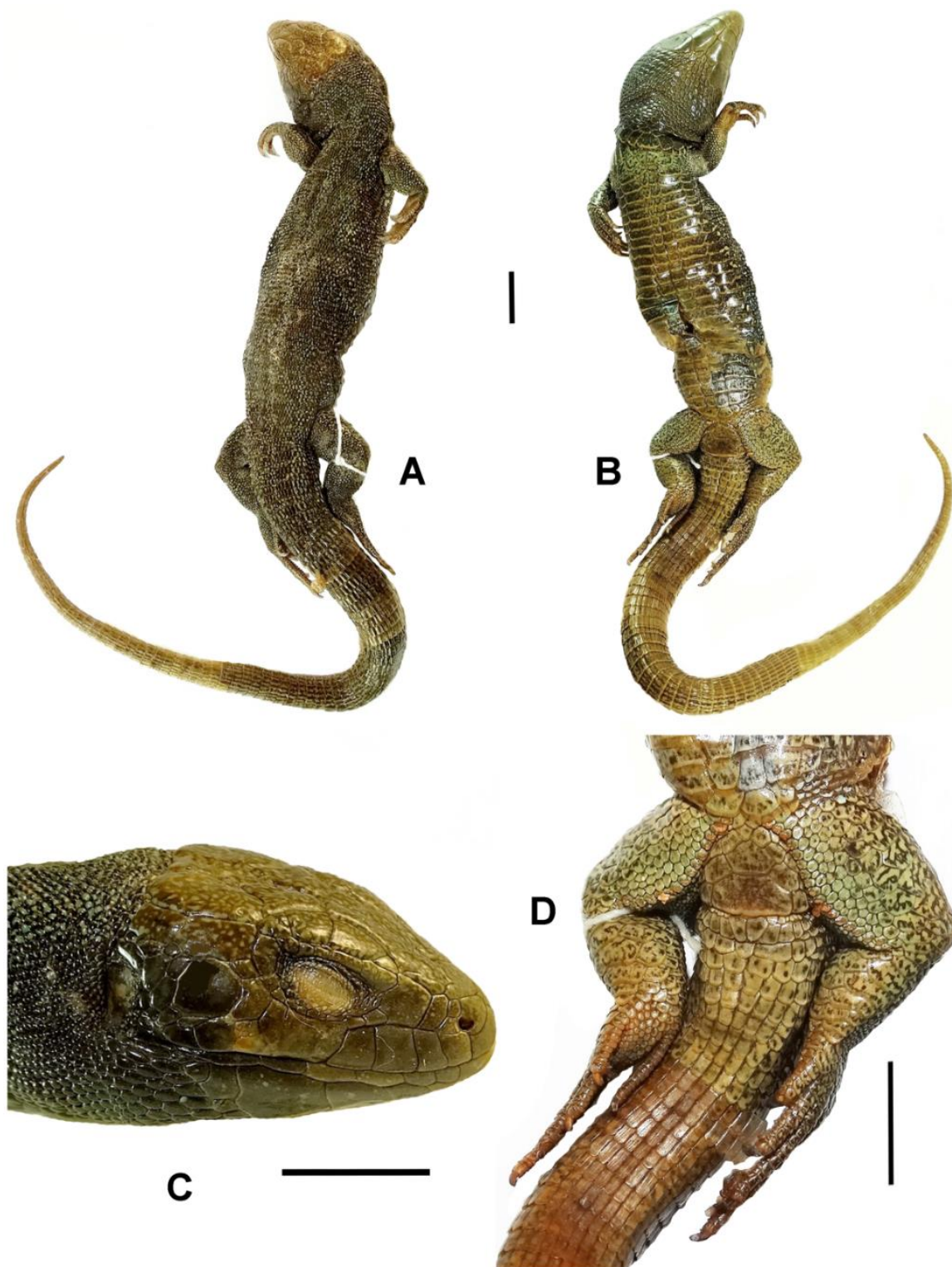


Рис. 2. Лектотип *Lacerta boemica* (ZISP № 30363): А – вид сверху; В – вид снизу; С – голова, вид слева; D – анальная область. Длина масштабной линии – 1 см.

***Lacerta viridis media* Lantz et Cyrén, 1920: 33**

В 1920 г. Л.А. Ланц и О. Сирен выделили из кавказских и переднеазиатских «*Lacerta viridis*» новый подвид *Lacerta viridis media*, сопоставив его с *L. viridis strigata* (Lantz and Cyrén 1920). Эта работа, опубликованная 10.02.1920 в журнале «Bulletin de la Société

zoologique de France», полностью соответствует требованиям Международного кодекса зоологической номенклатуры (ICZN, 1999) к пригодным названиям (ст. 11, 12).

При обсуждении ареала нового таксона Ланц и Сирен привели следующие географические пункты, откуда им были известны экземпляры нового подвида: долина реки Чорох, между Батуми и Артвином, Боржоми, окрестности Тифлиса, разные локалитеты в долине реки Аракс, Персидский Курдистан, к западу от озера Урмия и Новороссийск (Р. 35, Lantz, Cyrén, 1920). Поскольку авторы описания не обозначили голотип, все экземпляры, использованные для описания нового подвида, должны считаться синтипами (ICZN ст. 73.2). В данном случае до обозначения лектотипа типовым местонахождением считается совокупность всех мест, откуда происходит типовая серия (ст. 73.2.3, 76.1). Во введении они сослались на свои сборы и коллекцию Кавказского музея, но не указали конкретные экземпляры и их номера.

Без обозначения лектотипа Р. Мертенс и Л. Мюллер (Mertens, Müller, 1940) рестриктировали типовое местонахождение («terra typica restricta») для *L. trilineata media* как Тифлис (= Тбилиси), что противоречит ICZN (ст. 76). Тем не менее, практически все последующие исследователи указывали столицу Грузии как «terra typica» (Nettmann, Rykena, 1984; Schmidtler, 1986 б; Leviton et al., 1992; Bischoff, 2003; Ananjeva et al., 2006; и др.). Единственное исключение – публикация Г.Ф. Сухова (1948), в которой он обозначил в качестве таковой Боржоми. Вероятно, он ориентировался на синтип из коллекции ZISP, пойманный в районе этого города-курорта на юго-западе Грузии.

В публикации И. Шмида с соавторами сказано о наличии лектотипа *L. media*: «Lectotype. BMNH 1960.1.4.38, designated by Mertens & Müller (1940)» (Р. 38, Šmíd et al., 2014). В действительности в процитированной ими публикации Мертенса и Мюллера есть только «terra typica restricta», но отсутствует даже упоминание конкретных типовых экземпляров и/или мест их хранения. Указание Шмида с соавторами также нельзя считать валидным обозначением лектотипа, т.к. оно не соответствует ICZN (ст. 74.7.3) (см.: The Bulletin of zoological nomenclature 2003).

На 1 декабря 2018 г. достоверно было известно о 17 синтипах в коллекции ZISP, NHM и NMG, из которых 10 были ранее утрачены. Для обеспечения стабильности номенклатуры экземпляр ZISP 17128 был обозначен в качестве лектотипа *Lacerta viridis media* Lantz et Cyrén, 1920.

В коллекции ZISP хранится значительная часть типовых экземпляров таксонов ящериц, описанных Ланцем и Сиреном (*Apathya cappadocica urmiana* Lantz et Suchov, 1934, *Eremias zarudnyi* Lantz, 1928, *L. praticola pontica* Lantz et Cyrén, 1918, *L. saxicola* var. *parvula* Lantz et Cyrén, 1913, *L. s. obscura* Lantz et Cyrén, 1936, *L. viridis media* Lantz et

Cyrén, 1920), а также личной коллекции Ланца (Ineich, Doronin, 2017; Ineich et al., 2017). Это соответствует рекомендации 74D ICZN выбирать синтип для обозначения лектотипа из коллекции учреждения, где хранится большинство типов автора названия и (или) коллекции с которыми он работал.

Лектотип (по: Доронин, Доронина, 2020) *Lacerta viridis media* Lantz et Cyrén, 1920. ZISP № 12387 (Рис. 3) (в коллекции Ланца № 676 R), Грузия, Самцхе-Джавахети, окр. г. Боржоми, долина р. Квабисхеви (= Квабис-цхали, Квабистскари), 41°47'12.1"N, 43°14'20.6"E, 1025 м н.у.м., 30.05.1914. Coll.: Л.А. Ланц.

Описание лектотипа *Lacerta viridis media* Lantz et Cyrén, 1920. Половозрелая самка. L. – 98; L. cd. – 192; Pil. – 20.2; Lt. с. – 12.9; Al. с. – 11.6; Lab. – 7/7; F. l. – 4/4. S. l. – 6/6; C. s.1 – 4/4; C. s.2 – 3; Mas. не выражен с обеих сторон; Тум. присутствует с обеих сторон; Sup. gran. – 10/10 (ряд гранул не прерывистый); Sup. – 2/2; G. – 19; Col. – 11; Sq. – 49; Ventr.1 – 27; Ventr.2 – 6; P. fm. – 14/15 (ряд пор не доходит до коленного сгиба); Inter fm. – 2; Pr. an.1 – 8; Pr. an.2 – 2; An. i. – 1.6.

Окраска фиксированного экземпляра. Общий фон верхней части тела – синевато-зеленый. Пилеус светло-коричневый, без выраженного рисунка. Светлая центральная затылочная полоса практически не выражена и слабо прослеживается только в центральной части спины. На спине имеются немногочисленные мелкие черные пятнышки, занимающие по размеру одну-три чешуи. Светлые височные полосы обрамлены сверху и снизу рядами черных пятен неправильной формы. Нижние боковые полосы образованы прерывистым рядом вытянутых пятен, более светлых, чем височные полосы и также обрамленных черными пятнами. Нижняя часть тела беловато-желтая.

Паралектотипы *Lacerta viridis media* Lantz et Cyrén, 1920. BMNH 1960.1.4.38 (в коллекции Ланца № 158 R), 1 экз., Грузия, г. Тбилиси, 19.04.1910. Coll.: Л.А. Ланц; BMNH 1960.1.4.25, 1 экз., Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, 1908. Coll.: Л.А. Ланц; NMG 47 (старый № 13 q), 1 экз., Грузия, Самцхе-Джавахети, г. Боржоми, 1.05.1898. Coll.: Г.И. Радде (утрачен); NMG 183 (старый № 23 v), 8 экз., Грузия, Самцхе-Джавахети, г. Боржоми, 1897. Coll.: Г.И. Радде (утрачены); NMG 210 (старый № 23 t), 4 экз., Грузия, Самцхе-Джавахети, г. Боржоми, 1896. Coll.: Г.И. Радде (1 экз. утрачен, в банке сохранился только его хвост); NMG 527 (старый № 100-16), 1 экз., Турция, Хакьяри, район Шемдинли, окр. с. Хелянэ, долина реки Хеланэ-чай (Хиланэ-чай), 12.06.1916. Coll.: участники Урмийской экспедиции.

Судя по записям в каталоге, вероятнее всего в NMG хранились и другие типовые экземпляры этого таксона, но из-за утраты части коллекции точно установить это не представляется сейчас возможным.

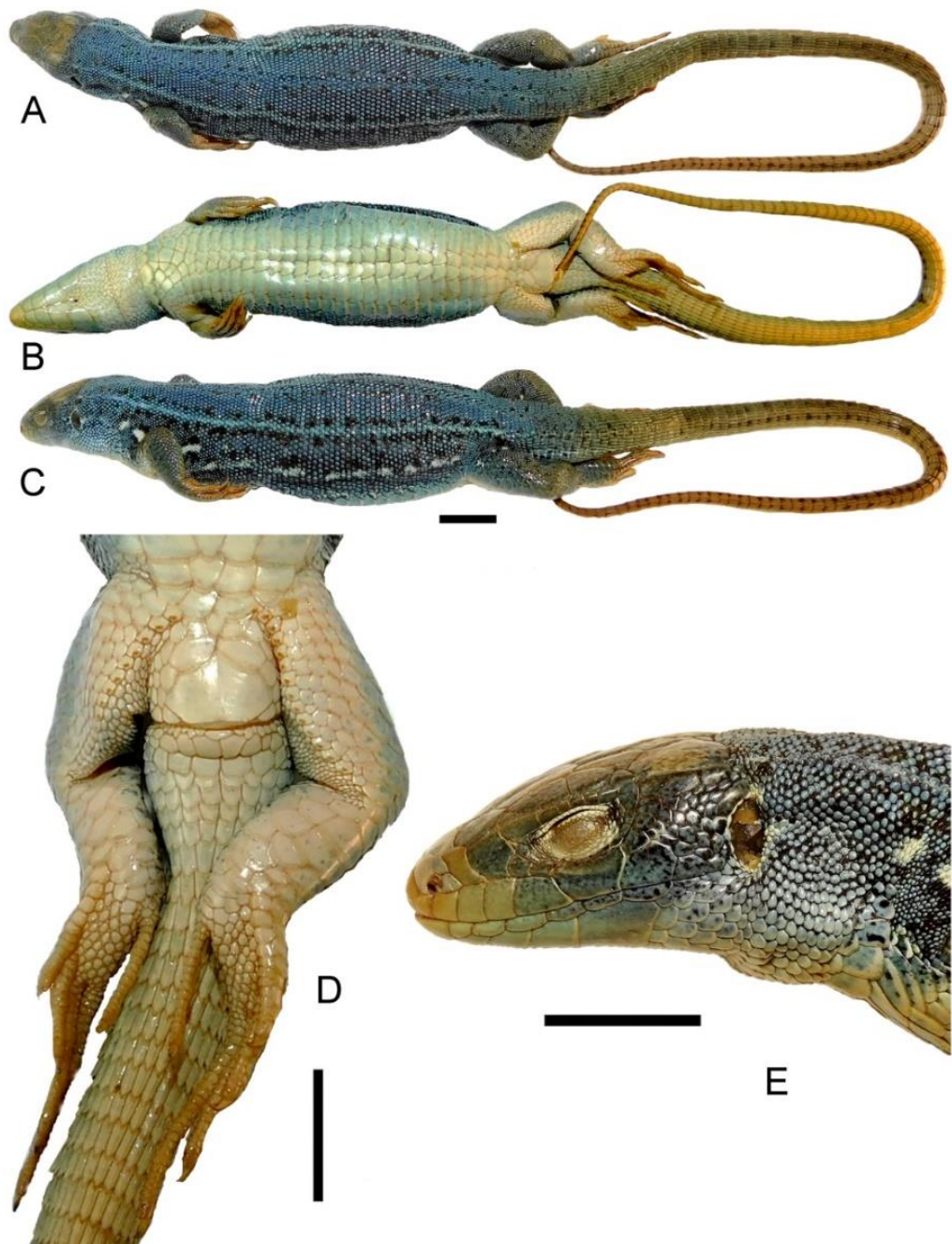


Рис. 3. Лектотип *Lacerta viridis media* (ZISP № 12387): А – вид сверху; В – вид с левого бока; С – вид снизу; D – анальная область; E – голова, вид слева. Длина масштабной линии – 1 см.

