

ISSN 0044-5134

Том 103, Номер 11

Ноябрь 2024

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 11, 2024

Илья Сергеевич Даревский. 100 лет со дня рождения <i>Н. Б. Ананьева, И. В. Доронин</i>	3
И.С. Даревский (1924 – 2009) и скальные ящерицы Кавказа: от географического партеногенеза к сетчатому (гибридогенному) видообразованию <i>Л. Я. Боркин</i>	7
Генетическая изменчивость и филогеография полосатой ящерицы, <i>Lacerta strigata</i> Eichwald, 1831 (Lacertidae, Sauria) <i>И. В. Доронин, М. А. Доронина, К. Ю. Лотиев, С. А. Луконина, Л. Ф. Мазанаева, К. Д. Мильто</i>	40
Изменчивость размера генома у диплоидных и полиплоидных скальных ящериц рода <i>Darevskia</i> (Lacertidae, Squamata) <i>С. Н. Литвинчук, Н. Д. Аксенов, Л. Я. Боркин, И. В. Доронин, В. О. Ерашкин, А. А. Кидов</i>	60
Taxonomic diversity and biogeography of the snakes in the Aralo-Caspian basin <i>Konstantin D. Milto</i>	75
Стратегия зимовки дальневосточной жерлянки <i>Bombina orientalis</i> f. <i>sylvatica</i> (Amphibia, Anura) <i>Н. А. Булахова, Е. Н. Мещерякова</i>	84
К репродуктивной биологии закавказской гюрзы, <i>Macrovipera lebetina obtusa</i> (Dwigubsky, 1832) (Serpentes, Reptilia), на Северо-Востоке Кавказа (Дагестан, Россия) <i>З. С. Исмаилова, Л. Ф. Мазанаева</i>	92
Новый вид червеобразных ящериц рода <i>Dibamus</i> Duméril et Bibron, 1839 (Squamata, Dibamidae) из Камбоджи <i>Н. С. Клюкин, А. М. Брагин, Неанг Тхы, В. А. Горин, А. А. Лисенкова, В. Ю. Богатырева, Н. А. Поярков</i>	97

Contents

Volume 103, № 11, 2024

Ilya Sergeevich Darevsky. 100 years anniversary

N. B. Ananjeva, I. V. Doronin 3

I. S. Darevsky (1924–2009) and rock lizards of the Caucasus:
from geographic parthenogenesis to reticulate (hybridogenous) speciation

L. J. Borkin 7

Genetic variation and phylogeography of *Lacerta strigata*
Elchwald, 1831 (Lacertidae, Sauria)

*I. V. Doronin, M. A. Doronina, K. Yu. Lotiev,
S. A. Lukonina, L. F. Mazanaeva, K. D. Milto* 40

Genome size variation in diploid and polyploid mountain lizards
of the *Darevskia* (Lacertidae, Squamata)

*S. N. Litvinchuk, N. D. Aksyonov, L. J. Borkin,
I. V. Doronin, V. O. Erashkin, A. A. Kidov* 60

Taxonomic diversity and biogeography of the snakes in the Aralo-Caspian basin

K. D. Milto 75

Overwintering strategy of the Oriental fire-bellied toad,
Bombina orientalis f. *sylvatica* (Amphibia, Anura)

N. A. Bulakhova, E. N. Meshcheryakova 84

On the reproductive biology of the Transcaucasian gyurza,
Macrovipera lebetina obtusa (Dwigubsky, 1832) (Serpentes, Reptilia),
in the northeastern Caucasus (Dagestan, Russia)

Z. S. Ismailova, L. F. Mazanaeva 92

A new species of blind skink of the genus *Dibamus* Duméril et Bibron,
1839 (Squamata, Dibamidae) from Cambodia

*N. S. Kliukin, A. M. Bragin, Neang Thy,
V. A. Gorin, A. A. Lisenkova, V. Y. Bogatyreva, N. A. Poyarkov* 97

«...в разгаре экзаменов, когда все дети обычно заостряют свое внимание на школе, у моего Ильюши начинается «ящеричный сезон», и он, вместо подготовки к экзаменам, стремится всей душой на ближайшую станцию в лес, в вечной погоне за всевозможными видами гадов».