В герпетологической коллекции NMKhNU имеется 2 экз. средней ящерицы (первоначально были определены как «*L. viridis* Laur.»), происходящие из коллекции Кавказского музея – № 26692, Турция, «Ольты, Карская обл.» (= Олту, Эрзурум), 1908 и № 26693, Грузия, Кутаиси, 26.04.1904 (Зиненко, Гончаренко, 2011). Вероятнее всего, эти ящерицы были получены из Тифлиса для изучения А.М. Никольским, который жил и работал в Харькове с 1903 по 1942 гг. Однако они не могут быть отнесены к типовой серии, так как указанные локалитеты отсутствуют в перечне Ланца и Сирена. Можно

заклучить, что они были переданы в Харьков до приезда в Тифлис Ланца и не были им изучены.

Возможно, что часть паралектотипов хранится в Гетеборском музее естественной истории (Göteborgs Naturhistoriska Museum), так как большинство сборов Сирена в настоящее время находится в этом учреждении. Но информация о его герпетологической коллекции пока недоступна.

2. Молекулярно-генетические исследования.

L. agilis. 339 исследованных последовательностей гена *cyt b* образуют 155 гаплотипов. Выявлены 192 (16.8 % от общей длины фрагмента) вариабельные позиции, из них – 158 (13.8 %) парсимониинформативные. Соотношение транзиций к трансверсиям составило 6.29. Нуклеотидный состав участка на L-цепи смещен в сторону уменьшения доли гуанина (A – 27.4, T – 31.6, C – 28.8, G – 12.2%). Показатели генетического разнообразия в выборке: S – 191, η – 217, h – 0.969 (± 0.005), π – 0.041 (± 0.001), K – 33.62, Tajima's D – -0.02 ($p > 0.1$), Fu's Fs – -33.4 ($p > 0.1$).

По результатам реконструкции филогенетических взаимоотношений представителей *L. agilis* были получены дендрограммы с разной топологией: первой обособляется либо *L. a. boemica* с вошедшей в эту же кладу *L. a. ioriensis* (проанализирована впервые), либо *L. a. bosnica*. Дендрограмма, полученная методом максимального правдоподобия имела высокие поддержки ветвей в отличие от полученной методом байесова анализа. В связи с этим, в работе представлена первая (Рис. 4). Таким образом утверждение о «кавказском происхождении» прыткой ящерицы (Яблоков, отв. ред., 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004) можно признать верным. Хотя, несовпадение топологии дендрограмм, полученных разными методами, сигнализирует о необходимости дополнительного изучения филогенеза данного вида с использованием других маркеров. Гаплотип с типового местонахождения *L. a. boemica* (г. Владикавказ) обособляется в кладе, либо образует отдельную субкладу с *L. a. ioriensis* и гаплотипами из высокогорных популяций Дагестана.

Далее на дендрограмме происходит разделение на так называемые «восточную» и «западную» группы (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). В «восточной» группе первой выделяется *L. a. bosnica*; на следующем этапе – деление на *L. a. tauridica* и *L. a. exigua*. Все кавказские подвиды, включая *L. a. mzymtensis* (проанализирована впервые), кроме иорской и ящерицы Беме, вошли в кладу *L. a. exigua*. Примечательно, что последовательности мзымтинской прыткой ящерицы оказались идентичными *L. a. grusinica* из окрестностей Адлера, а из Зарамагской котловины (ущелье Адайком, Северная Осетия-Алания)

оказалась генетически близка к *L. a. grusinica* из Абхазии и *L. a. brevicaudata* из Армении (Спандарянское вдхр.).

Можно предположить, что расселение *L. a. boemica* шло с северного макросклона Большого Кавказа в восточном и южном направлениях, а в дальнейшем – северном по территории Предкавказья; проникновение *L. a. exigua* в высокогорья Центрального Кавказа шло как с севера – с равнин Предкавказья, так и с юга – из Закавказья через горные перевалы.

Анализ ASAP/ABGD показал наличие четкого разрыва между значениями популяционной и подвидовой изменчивости (threshold distance = 1.75 %, barcoding gap = 1.7 %). Применение данных алгоритмов позволило выявить в объеме *L. agilis* 9 монофилетических MOTU (Рис. 4). В первую группу вошли следующие подвиды прыткой ящерицы: *L. a. exigua*, *L. a. grusinica*, *L. a. brevicaudata* и *L. a. tzymtensis*, вторая группа – *L. a. tauridica*, подвид *L. a. bosnica* был разделен на 3 хорошо обособленные группы, шестая группа – *L. a. chersonensis*, седьмой группой обе программы выделили «Закарпатскую форму», о которой писали Калябина-Хауф и Ананьева (2004), в восьмую группу вошли подвиды *L. a. agilis*, *L. a. garzoni* и *L. a. argus*, в девятой группе – *L. a. boemica* и *L. a. ioriensis*. Ни одна из программ не выделила ящерицу Беме как потенциальный вид.

Расчет средних генетических *p*-дистанций также продемонстрировал отсутствие сопоставимых с подвидовым уровнем показателей для большинства кавказских подвидов, признаваемых на данный момент (Табл. 1).

На медианной сети хорошо обособляются два гаплотипа, соответствующие двум кавказским подвидам прыткой ящерицы: *L. a. exigua* и *L. a. boemica*, удаленные друг от друга на 51 нуклеотидную замену. Другие подвиды прыткой ящерицы, обитающие на Кавказе, также не сформировали отдельные гаплогруппы (Рис. 5).

В работе также приводятся данные анализа изменчивости маркера ядерной ДНК (интрон 7 β-фибриногена, 483 п. н.) подвидов, обитающих на Кавказе и в Крыму. Всего изучено 67 экземпляров ящериц, подвидовая принадлежность которых определялась по признакам морфологии и географическому положению локалитетов и была подтверждена данными анализа *сyt b*. Генетическая дистанция по изученному маркеру ядерной ДНК между *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* составила $0,019 \pm 0,005$, между *L. a. tauridica* и *L. a. boemica* – $0,023 \pm 0,005$, между *L. a. exigua* и последним – $0,013 \pm 0,004$. Обнаружено 32 гаплотипа, из которых только 2 являются общими для Крыма и Кавказа. Все изученные показатели генетического разнообразия в Крыму оказались выше, чем на Кавказе (Табл. 2).

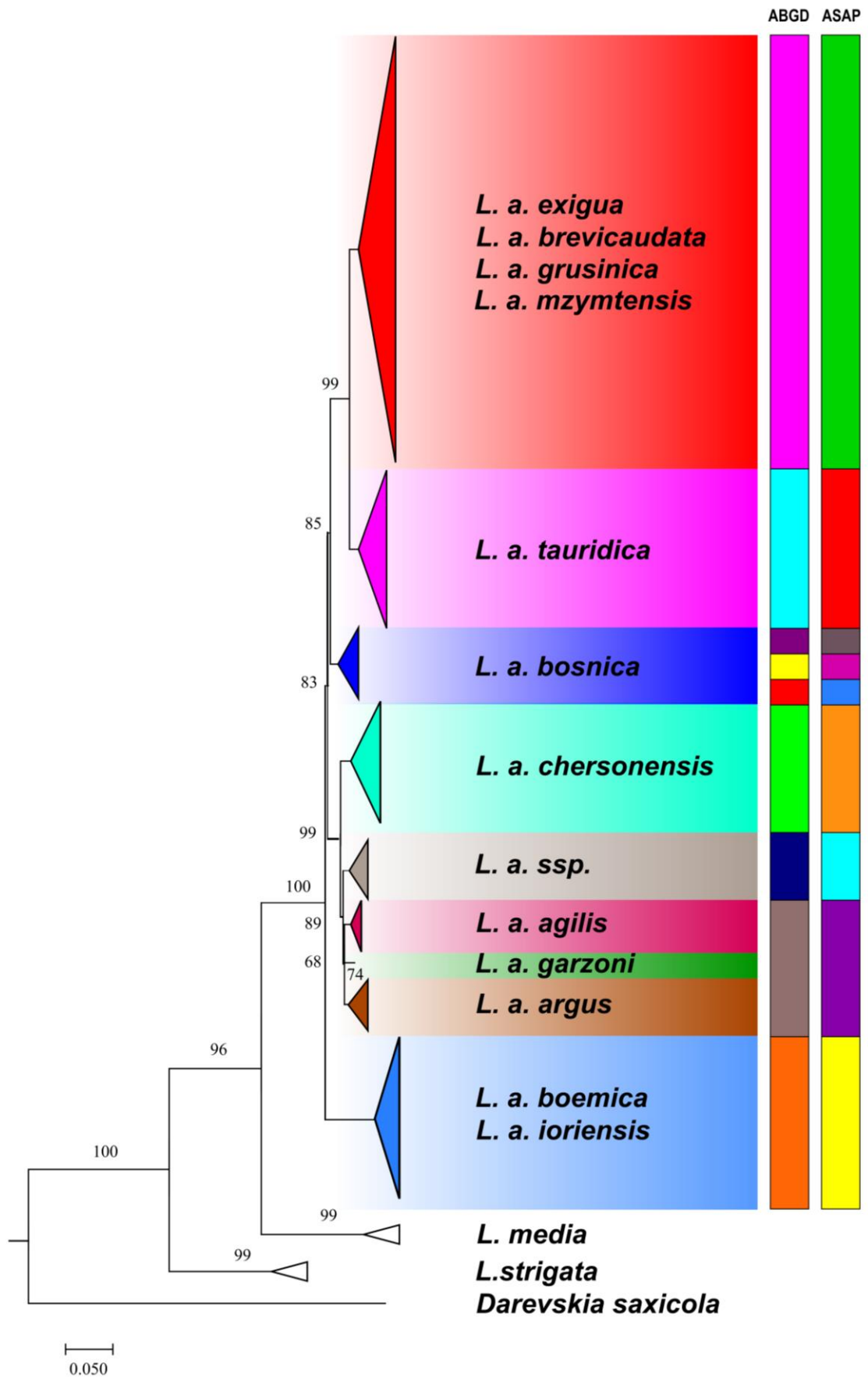


Рис. 4. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа фрагмента гена *cyt b* (1143 п.н.). В узлах указаны бутстрэп-поддержки (BS). В двух столбцах разными цветами указаны выделенные молекулярные операционные таксономические единицы (MOTU).

Таблица 1. Средние генетические p -дистанции (%) (под диагональю) и их стандартные отклонения (над диагональю) между подвидами *Lacerta agilis* по данным анализа последовательностей фрагмента гена *cyt b* (1143 п.н.)

Подвиды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 <i>mzyntensis</i>		0,74	0,74	0,32	0,63	0,83	0,77	0,31	0,20	0,79	0,85	0,47	0,80
2 <i>boemica</i>	7,48		0,25	0,76	0,73	0,81	0,80	0,81	0,80	0,81	0,81	0,70	0,79
3 <i>ioriensis</i>	7,22	1,10		0,75	0,74	0,83	0,82	0,81	0,81	0,82	0,82	0,70	0,82
4 <i>exigua</i>	1,20	7,05	6,66		0,58	0,77	0,72	0,21	0,24	0,74	0,79	0,44	0,75
5 <i>bosnica</i>	5,22	6,85	6,78	4,65		0,68	0,67	0,61	0,60	0,67	0,72	0,60	0,71
6 <i>agilis</i>	6,71	6,83	6,86	5,75	5,86		0,35	0,79	0,78	0,56	0,44	0,75	0,45
7 <i>argus</i>	5,87	6,77	6,70	5,14	5,56	1,34		0,74	0,74	0,54	0,46	0,70	0,48
8 <i>brevicaudata</i>	0,99	7,21	7,02	0,63	4,81	6,05	5,47		0,19	0,76	0,81	0,46	0,76
9 <i>grusinica</i>	0,65	7,13	6,93	0,95	4,76	6,18	5,52	0,70		0,75	0,80	0,45	0,76
10 <i>chersonensis</i>	6,20	7,08	6,97	5,58	5,59	3,09	3,12	5,75	5,87		0,59	0,73	0,54
11 <i>garzoni</i>	6,91	6,81	6,41	5,96	5,96	1,80	2,10	6,26	6,38	3,38		0,77	0,48
12 <i>tauridica</i>	3,13	6,96	6,67	2,56	5,32	5,99	5,28	2,53	2,58	5,97	6,19		0,75
13 <i>ssp.</i>	6,67	6,77	6,80	5,86	6,25	2,25	2,53	6,04	6,21	3,23	2,34	6,22	

По результатам анализа *cyt b*, было показано, что подвиды *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* являются сестринскими, в то время как *L. a. boemica* наиболее дифференцирована от остальных форм *L. agilis* и, возможно, является самостоятельным видом (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Sagonas et al., 2014; Кукушкин и др., 2020). Полученные данные свидетельствуют о конфликте филогеографических гипотез на основе митохондриального и бипарентального маркеров и указывают на необходимость дальнейшего изучения сложной истории вида *L. agilis* с применением молекулярно-генетических методов.

Таблица 2. Генетическое разнообразие в выборках *Lacerta agilis* Крымско-Кавказского региона: n – объем выборки; H – число гаплотипов; h – разнообразие гаплотипов; π – разнообразие нуклеотидов (на сайт); S – общее число полиморфных позиций; K – среднее количество нуклеотидных замен, Fu's F_s – значение F_s -теста.