Из письма С.И. Даревской С.А. Чернову, 1 февраля 1940 г.

ИЛЬЯ СЕРГЕЕВИЧ ДАРЕВСКИЙ. 100 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ



Этот номер и следующий (№ 12) выпуск «Зоологического журнала» посвящены выдающемуся зоологу, эволюционисту и биогеографу, члену-корреспонденту Академии наук СССР – Российской академии наук, заслуженному деятелю науки РСФСР, профессору Илье Сергеевичу Даревскому (1924–2009) и приурочен к столетию со дня его рождения. Илья Сергеевич – один из наиболее известных в мире герпетологов, прославившийся своими исследованиями амфибий и рептилий Азии, открытием естественного партеногенеза, гибридизации и полиплоидии у высших позвоночных животных. Его исследования значительно изменили представления биологов о механизмах видообразования у амниот.

Биография Даревского связывает сразу четыре города бывшего СССР: Киев, где он родился, Москву, где учился в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова, Ереван – где сделал открытие партеногенеза у скальных ящериц

и подготовил кандидатскую диссертацию, Ленинград–Санкт-Петербург – где защитил и кандидатскую, и докторскую диссертации, где прошла наиболее плодотворная и большая часть его жизни, итогом которой стали как многочисленные книги и статьи в ведущих профильных изданиях мира, так и расцвет герпетологических исследований в городе на Неве. Именно в период его заведования отделением (в настоящее время – лаборатория) герпетологии Зоологического института в 1962–1994 гг. сформировалась самостоятельная научная школа. Он продолжил прямую линию “учитель–ученик”, начатую Александром Михайловичем Никольским (1858–1942) и включающую уже шесть поколений герпетологов.

Илья Сергеевич с 1967 г. (с I Международного симпозиума по изучению ядовитых животных, Сан-Паулу, Бразилия) и до середины 2000-х гг. был участником и организатором ряда значимых научных мероприятий, включая

и Всемирные герпетологические конгрессы (World Congress of Herpetology). Его высокая научная репутация и организационная активность позволили наладить и существенно развить международные научные контакты герпетологов СССР даже в условиях холодной войны и “железного занавеса”. Признанием научных заслуг была и последняя в его биографии конференция по изучению и сохранению герпетологического разнообразия Кавказского экорегиона, проведенная под эгидой Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF, www.panda.org/caucasus/cepf and www.cepf.net) в апреле 2005 г. в Зоологическом институте РАН: вставшие при появлении Ильи Сергеевича в конференц-зале участники встретили его продолжительными аплодисментами.

Именно Илья Сергеевич совместно с Павлом Викторовичем Терентьевым (1903–1970) был инициатором первых Всесоюзных герпетологических конференций (1964, 1968), которые в дальнейшем стали крупными научными форумами (1973, 1977, 1981, 1985, 1989) и основой для создания Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН (с 1991).

На сегодняшний день библиография ученого включает 471 публикацию, изданную на русском (277–59%), английском (168–35.4%), немецком (23–5%), армянском (1–0.2%), китайском (1–0.2%) и японском (1–0.2%) языках в период с 1938 по 2015 гг. (четыре публикации вышли уже после его смерти) (Доронин, Барабанов, 2014; Доронин, 2020). Эти цифры наглядно еще раз подтверждают высокую международную активность Даревского. Первое место по научным дисциплинам, которым посвящены его публикации, прочно занимает зоология (более половины), затем идут работы по молекулярной биологии и генетике рептилий, истории науки и науковедению, физиологии, экологии, эволюционной теории, зоогеографии, морфологии, палеонтологии и паразитологии. Значительное число работ по молекулярной биологии и генетике (95 наименований) обусловлено интегративным глубоким изучением многими коллективами ученых (в том числе многими международными), в которые входил и Илья Сергеевич, явления партеногенеза у скальных ящериц. Здесь же отметим, что среди объектов, которым были посвящены публикации, лидерство принадлежит ящерицам (Lacertilia).