Группа	n	H	$h \pm SD$	$\pi \pm SD$	S	K	Fu's F_s
Крым	30	22	0,823 ± 0,045	0,013 ± 0,001	20	6,20	-3,88
Кавказ	37	12	0,753 ± 0,042	0,009 ± 0,001	17	4,18	0,65
Вместе	67	32	0,800 ± 0,033	0,012 ± 0,001	30	5,74	–

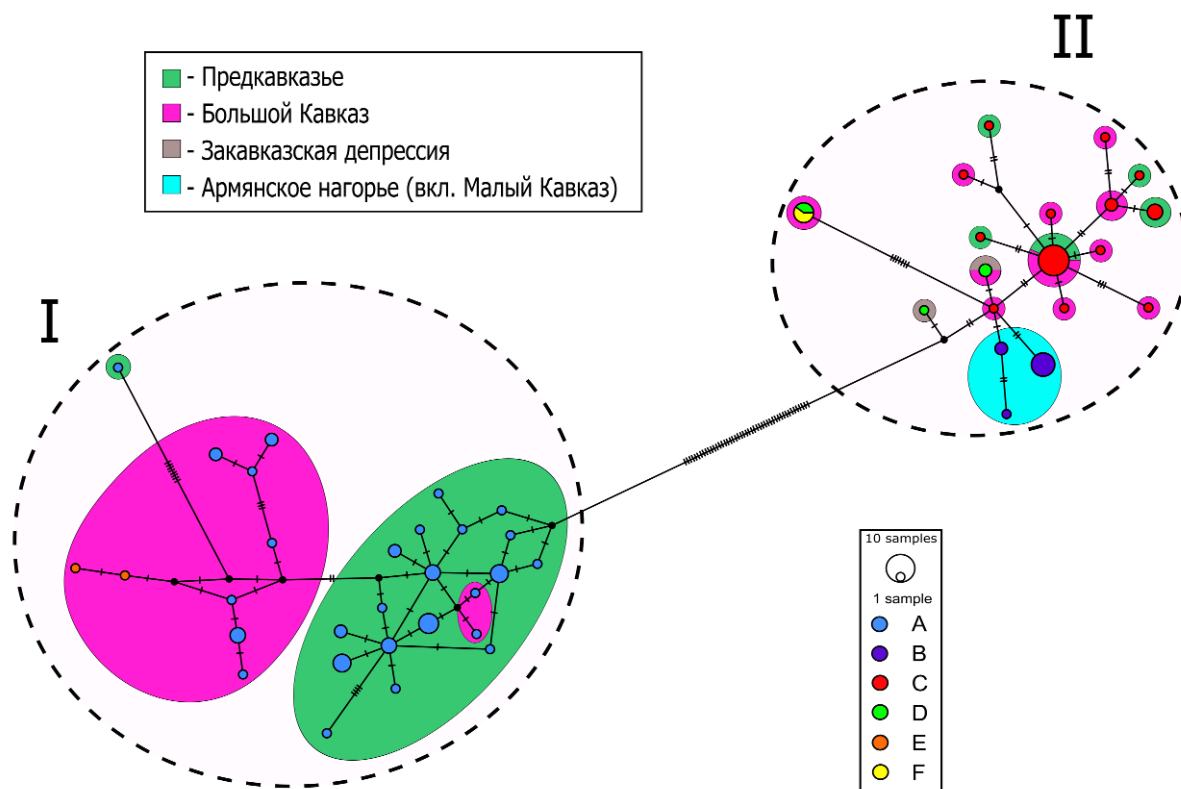


Рис. 5. Медианная сеть гаплотипов *cyt b* представителей *Lacerta agilis* (1143 п.н.) Кавказа. Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип, чей размер пропорционален встречаемости в выборке; цвет кружка соответствует подвидам на Рис. 4: А – *boemica*, В – *brevicaudata*, С – *exigua*, D – *grusinica*, E – *ioriensis*, F – *mzymtensis*. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки – нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий – предсказанные гаплотипы. Цветной заливкой обозначены географические регионы. Пунктирной линией ограничены группы гаплотипов.

На территории Предкавказья (Ставропольский край и Кабардино-Балкария) впервые обнаружены синтопичные популяции *L. a. boemica* и *L. a. exigua* с признаками их гибридизации – особи с аномалиями во внешней морфологии, заимствованной мтДНК и гетерозиготными аллелями фрагмента гена яДНК.

L. media. 39 исследованных последовательности гена *cyt b* образуют 29 гаплотипов. Выявлены 128 (11.2 % от общей длины фрагмента) вариабельные позиции, из них – 109 (9.5 %) парсимониинформативные. Соотношение транзиций к трансверсиям составило 5.85. Нуклеотидный состав участка на L-цепи смещен в сторону уменьшения доли гуанина (А – 26.8, Т – 31.1, С – 30.1, G – 12%). Показатели генетического разнообразия в выборке: S – 128, η – 136, h – 0.964 (± 0.016), π – 0.028 (± 0.005), K – 24.72, Tajima's D – -0.86 ($p > 0.1$), Fu's Fs – 0.132 ($p > 0.1$).

По результатам реконструкции филогенетических взаимоотношений представителей *L. m. media* были получены дендрограммы с идентичной топологией, на которых можно выделить четыре митохондриальных клады (Рис. 6). Последовательности с территории Большого Кавказа вошли в кладу С, внутри которой нет значимой генетической

гетерогенности. Для сравнения, наибольшую структурированность можно увидеть в кладе В. Аналогичное прослеживается при анализе медианной сети гаплотипов: выделяются четыре гаплогруппы (I – IV), наиболее удаленная от всех – IV (Рис. 7). От II группы она отдалена на 25 нуклеотидных замен, от III – на 22, а от I – на 29.

Анализ ASAP/ABGD показал наличие четкого разрыва между значениями популяционной и подвидовой изменчивости (threshold distance = 3.27 %, barcoding gap = 2.20 %). Применение данных алгоритмов позволило выявить в объеме *L. media* соответственно 4 и 5 монофилетических MOTU (Рис. 6). Если в первом случае молекулярные операционные таксономические единицы строго соответствуют признаваемым подвидам средней ящерицы, то во втором дополнительно была делимитирована клада D.

Согласно топологии полученной дендрограммы, первой на подвидовом уровне обособляется пара *L. m. israelica* и *L. m. wolterstorffi*, в дальнейшем – *L. m. ciliciensis* и *L. m. media*. Согласно предшествующим публикациям (Ahmadzadeh et al., 2013 а, б), Малоазиатское нагорье, чьи популяции отличаются наибольшим генетическим разнообразием внутри номинативного подвида средней ящерицы, может рассматриваться как исходная территория, откуда происходило множественное независимое расселение средней ящерицы на Армянское нагорье (включая самые восточные турецкие популяции в районе оз. Ван), в горы Эльбурса на северо-западе Ирана и Загроса на западе Ирана. В процитированной работе (Ahmadzadeh et al., 2013 а) локалитет Араблу на северо-западе Ирана, расположенный на северном склоне потухшего вулкана Сабалан (= Савалан, Савелан или Кухе-Себелан), был отнесен к «Эльбурскому» рефугиуму. С этим нельзя согласиться, поскольку хребет Савелан-Даг, в который входит вулкан, выступает восточной оконечностью Армянского вулканического нагорья (Прохоров, гл. ред., 1976). Кроме того, *L. media* традиционно включают в восточносредиземноморскую зоогеографическую группу видов рептилий, в то время как Эльбурс – рефугиум гирканской герпетофауны (Tuniyev et al., 2019). Представители последней не обитают в районе Сабалана (Anderson, 1999; Kidov, Litvinchuk, 2021).

Безусловно, предковая форма *L. m. media* первоначально проникла на обозначенную территорию с запада, где происходила основная радиация вида (Ahmadzadeh et al., 2013 а, б). Однако, согласно полученной дендрограмме (Рис. 6), на более ранних этапах филогенеза *L. m. media* выделяются популяции восточной части Армянского нагорья и Северного Загроса (клада D). В дальнейшем происходит обособление популяций центральной части Армянского нагорья и Большого Кавказа (С), а на завершающем этапе – Центрального Загроса (А) и восточной части Малоазиатского нагорья (В). Взамен

сценария расселения номинативного подвида с запада на восток и северо-восток, можно предложить противоположное направление – с востока на север, юг и запад. Выводы о становлении ареала *L. m. media* соответствуют схеме, которую предложил Сирен (Syrén, 1924).

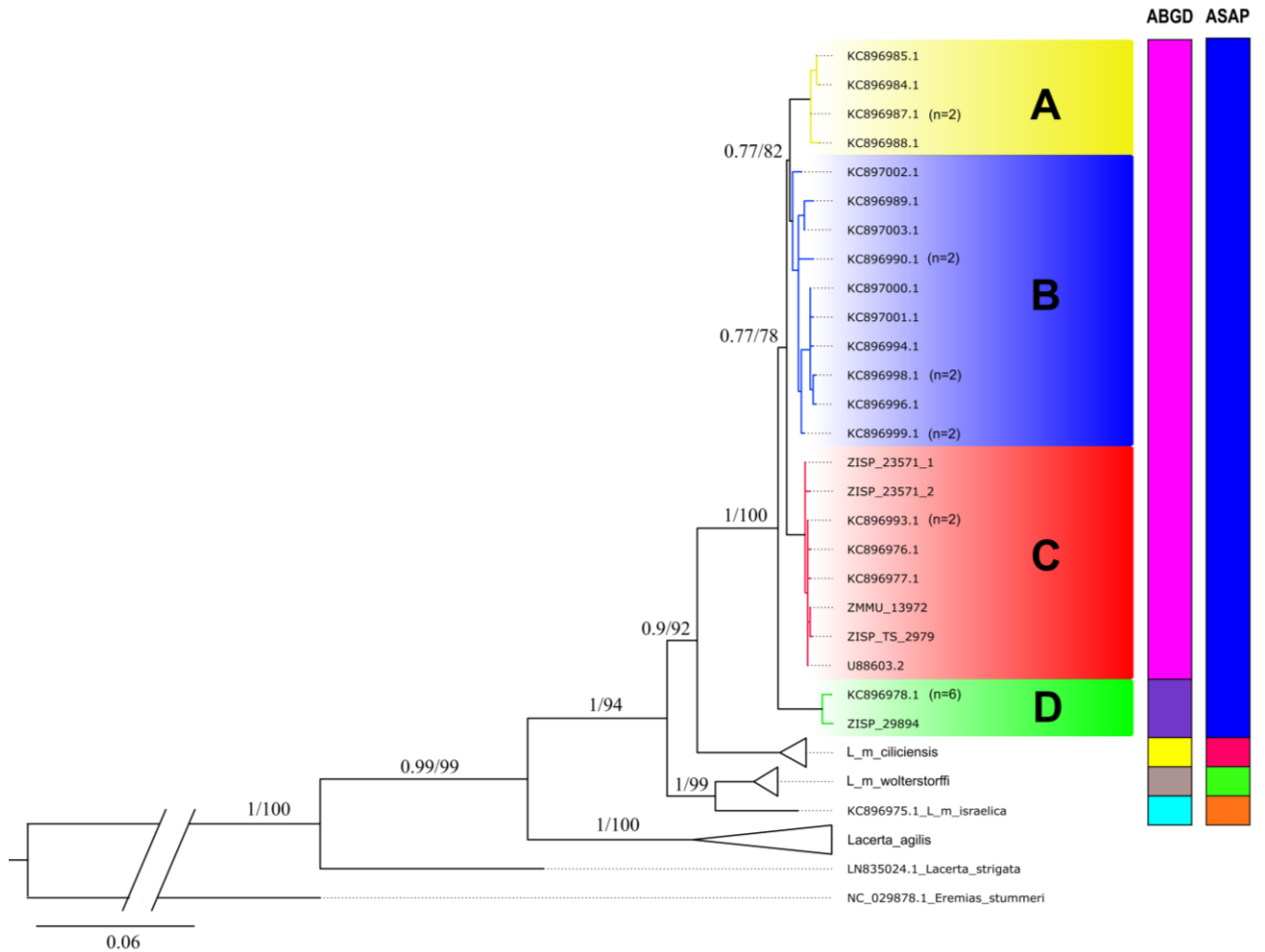


Рис. 6. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta media* по результатам анализа фрагмента гена *cyt b* (1143 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстрэп-поддержки (BA/BS). В двух столбцах разными цветами указаны выделенные молекулярные операционные таксономические единицы (MOTU).

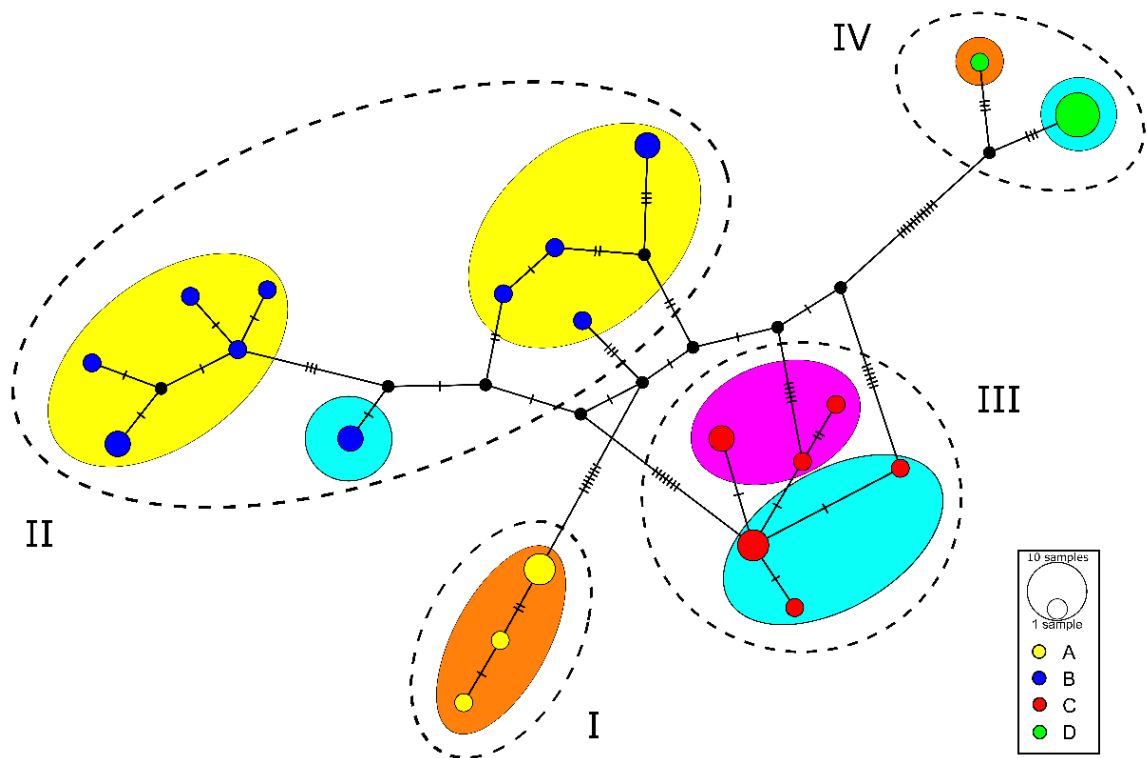


Рис. 7. Медианная сеть гаплотипов *cyt b* представителей *Lacerta m. media* (1143 п.н.). Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип, чей размер пропорционален встречаемости в выборке; цвет кружка соответствует кладе на Рис. 6: А – желтые, В – синие, С – красные, D – зеленые. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки – нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий – предсказанные гаплотипы. Цветной заливкой обозначены географические регионы: оранжевой – Иранское нагорье, желтой – Малоазиатское нагорье, бирюзовой – Армянское нагорье, розовой – Большой Кавказ. Пунктирной линией ограничены группы гаплотипов.

На Армянском нагорье обнаружены представители трех клад (В, С, D) и трех гаплогрупп (II, III, IV), что наглядно продемонстрировано на сети гаплотипов (Рис. 7). Еще одна область, где выявлены несколько клад (А и D) и гаплогрупп (I и IV) – горы Загроса. Эти клады/гаплогруппы генетически максимально удалены друг от друга в выборке *L. m. media*. Обособление популяций, составляющих клады А, В и С, согласно датировкам Ахмадзаде с соавторами (Ahmadzadeh et al., 2013 а), произошло около 650 тыс. лет назад, а D – около 1 млн. лет назад. Вероятно, это было обусловлено климатическими флуктуациями плейстоцена, оказавшими влияние на ландшафты этой горной территории (Kehl, 2009) и хорологию средней ящерицы. К кладе А генетически наиболее близки гаплотипы из Адыямана, входящие в кладу В. Это отражает тесную географическую связь юго-востока Малоазиатского (Восточный Тавр) и севера-запада Иранского (Загрос) нагорий (Atalay et al., 2008). Популяции с этой территории (остан Керманшах) были обозначены Шмидтлером (Schmidtler, 1986 б) как самостоятельная форма «*L. m. media–Zagrosform*».

Обращает на себя внимание отсутствие значимой генетической дистанции в выборке с оконечностей Большого Кавказа, расстояние между которыми по прямой составляет примерно 850 км. Это можно интерпретировать как свидетельство быстрого расселения вида с юга в двух направлениях в обход Главного Кавказского хребта. Однако, нельзя исключать и существование единого циркумкавказского ареала. Он мог распасться во время последнего ледникового (гляциального) максимума (около 22 тыс. лет назад), либо сформироваться (вторично?) в ксеротермический период голоцена (около 4500–2500 лет назад) и разделиться в связи с последующей бореализацией климата. На такой сценарий может указывать наличие изолированных северокавказских популяций другого представителя средиземноморской зоогеографической группы рептилий – оливкового полоза, *Platyceps najadum* (Eichwald, 1831), имеющего в регионе чрезвычайно сходные с *L. media* очертания ареала (Tuniyev, 1995). Снижение в этот период области вероятного распространения (пригодности местообитаний) для обитания средней ящерицы на северо-западе Большого Кавказа было показано при ГИС-моделировании (Доронин и др., 2018).

L. strigata. 73 исследованных последовательности гена *cyt b* *L. strigata* образуют 35 гаплотипов. Выявлены 48 (4.2 % от общей длины фрагмента) вариабельные позиции, из них – 29 (2.5 %) парсимониинформативные. Соотношение транзиций к трансверсиям составило 6.60. Нуклеотидный состав участка на L-цепи смещен в сторону уменьшения доли гуанина (A – 26.5, T – 30.5, C – 30.5, G – 12.5%). Показатели генетического разнообразия в выборке: S – 48, η – 48, h – 0.895 (± 0.024), π – 0.010 (± 0.001), K – 7.99, Tajima's D – -0.63 ($p > 0.1$), Fu's Fs – -3.52 ($p > 0.1$).

Анализ ASAP/ABGD показал наличие четкого разрыва между значениями популяционной и подвидовой изменчивости (threshold distance = 1.40 %, barcoding gap = 3.40 %). Применение данных алгоритмов позволило выявить в объеме *L. strigata* соответственно 2 и 1 монофилетическую MOTU (Рис. 8). В первом случае была делимитирована клада D.

По результатам реконструкции филогенетических взаимоотношений представителей этого вида были получены дендрограммы с идентичной топологией, на которых можно выделить четыре митохондриальных клады (Рис. 8).

Анализ филогенетической дендрограммы и медианной сети гаплотипов говорит о том, что на более ранних этапах филогенеза возникла популяция Западно-Туркменской низменности (включая Горганскую равнину) – клада D или IV группа гаплотипов (Рис. 9). Отсюда полосатая ящерица по горной цепи Эльбурса (клада C, группа гаплотипов III) расселились по Армянскому нагорью, Закавказской депрессии и южному макросклону Большого Кавказа (клада B, группа гаплотипов II) вплоть до Черноморского побережья.

Параллельно через Восточный Кавказ вид проник на северный склон Большого Кавказа и в Предкавказье (клада А, группа гаплотипов I).

В семи изученных синтопичных и симпатричных популяциях *L. agilis* и *L. strigata* (Абхазия: г. Сухум; Россия: с. Александровское, ст-ца Зольская, г. Махачкала, г. Пятигорск, ст-ца Старопавловская; Грузия: пгт Тианети) генетические признаки межвидовой гибридизации не обнаружены.

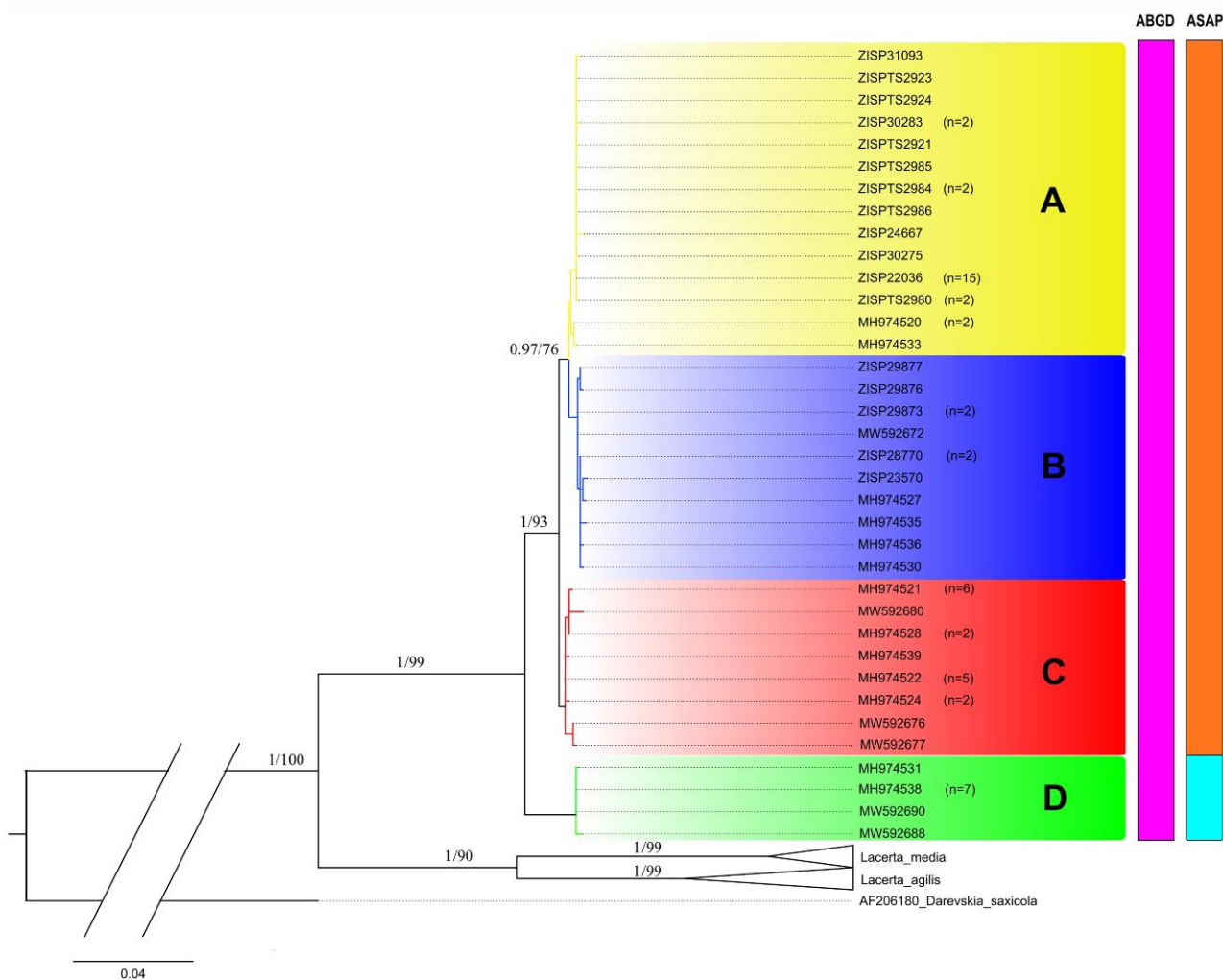


Рис. 8. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta strigata* по результатам анализа фрагмента гена *cyt b* (1143 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстрэп-поддержки (BA/BS). В двух столбцах разными цветами указаны выделенные молекулярные операционные таксономические единицы (MOTU).

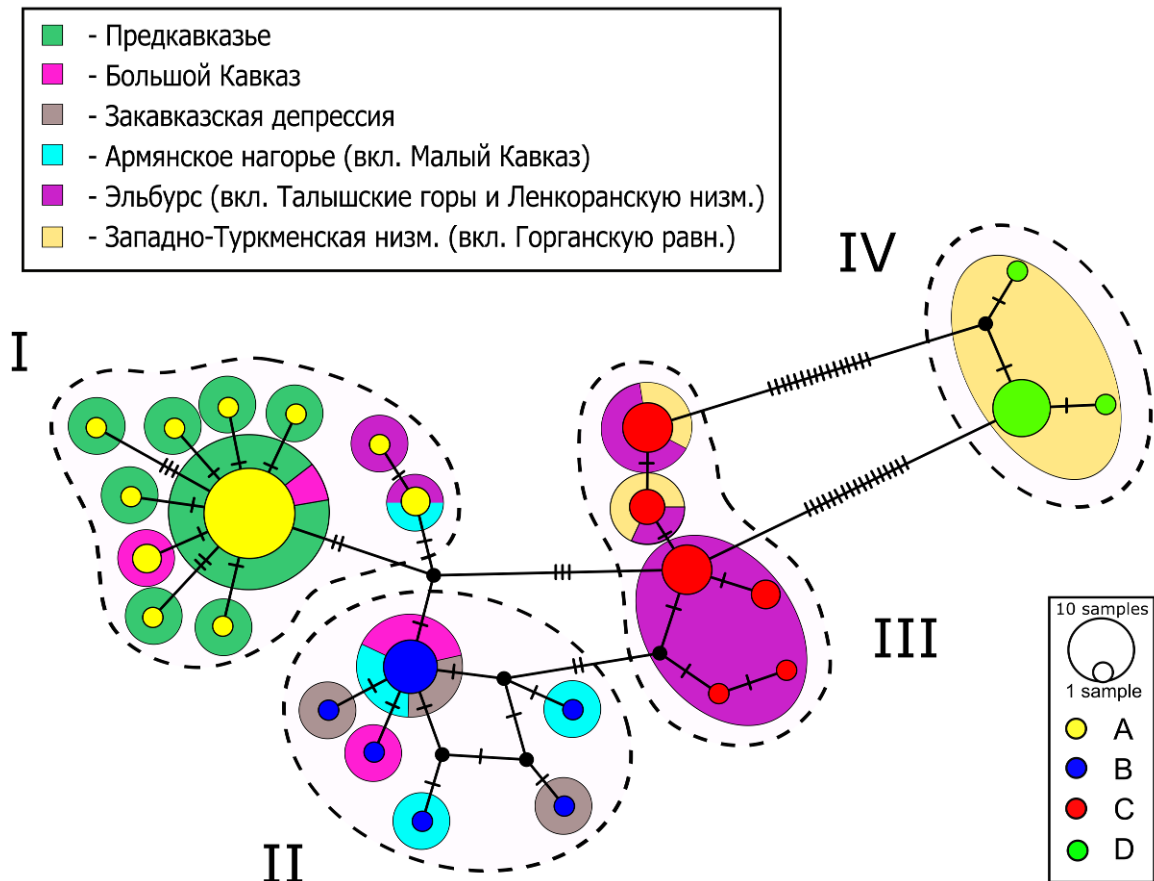


Рис. 9. Медианная сеть гаплотипов *cyt b* представителей *Lacerta strigata* (1143 п.н.). Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип, чей размер пропорционален встречаемости в выборке; цвет кружка соответствует кладе на Рис. 8. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки – нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий – предсказанные гаплотипы. Цветной заливкой обозначены географические регионы. Пунктирной линией ограничены группы гаплотипов.

Относительно высокие значения h и π у *L. agilis* говорят о стабильной популяции с высокой численностью или о возможном вторичном контакте исторически разделенных популяций. Относительно высокие значения h и низкие значения π у *L. strigata* характерны для популяций с быстрым ростом численности от изначально небольшого числа основателей в случае, когда прошло достаточное время для восстановления гаплотипической изменчивости за счет мутационного процесса, но не достаточное для того, чтобы накопились значительные различия между нуклеотидными последовательностями (Абрамсон, 2007). О возможном недавнем расселении из рефугиума полосатой ящерицы могут свидетельствовать так же низкие значения других показателей генетического разнообразия (S , η , K).

Не смотря на статистическую незначимость, отрицательные значения тестов на нейтральность Tajima's D и Fu's F_s могут свидетельствовать о недавней экспансии и (или) действии очищающего отбора (Fu, 1997).

Изученные таксоны зеленых ящериц продемонстрировали высокий уровень межвидовой дифференциации по гену COI, т.е. его видоспецифичность. На полученной дендрограмме (Рис. 10) можно обозначить три клады с достоверными бутстреп-поддержками и высокими и средними апостериорными вероятностями. Первой на нем отделяется клада *L. media*. Это не соответствует публикациям, основанным на применении более информативных генетических маркеров (фрагментов как митохондриальных, так и ядерных генов): в них убедительно показано, что на более ранних этапах радиации рода отделилась *L. strigata* (см.: Saberi-Pirooz et al., 2021). Это говорит о малой эффективности ДНК-баркода (barcoding) для изучения филогенетических взаимоотношений видов зеленых ящериц. Отметим, что *L. a. boemica*, сформировавшая отдельную субкладу, не продемонстрировала здесь значимой дифференциации: *p*-дистанция при попарном сравнении *L. a. agilis*/*L. a. exigua*, *L. a. agilis*/*L. a. boemica*, *L. a. exigua*/*L. a. boemica* составила соответственно 2.5 %, 1.8 % и 1.9 %.

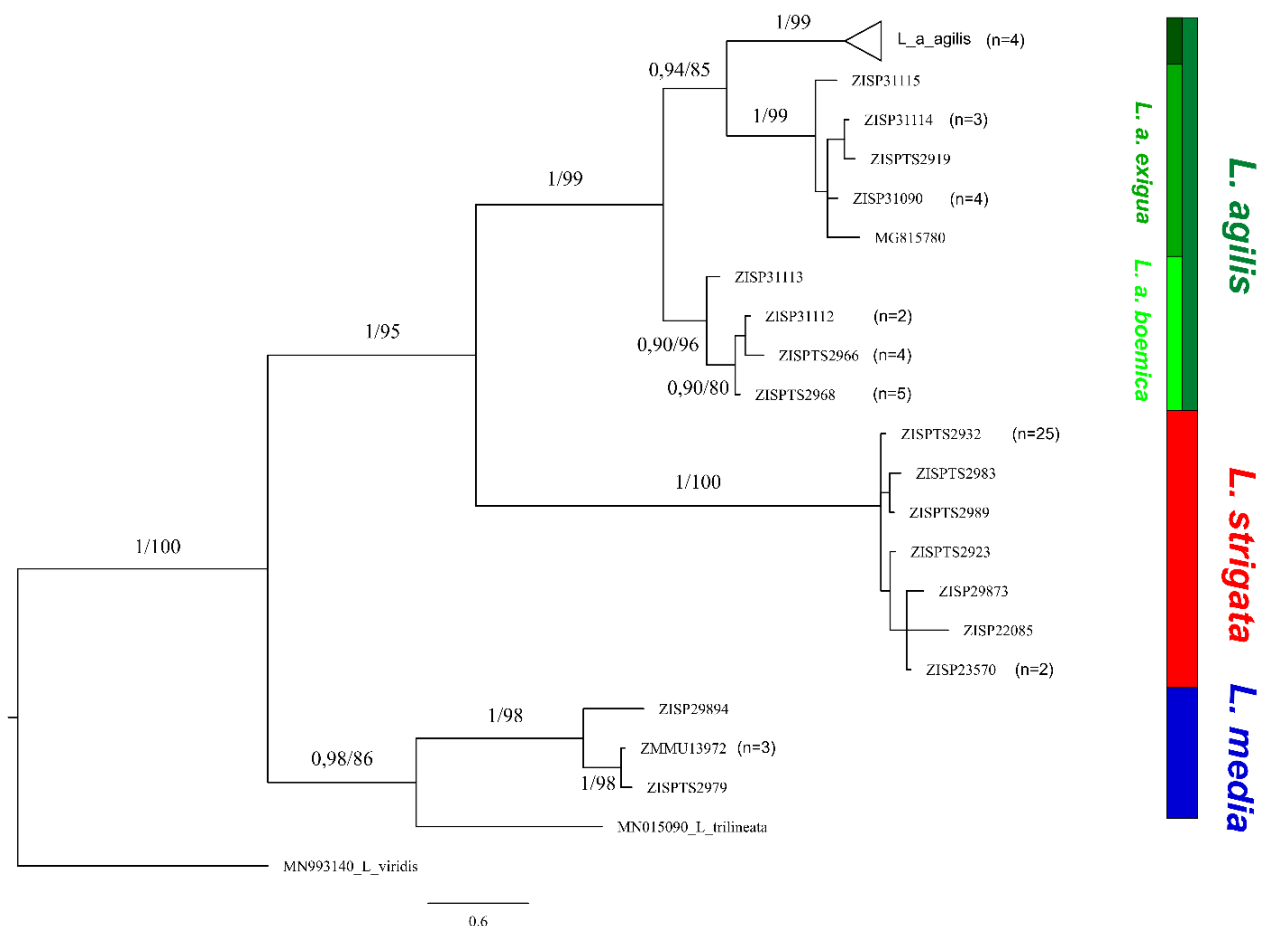


Рис. 10. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta* по результатам анализа фрагмента гена COI (643 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстреп-поддержки (BA/BS).

Исходя из полученных данных можно сделать вывод, что ДНК-баркод может быть использован для видовой и подвидовой диагностики зеленых ящериц Кавказа и сопредельных территорий.

3. Анализ распространения.

В пределах Кавказского экорегиона *L. a. boemica* известна из 172 локалитетов в России (Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия-Алания, Ставропольский край, Чечня); *L. a. brevicaudata* – из 158 в Азербайджане, Армении, Грузии, Турции, Южной Осетии; *L. a. exigua* – из 347 в России (Адыгея, Кабардино-Балкария, Калмыкия, Карачаево-Черкесия, Краснодарский край, Ростовская область, Северная Осетия-Алания, Ставропольский край); *L. a. grusinica* – из 106 в Абхазии, Грузии, России, Турции; *L. a. ioriensis* – из 4 в Грузии; *L. a. mzymtensis* – из 13 в Абхазии, Грузии и России. *L. m. media* известна из 325 локалитетов в Абхазии, Азербайджане, Армении, Грузии, Иране, России, Турции и Южной Осетии. Видовой ареал *L. strigata* (870 локалитетов) охватывает Абхазию, Азербайджан, Армению, Грузию, Иран, Россию, Туркменистан, Турцию, Южную Осетию. Диапазон населяемых высот для таксонов рода *Lacerta* в регионе варьирует в пределах от -30 м до 2800 м н.у.м.

Существует проблема определения границ ареалов *L. a. brevicaudata* и *L. a. grusinica*, что обусловлено отсутствием надежных морфологических диагнозов для этих таксонов, равно как и для их дифференциации от *L. a. exigua*. Кроме того, нет значимой изоляции между фрагментами ареала *L. agilis* на Армянском нагорье и в Колхиде, что противоречит выводам предшествующих исследователей (Peters, 1958, 1960; Яблоков, отв. ред., 1976; Bischoff, 1988 и др.). Это затрудняет и проведение номенклатурной ревизии вида на Кавказе, необходимость которой давно назрела. Спорным признано распространение *L. agilis* в Азербайджане. Достоверно вид известен только из Нагорного Карабаха. Экземпляры «*L. agilis*» в коллекции ZISP из Шемахинского р-на, которые вероятнее всего фигурируют в монографии «Прыткая ящерица (Щербак и др., 1976), Банникова с соавт. (1977) и др., были переопределены как *L. media* и *L. strigata*, а «*L. a. exigua*» из г. Кировабада (=Гянджа) в Музее естественной истории имени Г. Зардаби, отмеченные в публикациях Джафаровым (1949) и Алекперовым (1978), как *L. strigata*..

Для детального изучения особенностей распространения зеленых ящериц на региональном уровне в качестве модельной площадки была взята территория Дагестана. Выбор был обусловлен тем обстоятельством, что в пределах российской части Кавказа «горячей точкой» разнообразия герпетофауны можно признать территорию этой республики, где обитают все три обозначенных выше вида зеленых ящериц. По состоянию на 01.09.2021 кадастр находок зеленых ящериц на территории этой республики

включает 361 точку регистрации (*L. agilis* – 78, *L. media* – 30, *L. strigata* – 253). По источнику информации (Табл. 3) более половины (188 точек или 52.1%) получены только по результатам наблюдений (Доронина и др., 2021, в печати) и ранее не были опубликованы. Показательно, что данные по находкам средней ящерицы были обнаружены на 100%, что связано с повышенным вниманием специалистов к этому виду, занесенному в региональную и федеральную Красные книги.

Таблица 3. Распределение точек регистрации ящериц рода *Lacerta* на территории Дагестана по источнику информации

Вид	Источник информации							
	Общее кол-во точек	Наблюдения авторов (% от общего количества)	Коллекционные данные (% от общего количества)	Литературные данные (% от общего количества)	3+4	3+5	4+5	3+4+5
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L. agilis</i>	78	34 (43.6)	4 (5.1)	7 (9)	1 (1.3)	25 (32.1)	4 (5.1)	3 (3.8)
<i>L. media</i>	30	0	0	0	4 (13.3)	21 (70)	0	5 (16.7)
<i>L. strigata</i>	253	154 (60.9)	22 (8.7)	18 (7.1)	3 (1.2)	35 (13.8)	7 (2.8)	14 (5.5)
Итого	361	188 (52.1)	26 (7.2)	25 (6.9)	8 (2.2)	81 (22.4)	11 (3.1)	22 (6.1)

Таблица 4. Высотное распределение точек регистрации ящериц рода *Lacerta* на территории Дагестана

Вид	n	Диапазон распространения (м над ур. м.)	Среднее значение (μ)	Стандартное отклонение (σ)	Коэффициент вариации (CV, %)
<i>L. agilis</i>	78	-30 – 2300	914.61	737.09	80.59
<i>L. media</i>	30	560 – 1710	1278.66	253.91	19.85
<i>L. strigata</i>	253	-30 – 1780	281.60	356.70	126.66
Общее	361	-30 – 2300	501.23	575.18	114.75

Диапазон населенных видами высот варьирует от -30 м – популяции пряткой и полосатой ящериц на побережье Каспийского моря (минимальные показатели для этих видов в целом по всему ареалу), до 2300 м над ур. м. – популяция пряткой ящерицы в окр. с. Шари Агульского р-на (ZISP № 22021; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Высотное распределение находок представлено в Табл. 4, из которой следует, что в условиях северо-востока Кавказа по средним показателям *L. strigata* (диапазон -30 – 1780 м, μ – 281.60)

может быть ассоциирована с зоной равнин (по: Гурлев, 1972), *L. agilis* (-30 – 2300 м, μ – 914.61) – предгорий, *L. media* (560 – 1710 м, μ – 1278.66) – гор.

Несмотря на значительные отметки высот, ни один из трех изученных видов не достигает в Дагестане предела своего распространения, известного на Кавказе: *L. agilis* \approx 2800 м альпийские пастбища горы Арагац в Армении (Туниев и др., 2014), *L. media* \approx 2700 м в окрестностях горы Аг-юрт в Нахичеванской АР Азербайджана (Кузьмин, 1981), *L. strigata* \approx 2100 м на горе Ара (= Аралер, Араилер) в Армении (ZISP № 20216).

На Рис. 11 для *L. agilis* отмечен максимальный охват высот – это единственный вид, присутствующий во всех высотных диапазонах (на гистограмме был выбран промежуток между делениями = 150 м). Наибольшее количество находок зеленых ящериц (143 точки, или 39.7%), сделано на высотах от -30 до 120 м, что демонстрирует их высотный преферендум в условиях Дагестана. Аналогичные цифры характерны для прыткой и полосатой ящериц, при этом для второго вида на этих отметках известно 127 точек (50.4%). Большинство локалитетов средней ящерицы – 9 (30%) известно на высотах 1170 – 1320 м.

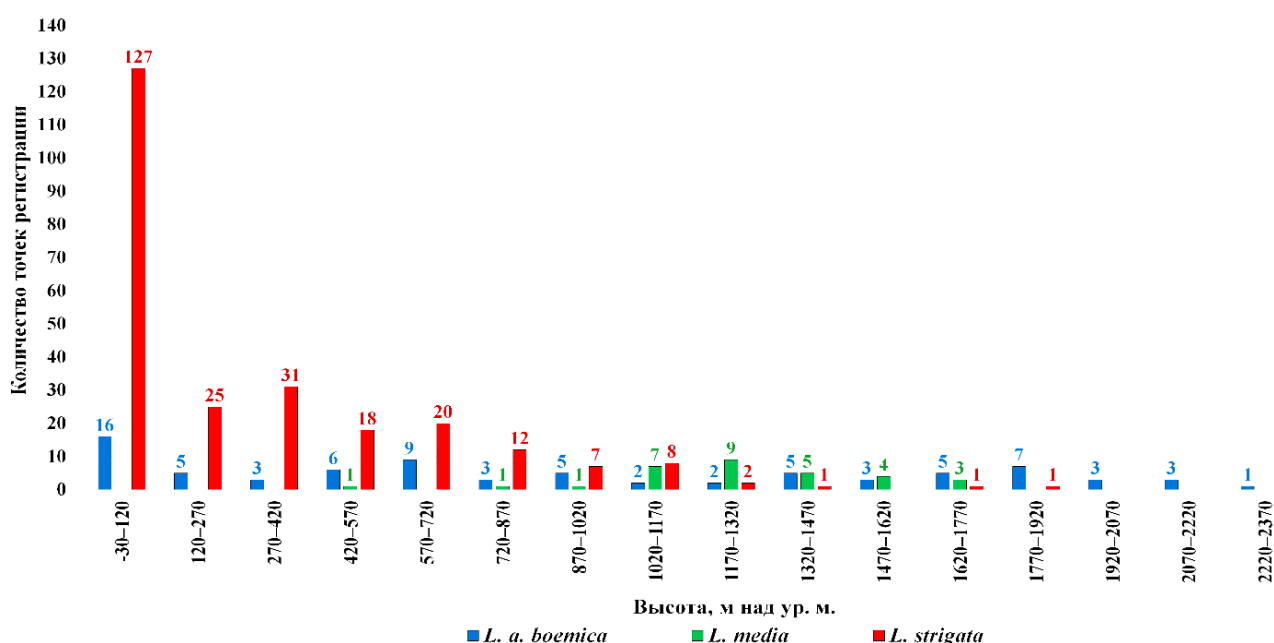


Рис. 11. Высотное распределение точек регистрации ($n = 361$) ящериц рода *Lacerta* на территории Дагестана.

При сопоставлении точечных карт (Рис. 12) с картой ландшафтных зон Дагестана можно увидеть, что прыткая и полосатая ящерицы обнаружены во всех пяти зонах: низменности, предгорий, передовых хребтов, внутригорного и высокогорного Дагестана. Наибольшее число находок *L. agilis* приходится на третью из них, а *L. strigata* – первую и вторую; *L. media* обнаружена в четвертой и пятой с количественным преобладанием в

высокогорной зоне. Это соответствует анализу высотного распределения точек регистрации видов.

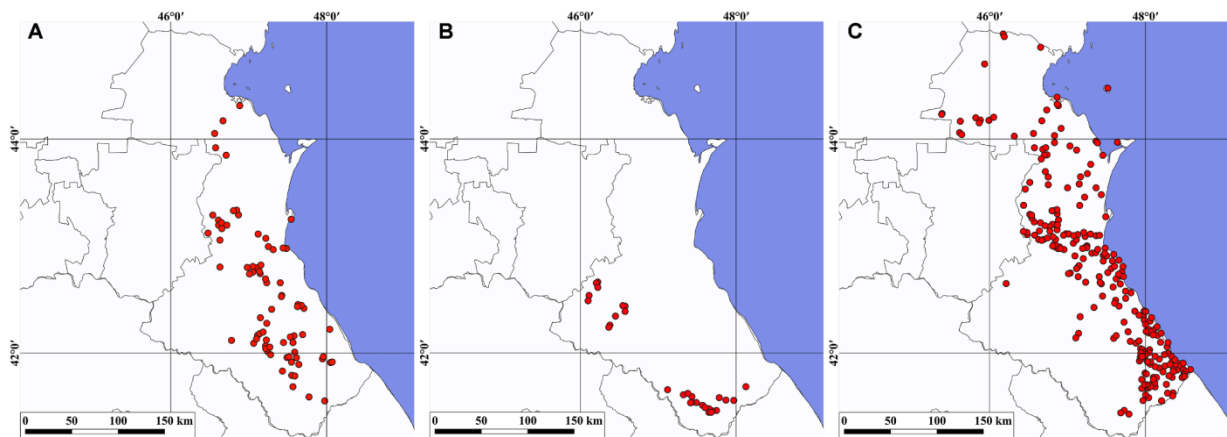


Рис. 12. Карты точек регистрации ящериц рода *Lacerta* на территории Дагестана: А – *L. agilis*; В – *L. media*; С – *L. strigata*.

На сеточных картах (Рис. 13), где территория региона покрыта 421 полным квадратом ($\geq 50\%$ которого находится в административных границах Дагестана, занимающего площадь 50300 км²), 150 (35.6%) включают хотя бы одну находку представителей *Lacerta*. Наибольшее распространение в регионе получила полосатая ящерица – она зарегистрирована в 117 (27.8%) квадратах и выступает фоновым видом; прыткая известна в 51 (12.1%), а средняя только в 17 (4%) (Табл. 5).

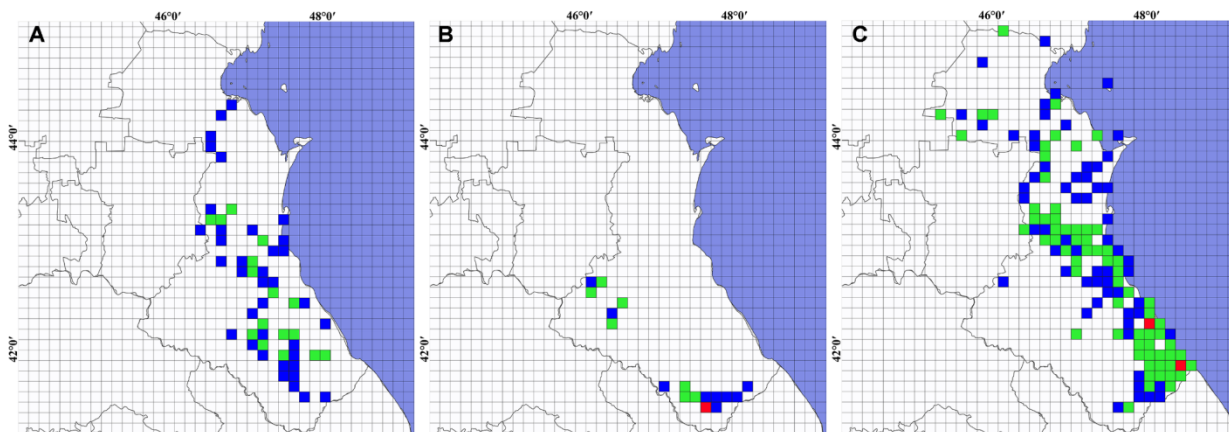


Рис. 13. Карты распределения числа точек регистрации ящериц рода *Lacerta* при сеточном (растровом) методе разделения территории Дагестана: А – *L. agilis*; В – *L. media*; С – *L. strigata*. Цветная заливка обозначает количество точек регистрации в стандартном квадрате 15x15 км: белая – 0, синяя – 1, зеленая – 1–5, красная – 5–10.

Для *L. agilis* характерно отсутствие областей с максимальным числом находок: наибольшее – 4 локалитета, отмечено в верховьях рр. Казикумухское Койсу и Хунних; для *L. media* единственный красный растр выявлен в среднем течение р. Самур, *L. strigata* – в

верховьях р. Сулак в районе Чиркейского вдхр. и в прибрежной зоне Каспия в низовье р. Уллучай.

На полученной карте видового обилия (Рис. 14) максимальный показатель отмечен только для одного (0.2%) квадрата, расположенного в долине р. Курах – небольшой аридной котловине с растительностью средиземноморского типа; с присутствием одного вида – 116 (27.6%), двух – 33 (7.8%). «Пустые» квадраты с нулевыми показателями сосредоточены, главным образом, на севере региона в Терско-Кумской низменности и юго-западе – в районе высокогорных водораздельных хребтов и плато. Вероятнее всего это отражает реальное отсутствие здесь популяций ящериц в силу непригодности территории: низменность характеризуется недостаточным увлажнением (самая засушливая часть республики) и очень жарким летом (самые высокие среднегодовые температуры), а высокогорья резко континентальным климатом с холодной зимой и прохладным летом (самые низкие среднегодовые температуры).

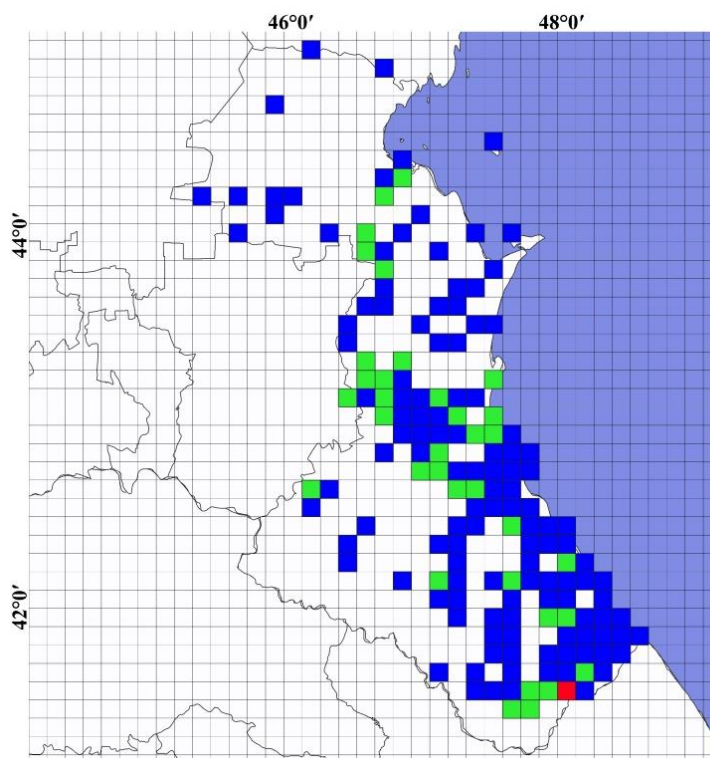


Рис. 14. Карта распределения числа видов ящериц рода *Lacerta* при сеточном (растровом) методе деления территории Дагестана. Цветная заливка обозначает количество видов, отмеченных в стандартном квадрате 15x15 км: белая – 0 видов; синяя – 1, зеленая – 2, красная – 3.

При моделировании распространения видов с помощью программы MaxEnt были получены хорошие результаты производительности модели потенциального распределения (индекс AUC = 0.98 – 0.99). По этим данным карты надежно

характеризуют особенности распространения изученных видов и позволяют нам в совокупности с новым материалом дать свои замечания и дополнения.

Таблица 5. Распределение числа находок ящериц рода *Lacerta* при сеточном (растровом) методе разделения территории Дагестана

Вид	Число квадратов (%) с находками ящериц			
	Белых (0 точек)	Синих (1 точка)	Зеленых (1-5 точек)	Красных (5-10 точек)
<i>L. agilis</i>	370 (87.9)	35 (8.3)	16 (3.8)	0
<i>L. media</i>	404 (96)	9 (2.1)	7 (1.7)	1 (0.2)
<i>L. strigata</i>	304 (72.2)	52 (12.3)	63 (15)	2 (0.5)

Наиболее значимый вклад в построение моделей ($\geq 10\%$) современных ареалов всех трех видов внесли минимальная температура наиболее холодного месяца (Bio 6), количество осадков наиболее сухого месяца (Bio 14) и количество осадков наиболее холодного сезона (Bio 19) (Табл. 6). Суммарный вклад этих факторов в формирование модели достигает 76.2%. Для *L. agilis* и *L. media* в число доминирующих предикторов попал годовой размах температур (Bio 7); только для *L. media* – сезонность осадков (Bio 15). Таким образом, при наличии значительного числа общих показателей, каждый вид в условиях северо-востока Кавказа продемонстрировал индивидуальный набор доминирующих при построении модели параметров. Обращает на себя внимание отсутствие влияния высоты местности на построение карт.

На полученных ГИС-картах (Рис. 15) наибольшая распространенность, т.е. доля территории, на которой ожидается наличие вида, отмечена для полосатой ящерицы. Прыткая незначительно уступает ей в этом показателе, при этом число ее фактических находок меньше в 3.2 раза. Выявлены различия в расположении территорий, максимально пригодных для них, которые можно обозначить как ядра ареалов: для *L. strigata* – это низменности и предгорья, *L. agilis* – предгорья и передовые хребты.

Согласно ГИС-картам перспективной для поисков территорий симпатрии всех трех видов может быть признано среднее и верхнее течение рр. Аварское Койсу (с притоками Каракойсу и Казикумухское Койсу) и Андийское Койсу. Так в окрестностях с. Ботлих 03.07.2002 были обнаружены популяции *L. media* и *L. strigata*, а высокое ценотическое разнообразие этого района (широколиственные леса, луговые степи, субальпийские луга) (Абдулаев и др., 2011) позволяет предполагать обитание здесь и *L. agilis*. При герпетологическом районировании республики данная территория была отнесена к Внутригорному округу известнякового Дагестана – наиболее оригинальному выделу в пределах всего Большого Кавказа, представляющему значительную научную и природоохранную ценность (Мазанаева, Туниев, 2011).

Таблица 6. Значимость задействованных биоклиматических параметров (%) в построении моделей распространения (пригодности местообитаний) ящериц рода *Lacerta* на территории Дагестана

Параметр	Аббревиатура	Вид					
		<i>L. agilis</i>		<i>L. media</i>		<i>L. strigata</i>	
		Вклад	Пермутация	Вклад	Пермутация	Вклад	Пермутация
Среднесуточная амплитуда (среднее для месяца, max – min)	БИО 2	5.6	26.2	5.1	43.8	8.2	33
Минимальная температура наиболее холодного месяца (x10, °C)	БИО 6	11.1	0.5	11.9	2.4	39.3	41.1
Годовой размах температур (x10, °C)	БИО 7	32.1	33.5	29.4	37.5	8.7	0.1
Средняя температура наиболее влажного сезона (x10, °C)	БИО 8	1.9	0	6.1	0.2	0.8	0.1
Средняя температура наиболее жаркого сезона (x10, °C)	БИО 10	0.1	0	2.9	0.1	1.7	0
Осадки наиболее сухого месяца, мм	БИО 14	11.8	0.1	11.8	0	16.9	5
Сезонность осадков (CV)	БИО 15	1.7	0.6	19.6	2.8	4.4	0.7
Осадки наиболее холодного сезона, мм	БИО 19	35.7	39.1	13.2	13.2	20	20

*Серым цветом выделены значения ведущих параметров, вклад которых превышает 10%

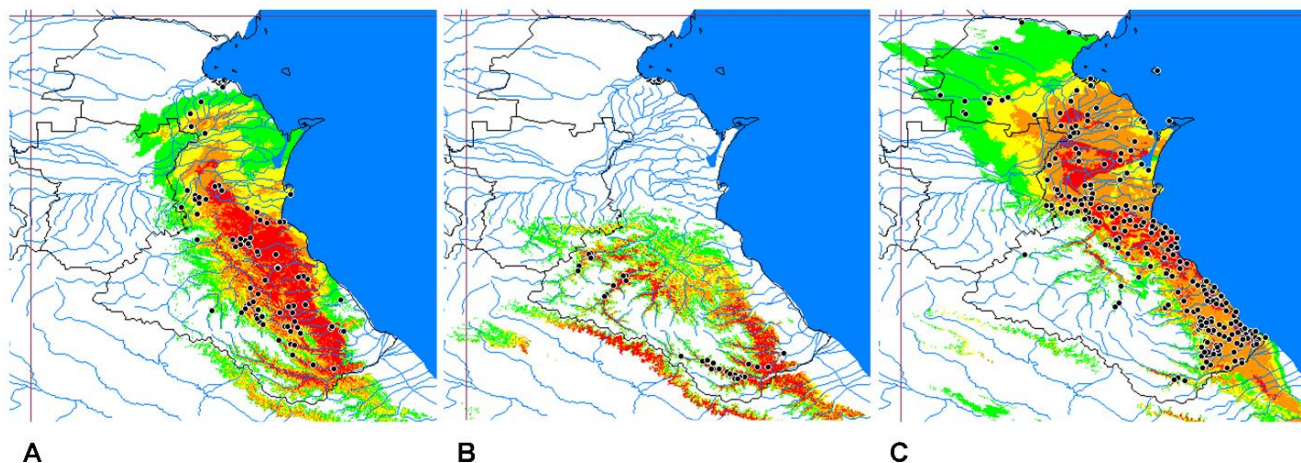


Рис. 15. Карты прогнозируемых областей географического распространения ящериц (SDM-карты) рода *Lacerta* на территории Дагестана, построенные с помощью программы MaxEnt v. 3.4.1: А – *L. agilis*; В – *L. media*; С – *L. strigata*. Цветная заливка обозначает области вероятного распространения (пригодности местообитаний) с высокой (100–80%; красный цвет), средней (80–60%; оранжевый цвет), низкой (60–40%; желтый цвет) и крайне низкой (40–20%; зеленый цвет) вероятностью встречи; черные точки – места находок.

Перекрывание экологических (эколого-климатических) ниш в данном исследовании минимально для средней ящерицы со всеми изученными видами (Табл. 7), с которыми по данным полевых исследований она симпатрична в единичных локалитетах. Максимальное

перекрывание отмечено для совместно обитающих на значительной площади региона (Roytberg, 1994) прыткой и полосатой ящериц (0.52/0.78).

Таблица 7. Значения теста идентичности экологических ниш – индекса Шенера и стандартизированного расстояния Хеллингера (D/I) при попарном сравнении видов ящериц рода *Lacerta*, обитающих на территории Дагестана

Вид	<i>L. agilis</i>	<i>L. media</i>
<i>L. agilis</i>	-	-
<i>L. media</i>	0.41/0.66	-
<i>L. strigata</i>	0.52/0.78	0.30/0.57

Говоря о прогностической роли ГИС-карт стоит отметить, что на первом этапе моделирования отсутствовали сведения о находках прыткой ящерицы в долине р. Курах, но эта территория вошла в область с максимальными показателями пригодности для вида.

Неразрешенным вопросом остается обитание прыткой ящерицы в долине р. Самур: для низовий этой реки вид был приведен в публикации Хонякиной (1970), Щербака с соавторами (1976) и Ройтберга с соавторами (Roitberg et al., 2000), при этом во второй работе локалитет дан со ссылкой на данные Хонякиной, а в третьей – работу Банникова (1954), в которой, в действительности, нет указаний на точные места наблюдений за ящерицами. Сборы вида с этой территории отсутствуют во всех известных коллекциях. На полученной ГИС-карте дельта Самура не вошла в число благоприятных территорий, но высокая пригодность выявлена в среднем и верхнем течении этой реки, в долинах рр. Ахтычай и Усухчай, а также на сопредельной территории Азербайджана от верхнего и среднего течения р. Кусарчай до р. Вельвеличай.

С высокой вероятностью обнаружение полосатой ящерицы возможно в долине рр. Аварское Койсу и Андийское Койсу, что было отмечено и для прыткой ящерицы; в этом случае ГИС-карта указывает на вероятные пути проникновения этих видов во внутригорную и высокогорную зоны.

Интенсивное развитие ГИС и их внедрение в зоологию вновь поднимает один из ключевых вопросов – что определяет границу ареала? Если следовать подходу современных исследователей экологических ниш (см: Hargreaves et al., 2014; Lee-Yaw et al., 2016), выбор должен быть сделан между двумя основными ответами – ограничением расселения из-за изоляционных барьеров или же ухудшением условий обитания, включая климатические. Исходя из полученных данных, в частности – отсутствием зависимости построения модели от высот на изученной территории, предпочтение должно быть отдано второму варианту.

ВЫВОДЫ

1. В результате проведения номенклатурной ревизии выделены лектотипы *Lacerta boemica* Suchow, 1929 и *L. viridis media* Lantz et Szyrény, 1920; уточнены типовые местонахождения и годы описания ряда таксонов; *L. agilis caucasica* Suchow, 1927 следует считать невалидным младшим первичным омонимом.
2. Наибольшим гаплотипическим и нуклеотидным разнообразием обладает *L. agilis*, *L. media* показала близкие к ней значения, наименьшие – *L. strigata*. *L. agilis* представлена на Кавказе только двумя формами, выявленными как на Северном Кавказе, так и в Закавказье. Последовательности *L. media* с Большого Кавказа образовали единую кладу с популяциями Армянского нагорья. В составе *L. strigata* нельзя обозначить подвидовые таксоны, при этом наибольшей дистанцией обладают популяции Западно-Туркменской низменности. ДНК-баркод может быть использован для видовой и подвидовой диагностики зеленых ящериц Кавказа и сопредельных территорий.
3. Установлено, что в пределах Кавказа обитают следующие валидные таксоны зеленых ящериц: *L. a. boemica* Suchow, 1929 (не может рассматриваться как самостоятельный вид), *L. a. exigua* Eichwald, 1831, *L. m. media* Lantz et Szyrény, 1920 и *L. strigata* Eichwald, 1831; *L. a. ioriensis* Peters et Muskhelischwili, 1968 должна рассматриваться как младший субъективный синоним *L. a. boemica* Suchow, 1929, а *L. a. brevicaudata* Peters, 1958, *L. a. grusinica* Peters, 1960 и *L. a. mzymtensis* Tuniyev et Tuniyev, 2008 как младшие субъективные синонимы *L. a. exigua* Eichwald, 1831.
4. Составлены кадастр находок (1995 локалитетов) и ГИС-карты ареалов видов, надежно характеризующие особенности их распространения; выявлены особенности хорологии и факторы, влияющие на распространение зеленых ящериц Кавказа.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ РАБОТЫ

Статьи:

1. Кукушкин О.В., Доронин И.В., Туниев Б.С., Ананьева Н.Б., Доронина М.А. Интродукция земноводных и пресмыкающихся на Кавказе и в Крыму: общий обзор и некоторые факты // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, Вып. 3/4. – С. 157–197.
2. Доронин И.В., Мазанаева Л.Ф., Доронина М.А. Использование ГИС-моделирования для анализа распространения средней ящерицы, *Lacerta media* Lantz et Szyrény, 1920, на территории Дагестана (Россия) // Труды Зоологического института РАН. – 2018. – Т. 322, № 4. – С. 463–480.
3. Doronin I.V., Doronina M.A., Bekoshvili D. New data on the distribution of lizards in Caucasus // Herpetozoa. – 2019. – Issue 32. – P. 87–90.

4. Доронин И.В., Доронина М.А. Обзор типовых экземпляров *Lacerta media* Lantz et Sigrén, 1920 (Sauria: Lacertidae) // Труды Зоологического института РАН. – 2019. – Т. 323, № 2. – С. 85–92.
5. Кидов А.А., Доронин И.В., Пыхов С.Г., Доронина М.А. О новой находке *Lacerta media* Lantz et Sigrén, 1920 (Reptilia, Lacertidae) в Тальше // Современная герпетология. – 2019. – Т. 19, Вып. 1/2. – С. 68–73.
6. Доронин И.В., Доронина М.А. О распространении *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) (Reptilia, Lacertidae) в Кабардино-Балкарии // Современная герпетология. – 2019. – Т. 19, вып. 3/4. С. 147–152.
7. Доронин И.В., Доронина М.А. Обзор типовых экземпляров ящериц (Sauria: Lacertidae), описанных Георгием Федоровичем Суховым // Труды Зоологического института РАН. – 2020. – Т. 324, № 4. – С. 506–524.
8. Доронина М.А., Мазанаева Л.Ф., Доронин И.В. Анализ распространения ящериц рода *Lacerta* на северо-востоке Кавказа (Дагестан, Россия) с использованием ГИС-технологий и методов моделирования пространственного распределения // Зоологический журнал. – 2021. – Т. 100, № 11. – С. 1–14 (в печати).
9. Доронина М.А., Доронин И.В., Луконина С.А., Мазанаева Л.Ф., Барабанов А.В. Филогеография *Lacerta media* Lantz et Sigrén, 1920 (Lacertidae: Sauria) по результатам анализа митохондриального гена цитохрома *b* // Генетика. – 2022 (в печати).

Тезисы:

1. Доронин И.В., Кукушкин О.В., Туниев Б.С., Ананьева Н.Б., Доронина М.А. Интродукция земноводных и пресмыкающихся на Кавказе и в Крыму // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы VI Всероссийской конференции с международным участием, посвященной Году экологии в России и 100-летию заповедного дела в России. – Нальчик: Алеф, 2017. – С. 142–144.
2. Доронин И.В., Доронина М.А., Мильто К.Д. О систематике и распространении ящериц рода *Lacerta* Linnaeus, 1758 на Кавказе и сопредельных территориях // Отчетная научная сессия по итогам работ 2017 г. Тезисы докладов 10-12 апреля 2018 г. – СПб: Зоологический институт РАН, 2018. – С. 14 – 16.
3. Доронин И.В., Доронина М.А., Боркин Л.Я. К.М. Дерюгин и изучение ящериц Кавказа (Lacertidae) // Отчетная научная сессия по итогам работ 2018 г. Тезисы докладов 15-17 апреля 2019 г. – СПб: Зоологический институт РАН, 2019. – С. 21–23.
4. Доронина М.А., Доронин И.В. Анализ распространения зеленых ящериц рода *Lacerta* на Кавказе и сопредельных территориях // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Материалы Второй международной молодежной конференции

герпетологов России и сопредельных стран, посвященной 100-летию отделения герпетологии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2019 г.). – СПб.: Зоологический институт РАН, 2019. – С. 48.

5. Doronina M.A., Doronin I.V. Analysis of the distribution of green lizards of the genus *Lacerta* in the Caucasus and adjacent territories // Chinese Herpetological Society 2019 Annual Conference 2019.10.18 – 10.21. Abstracts. – P. 2.

6. Доронина М.А. Вклад Георгия Фёдоровича Сухова в изучение лацертидных ящериц // Наука и техника: Вопросы истории и теории. Материалы XLI Международной годичной научной конференции Санкт-Петербургского отделения Российского национального комитета по истории и философии науки и техники РАН «Ученый и эпоха: к 170-летию со дня рождения Н.И. Кареева и С.В. Ковалевской» (26–30 октября 2020 года). – Вып. XXXVI. – СПб.: СПбФ ИИЕТ РАН; Скифия-принт, 2020. – С. 100.

7. Луконина С.А., Доронина М.А., Доронин И.В., Кукушкин О.В., Лотиев К.Ю., Ермаков О.А. Изменчивость прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) Крыма и Кавказа по данным анализа β -фибриногена яДНК // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы VIII Всероссийской конференции с международным участием, посвященной Году науки и технологий в Российской Федерации. – Нальчик, 2021. (в печати).

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдулаев К.А., Атаев З.В., Братков В.В. Современные ландшафты Горного Дагестана. – Махачкала: ДГПУ, 2011. – 116 с.
2. Абрамсон, Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11, № 2. – С. 307–331.
3. Ананьева Н.Б., Доронин И.В., Мазанаева Л.Ф. VII съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 5–11.
4. Банников А.Г. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана // Ученые записки Московского городского педагогического института имени В.П. Потемкина. – 1954. – Т. 28. – С. 75–88.
5. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. – М.: Просвещение, 1977. – 415 с.
6. Бондарцев А.С. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). – М.-Л.: Издательство АН СССР, 1954. – 28 с.

7. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. Амфибии Палеарктики: таксономический состав // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Т. 317, № 4. – С. 494–541.
8. Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволюцкий Д.А., Мяло Е.Г. Биогеография с основами экологии. – М.: Изд-во Московского университета; Изд-во «Высшая школа», 2002. – 392 с.
9. Гурлев И.А. Природные зоны Дагестана. – Махачкала: Дагучпедгиз, 1972. – 210 с.
10. Даревский И.С. Средняя ящерица – *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920 // Красная книга Российской Федерации (животные). – М.: АСТ-Астрель, 2001. – С. 333–334.
11. Даревский И.С., Щербак Н.Н., Петерс Г., Баранов А.С., Булахов В.К., Константи-350 И.В. Доронин и А.В. Барабанов нова Н.Ф., Жаркова В.К., Турутина Л.В., Окулова Н.М., Лукина Г.П., Ванци С., Кутузова В.А. и Симонян А.А. Глава II. Систематика и внутривидовая структура // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. Отв. ред.: А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1976. – С. 53–95.
12. Зиненко А.И., Гончаренко Л.А. Каталог коллекций Музея природы Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. Рептилии (Reptilia): Клювоголовые (Rhynchoscephalia); Чешуйчатые (Squamata): Ящерицы (Sauria), Двуходки (Amphisbaenia). – Харьков: Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, 2011. – 100 с.
13. Калябиной-Хауф С.А. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L. 1758. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – СПб., 2003. – 176 с.
14. Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertida, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*). – СПб., 2004. – 108 с. (Труды Зоологического института РАН, Т. 302).
15. Кузьмин С.Л. К экологии ящериц Нахичеванской АССР // Пятая Всесоюзная герпетологическая конференция. Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов, Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г. – Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1981. – С. 78–79.
16. Кукушкин О.В., Ермаков О.А., Иванов А.Ю., Доронин И.В., Свириденко Е.Ю., Симонов Е.П., Горелов Р.А., Храмова М.А., Блохин И.Г. 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) // Труды Зоологического института РАН. – 2020. – Т. 324, № 1. – С. 56–99.
17. Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81, № 2. – С. 123–134.

18. Лотиев К.Ю., Туниев Б.С. Возможные пути и этапы формирования герпетофауны Южной Осетии // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы VI Всероссийской конференции с международным участием, посвященной Году экологии в России и 100-летию заповедного дела в России. – Нальчик: Алеф. 2017. – С. 159–160.
19. Мазанаева Л.Ф., Туниев Б.С. Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, вып. 1/2. – С. 55–76.
20. Островских С.В. Ящерица полосатая *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 // Красная книга Краснодарского края. Животные. 3-е изд. – Краснодар, Администрация Краснодарского края, 2017. – С. 493–494.
21. Прохоров А.М. (гл. ред.). Себелан // Большая Советская Энциклопедия (в 30 томах). – Т. 23. Сафлор – Соан. Издание 3-е. – М.: Советская Энциклопедия, 1976. – С. 101.
22. Рудик А.М. О находке полосатой ящерицы (*Lacerta strigata* Eichwald) на Черноморском побережье Кавказа // Герпетологические исследования на Кавказе. – Л.: ЗИН АН СССР, 1986. – С. 187–188. (Труды ЗИН АН СССР, т. 158).
23. Сухов Г.Ф. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР // Сборник работ по систематике, зоогеографии и экологии. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – С. 101–117. (Труды ЗИН АН СССР. Т. 7, вып. 3).
24. Терентьев П.В., Чернов С.А. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. – М.–Л.: Государственное учебно-педагогическое издательство, 1936. – 96 с.
25. Терентьев П.В. и Чернов С.А. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. Второе переработанное и расширенное издание. – Л.: ГУИП Наркомпроса РСФСР, 1940. – 184 с.
26. Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. Третье дополненное издание. – М.: Советская Наука, 1949. – 340 с.
27. Тертышников М.Ф., Щепотьев Н.В., Рашкевич Н.А., Стрельцов А.Б., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф., Жаркова В.К. Глава IX. Перемещение и миграции // Прыткая ящерицы. Монографическое описание вида. Отв. ред.: А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1976. – С. 246–251.
28. Туниев Б.С., Лотиев К.Ю. Ящерица прыткая *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 // Красная книга Республики Южная Осетия. – Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых (ООО «Полиграфсервис и Т»), 2017а. – С. 225–226.
29. Туниев Б.С., Лотиев К.Ю. Ящерица средняя *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920 // Красная книга Республики Южная Осетия. – Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых (ООО «Полиграфсервис и Т»), 2017б. – С. 226–227.

30. Туниев Б.С., Островских С.В. Ящерица средняя *Lacerta media* (Lantz et Cyren, 1920). // Красная книга Краснодарского края. Животные. 3-е изд. – Краснодар: Администрация Краснодарского края, 2017. – С. 492–493.
31. Туниев Б.С., Туниев С.Б. Ящерица прыткая грузинская *Lacerta agilis grusinica* Peters, 1960 // Красная книга Краснодарского края. Животные. 3-е изд. – Краснодар: Администрация Краснодарского края, 2017. – С. 490–491.
32. Туниев Б.С., Туниев С.Б., Авджи А., Ильгаз Ч. Герпетологические исследования в восточной и северо-восточной Турции // Современная герпетология. – 2014. – Т. 14, вып. 1/2. – С. 44–53.
33. Туниев С.Б., Туниев Б.С. Ящерица прыткая мзымтинская *Lacerta agilis mzymtensis* (Tuniyev S. et Tuniyev B., 2008) // Красная книга Краснодарского края. Животные. 3-е изд. – Краснодар: Администрация Краснодарского края, 2017. – С. 491–492.
34. Щербак Н.Н., Осташко Н.Г., Даревский И.С., Баранов А.С., Андрушко А.М., Ведмедеря В.И., Гаранин В.И., Ищенко В.Г., Лукина Г.П., Окулова Н.М., Рашкевич Н.А., Тертышников М.Ф., Топорков Л.Я., Хонякина З.П., Швецов Ю.Г., Щербань М.И. Глава I. Ареал // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. Отв. ред.: А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1976. – С. 9–52.
35. Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero M.A., Böhme W., Ilgaz C., Engler J.O., Harris D.J., Üzümlü N., Rödder D. Rapid lizard radiation lacking niche conservatism: ecological diversification within a complex landscape // Journal of Biogeography. – 2013. – V. 40, № 9. – P. 1807–1818.
36. Ahmadzadeh F., Flecks M., Rödder D., Böhme W., Ilgaz Ç., Harris D.J., Engler J.O., Üzümlü N., Carretero M.A. Multiple dispersal out of Anatolia: Biogeography and evolution of oriental green lizards // Biological Journal of the Linnean Society. – 2013a. – V. 110, № 2. – P. 398–408.
37. Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques. Nucleic Acids Research. – 1997. – V. 25, № 22. – P. 4692–4693.
38. Altekar G., Dwarkadas S., Huelsenbeck J.P., Ronquist F. Parallel Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference // Bioinformatics. – 2004. – V. 20, № 3. – P. 407–415.
39. Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Barabanov A.V. The Reptiles of Northern Eurasia. Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation Status. – Sofia: Pensoft, 2006. Pensoft Series Faunistica, 47. – 245 p.
40. Anderson S.C. The lizards of Iran. – Oxford: Ohio, 1999. – 442 p. (Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Vol. 15).

41. Andres C., Franke F., Bleidorn C., Bernhard D., Schlegel M. Phylogenetic analysis of the *Lacerta agilis* subspecies complex // Systematics and Biodiversity. – 2014. – V. 12, issue 1. – P. 43–54.
42. Arnold E.N., Arribas O., Carranza S. Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera // Zootaxa. – 2007. – V. 1430. – P. 1–86.
43. Atalay I., Efe R., Soykan A. Mediterranean Ecosystems of Turkey: Ecology of Taurus Mountains // Environment and Culture in the Mediterranean Region. Efe, Cravins, Öztürk, Atalay (Eds). – Newcastle, UK: Cambridge Scholars Publishing, 2008. – P. 3–37.
44. Bischoff W. *Lacerta agilis* Linnaeus 1758 – Zauneidechse. In: Böhme W. (Ed.). Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. – Band 2/I. Echsen (Sauria) II. (Lacertidae II: *Lacerta*). – Akad. Wiesbaden: Aula-Verlag, 1984. – P. 23–68.
45. Bischoff W. Zur Verbreitung und Systematik der Zauneidechse, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 // Mertensiella. – 1988. – № 1. – P. 11–30.
46. Bischoff W. Die Eidechsenfauna Georgiens. Teil I. Allgemeine Bemerkungen sowie die Gattungen *Eremias*, *Ophisops* und *Lacerta* // Die Eidechse. – 2003. – V. 14, issue 2. – P. 44–60.
47. Busby J.R. BIOCLIM – a bioclimate analysis and prediction system // Plant Protection Quarterly. – 1991. – V. 6. – P. 8–9.
48. Čerňanský A., Syromyatnikova E.V. The first Miocene fossils of *Lacerta* cf. *trilineata* (Squamata, Lacertidae) with a comparative study of the main cranial osteological differences in green lizards and their relatives // PLoS ONE. – 2019. – V. 14, № 8. (published online).
49. Claudia A., Franke F., Bleidorn C., Bernhard D., Schlegel M. Phylogenetic analysis of the *Lacerta agilis* subspecies complex // Systematics and Biodiversity. – 2014. – V. 12, № 1. – P. 43–54.
50. Cyrén O. Klima und Eidechsenverbreitung. Eine Studie der geographischen Variation und Entwicklung einiger Lacerten, insbesondere unter Berücksichtigung der klimatischen Faktoren // Meddelanden fran Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning. – 1924. – V. 27, № 3. – P. 1–82 + 13 p. plates.
51. Elith J. Quantitative methods for modeling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants // Quantitative methods for conservation biology. – N.Y.: Springer, 2002. – P. 39–58.
52. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // Diversity and Distributions. – 2011. – V. 17, № 1. – P. 43–57.

53. Ficetola G.F., Falaschi M., Bonardi A., Padoa-Schioppa E., Sindaco R. Biogeographical structure and endemism pattern in reptiles of the Western Palearctic // *Progress in Physical Geography*. – 2018. – V. 42, № 2. – P. 220–236.
54. Fu Y.-X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // *Genetics*. – 1997. – Vol. 147. – P. 915–925.
55. Godinho R., Crespo E.G., Ferrand N. Harris D.J. Phylogeny and evolution of the green lizards, *Lacerta* spp. (Squamata: Lacertidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences // *Amphibia-Reptilia*. – 2005. – V. 26, № 3. – P. 271–285.
56. Hargreaves A.L., Samis K.E., Eckert C.G. Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range // *The American Naturalist*. – 2014. – V. 183, № 2. – P. 157–173.
57. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *International journal of Climatology*. – 2005. – V. 25. – P. 1965–1978.
58. Honegger R.E. Threatened amphibians and reptiles in Europe // Supplementary volume of *Hanbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. – Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft, 1981. – 158 p.
59. Huelsenbeck J., Ronquist F. MRBAYES: Bayesian Inference of Phylogenetic Trees // *Bioinformatics*. – 2001. – V. 17, № 8. – P. 754–755.
60. Ineich I., Doronin I.V. Louis Amédée Lantz (1886-1953): The Life and Work of an Alsatian Pioneer of European Herpetology // *Herpetological Review*. – 2017. – V. 48, № 1. – P. 93–108.
61. Ineich I., Doronin I.V., Lescure J. Vie et œuvre de l'Alsacien Louis Amédée Lantz (1886-1953), pionnier de l'herpétologie européenne // *Bulletin de la Société Herpétologique de France*. – 2017. – № 162. – P. 55–106.
62. International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth Edition. – London: The International Trust for Zoological Nomenclature c/o the Natural History Museum, 1999. – XXIX + 306 pp.
63. Kafash A., Ashrafi S., Ohler A., Schmidt B.R. Environmental predictors for the distribution of the Caspian green lizard, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831, along elevational gradients of the Elburz Mountains in northern Iran // *Turkish Journal of Zoology*. – 2019. – V. 43. – P. 106–113.
64. Kehl M. Quaternary climate change in Iran – the state of knowledge // *Erdkunde*. – 2009. – V. 63, № 1. – P. 1–17.

65. Kidov A.A., Litvinchuk S.N. Distribution and conservation status of the Hyrcanian wood frog (*Rana pseudodalmatina*) in Azerbaijan // Russian Journal of Herpetology. – 2021. – V. 28, № 2. – P. 97–107.
66. Kornilios P., Thanou E., Lymberakis P., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Leaché A. A phylogenomic resolution for the taxonomy of Aegean green lizards // Zoologica Scripta. – 2019a. – V. 49, № 1. – P. 14–27.
67. Kornilios P., Thanou E., Lymberakis P., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Leaché A. Genome-wide markers untangle the green-lizard radiation in the Aegean Sea and support a rare biogeographical pattern // Journal of Biogeography. – 2019b. – V. 46. – P. 552–567.
68. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Molecular Biology and Evolution. – 2018. – V. 35, № 6. – P. 1547–1549.
69. Lantz L.A., Cyrén O. Note sur les *Lacerta viridis* du Caucase // Bulletin de la Société zoologique de France. – 1920. – V. 45. – P. 33–37.
70. Larsson A. AliView: a fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets // Bioinformatics. – 2014. – V. 30, № 22. – P. 3276–3278.
71. Lee-Yaw J.A., Kharouba H.M., Bontrager M., Mahony C., Csergo A.M., Noreen A.M.E., Li Q., Schuster R., Angert A.L. A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits // Ecology Letters. – 2016. – V. 19. – P. 710–722.
72. Leigh J.W., Bryant D. PopART: full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology and Evolution. – 2015. – V. 6, № 9. – P. 1110–1116.
73. Leviton A.E., Anderson S.C., Adler K., Minton S.A. Handbook to Middle East Amphibians and Reptiles. – Oxford, Ohio: SSAR, 1992. – 252 pp. (Contributions to Herpetology № 8).
74. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. – 2009. – V. 25, № 11. – P. 1451–1452.
75. Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V., Abramson N.I., Dokuchaev N.E., Yakimenko V.V., Mal'kova M.G., Bogdanov A.S., Ivanova N.V. Geographic variation of *Microtus middendorffii* (Cricetidae, Arvicolinae, Rodentia) sensu lato studied by craniometrical and mitochondrial features // Russian Journal of Theriology. – 2010. – V. 9, № 2. – P. 71–81.
76. Marzahn E., Mayer W., Joger U., Ilgaz Ç., Jablonski D., Kindler C., Kumlutaş Y., Nistri A., Schneeweiss N., Vamberger M., Žagar A., Fritz U. Phylogeography of the *Lacerta viridis* complex: mitochondrial and nuclear markers provide taxonomic insights // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2016. – V. 54, № 2. – P. 85–105.

77. Mertens R., Müller L. Die Amphibien und Reptilien Europas (Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940) // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. – 1940. – V. 451. – P. 1–56.
78. Mertens R., Wermuth H. Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). – Frankfurt am Main: Waldemar Kramer, 1960. – 264 p.
79. Nettmann H.K., Rykena S. *Lacerta trilineata* – Riesensmaragdeidechse. In: Böhme W. (ed.), Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. – Band 2/I., Echsen II (*Lacerta*). – Wiesbaden: Aula-Verlag, 1984. – P. 100–128.
80. Nylander J.A.A. MrModeltest version 2. Program distributed by the author. – Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. 2004. – 2 p.
81. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // Hydrology and Earth System Sciences. – 2007. – V. 11. – P. 1633–1644.
82. Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // Mathematics. – 2020. – V. 8, № 1329. – P. 1–21.
83. Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. – 2008. – V. 31, № 2. – P. 161–175.
84. Prychitko T.M., Moore W.S. The utility of DNA sequences of an intron from the β -fibrinogen gene in phylogenetic analysis of woodpeckers (Aves: Picidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 1997. – V. 8, issue 2. – P. 193–204.
85. Puillandre N., Lambert A., Brouillet S., Achaz G. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation // Molecular Ecology. – 2012. – V. 21, № 8. – P. 1864–1877.
86. Roitberg E.S., Mazanaeva L.F., Ilyina E.V., Orlova V.F. Die Echsen Dagestans (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Gekkonidae, Agamidae, Anguinae, Scincidae et Lacertidae) // Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden. – 2000. – V. 22, issue 8. – P. 97–118.
87. Ronquist F., Huelsenbeck J.Ph. MrBayes 3: Bayesian Phylogenetic Inference Under Mixed Models // Bioinformatics. – 2003. – V. 19, № 12. – P. 1572–1574.
88. Saberi-Pirooz R., Rajabi-Maham H., Ahmadzadeh F., Kiabi B.H., Javidkar M., Carretero M.A. Pleistocene climate fluctuations as the major driver of genetic diversity and distribution patterns of the Caspian green lizard, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 // Ecology and Evolution. – 2021. – V. 11, № 11. – P. 6927–6940.

89. Sagonas K., Poulakakis N., Lymberakis P., Parmakelis A., Pafilis P., Valakos E.D. Molecular systematics and historical biogeography of the green lizards (*Lacerta*) in Greece: Insights from mitochondrial and nuclear DNA // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2014. – V. 76. – P. 144–154.
90. Sarkar I.N., Egan M.G., Coruzzi G., Lee E.K., DeSalle R. Automated simultaneous analysis phylogenetics (ASAP): an enabling tool for phylogenomics // *BMC Bioinformatics*. – 2008. – V. 9, № 103. – P. 1–5.
91. Scheldeman X., van Zonneveld M. Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution. – Rome: Bioversity International, 2010. – 179 p.
92. Schmidler J.F. Orientalische Smaragdeidechsen: 1. Zur Systematik und Verbreitung von *Lacerta viridis* in der Türkei // *Salamandra*. – 1986a. – V. 22, № 1. – P. 29–46.
93. Schmidler J.F. Orientalische Smaragdeidechsen: 2. Über Systematik und Synökologie von *Lacerta trilineata*, *L. media* und *L. pamphylica* // *Salamandra*. – 1986b. – V. 22, № 2/3. – P. 126–146.
94. Sillero N., Campos J., Bonardi A., Corti C., Creemers R., Crochet P.-A., Crnobrnja Isailović J., Denoël M., Ficetola G.F., Gonçalves J., Kuzmin S., Lymberakis P., de Pous P., Rodríguez A., Sindaco R., Speybroeck J., Toxopeus B., Vieites D.R., Vences M. Updated distribution and Biogeography of amphibians and reptiles of Europe // *Amphibia-Reptilia*. – 2014. – V. 35. – P. 1–31.
95. Šmíd J., Moravec J., Kodym P., Kratochvíl L., Hosseinian Yousefkhani S.S., Frynta D. Annotated checklist and distribution of the lizards of Iran // *Zootaxa*. – 2014. – V. 3855, № 1. – P. 1–97.
96. Sookhov [Suchow] G.F. Description of a new species of lizards from the environs of Vladicaucasus (*Lacerta boemica* sp. nov.) // *Zbirnyk prats' Zoolohichnogo muzeyu*. – 1929. – Issue 7. – P. 117–119. (*Mémoires de la Classe des Sciences Physiques et Mathématiques*. – V. 13, № 1. – P. 115–117).
97. Suchow G.F. Untersuchung über die Anzahl der Schenkelporen bei *Lacerta agilis* Wolf. // *Zoologischer Anzeiger*. – 1927a. – V. 71, № 1/2. – P. 53–56.
98. Suchow G.F. Die Zauneidechse aus der Krim (*Lacerta agilis tauridica* subsp. nov.) // *Zbirnyk prats' Zoolohichnogo muzeyu*. – 1927b. – V. 2. – P. 83–87. (*Pratsi of Physical Mathematical Department of Ukrainian Academy of Sciences*. – V. 4, № 4. – P. 327–331).
99. Suchow G.F. Die postembryonale Entwicklung des Analschildes bei *Lacerta agilis* Wolf. // *Zoologischer Anzeiger*. – 1927b. – V. 71, № 9/10. – P. 238–243.
100. Troidl A., Troidl S. *Lacertidae // Eidechsen Porträt, Ausgabe*. – 2000. № 1. – 10 p.
101. Troidl A., Troidl S. *Lacertidae // Eidechsen Porträt, Ausgabe*. – 2001. № 2. – 10 p.

102. Tuniyev B.S. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian isthmus and its main xerophylous refugia // *Russian Journal of Herpetology*. – 1995. – V. 2, № 2. – P. 95–119.
103. Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Aghasyan A.L. Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution, conservation. – St. Petersburg, M.: KMK Scientific Press, 2019. – 276 p.
104. Uetz P., Cherikh S., Shea G., Ineich I., Campbell P.D., Doronin I.V., Rosado J., Wynn A., Tighe K.A., Mcdiarmid R., Lee J.L., Köhler G., Ellis R., Doughty P., Raxworthy C.J., Scheinberg L., Resetar A., Sabaj M., Schneider G., Franzen M., Glaw F., Böhme W., Schweiger S., Gemel R., Couper P., Amey A., Dondorp E., Ofer G., Meiri S., Wallach V. A global catalog of primary reptile type specimens // *Zootaxa*. – 2019. – V. 4695, № 5. – P. 438–450.
105. Vences M., Brown J.L., Lathrop A., Rosa G.M., Cameron A., Crottini A., Dolch R., Edmonds D., Freeman K.L.M., Glaw F., Grismer L.L., Litvinchuk S., Milne M.G., Moore M., Solofo J.F., Noël J., Nguyen T.Q., Ohler A., Randrianantoandro C., Raselimanana A.P., van Leeuwen P., Wogan G.O.U., Ziegler T., Andreone F., Murphy R.W. Tracing a toad invasion: lack of mitochondrial DNA variation, haplotype origins, and potential distribution of introduced *Duttaphrynus melanostictus* in Madagascar // *Amphibia-Reptilia*. – 2017. – V. 38, № 2. – P. 197–207.
106. Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. – 2010. – V. 33. – P. 607–611.
107. Felsenstein J. *Inferring Phylogenies*. – Sunderland: Sinauer Associates, 2004. – xx + 664 p.