Илья Сергеевич – (со)автор описания 70 таксонов (три рода, 46 видов и 21 подвид), относящихся к пяти отрядам и восьми семействам амфибий и рептилий, что делает его одним из наиболее продуктивных герпетологов-систематиков XX в. (Barabanov, Doronin, 2020). Из этого числа три таксона – ископаемые, а 57 таксонов в настоящее время считаются действительными (валидными). По регионам открытия

новых животных преобладает Юго-Восточная и Передняя Азия (включая Кавказ и Анатолию). Наибольшее количество описаний было опубликовано в “Russian Journal of Herpetology” – журнале, одним из основателей и первым главным редактором которого был Даревский.

К настоящему времени в честь самого Ильи Сергеевича названы 32 таксона (один род, 28 видов и три подвида) нематод, брюхоногих моллюсков, жуков, кузнечиков, уховерток, наездников, лягушек, сухопутных черепах, ящериц и змей, из которых три – ископаемые. Такое значительное число описаний связано как с непосредственным сбором Даревским новых для науки животных (прежде всего из Юго-Восточной Азии), так и с оценкой его вклада в развитие зоологии. Так, последнее из них – описание златки *Agrilus darevskii* Jendek, 2021, сделанное по сбору Даревского 1962 г. с острова Комодо (Jendek, 2021), то есть спустя 59 лет после его знаменитой экспедиции на Малых Зондских островах Индонезии. Значительные герпетологические коллекции ученого регулярно используются отечественными и зарубежными специалистами при изучении распространения, морфологии, филогении, систематики и паразитофауны различных групп амфибий и рептилий, прежде всего, ящериц и змей.

Илья Сергеевич был не только выдающимся ученым, но и прекрасным популяризатором научных знаний. Ему принадлежит множество научно-популярных статей в журнале “Природа”, в Большой Советской Энциклопедии и других изданиях. Интересные и содержательные лекции Даревского в высшей школе, прежде всего – Ленинградском университете, всегда вызывали большой интерес слушателей. Среди его учеников много широко известных, признанных специалистов. Всего под его руководством защищено 29 кандидатских и две докторские диссертации. В отделении герпетологии был создан признанный в международном сообществе научный коллектив, в свою очередь, продолживший и создавший несколько научных направлений.

60-летию И.С. Даревского был посвящен выход седьмого выпуска специальных герпетологических сборников, издаваемых в ЗИНе с 1977 г., – “Герпетологические исследования на Кавказе” (1986). Его юбилей широко отмечался герпетологическим сообществом СССР, когда в Ленинград с поздравлениями приехали делегации из всех союзных республик и многих городов России.

Уже после ухода из жизни было отмечено и 90-летие было отмечено и 90-летие Ильи Сергеевича: к этой дате был подготовлен выпуск тематических номеров журналов “Труды Зоологического института РАН” (Том 318, № 4) и “Russian Journal

of Herpetology” (Том 21, № 2, 4), книга «Илья Сергеевич Даревский: портрет герпетолога» (Ананьева, Доронин, 2015) с материалами из архива семьи ученого и лаборатории герпетологии ЗИНа, издание почтовой открытки, проведение Первых научных чтений памяти Даревского, организация выставки в Зоологическом институте, выход публикаций в СМИ. Указанный выпуск «Трудов ЗИНа» включил автобиографию (Даревский, 2014), подробную биографию (Ананьева, Доронин, 2014), библиографии (Доронин, Барабанов, 2014) ученого. Показательно, что, делая обзор герпетологических исследований на Кавказе, немецкие герпетологи В. Бишофф и Й. Шмидтлер дали ему название “Von Pallas bis Darevsky” (Bischoff, Schmidtler, 2014). В дальнейшем был издан аннотированный список описанных им таксонов (Barabanov A. V., Doronin, 2020) и некоторые дополнения к его биографии (Доронин, 2020, 2021). Мы можем констатировать, что, с учетом опубликованных многочисленных некрологов, воспоминаний, энциклопедических статей, писем, газетных статей и пр. (список таких работ включает по меньшей мере 80 наименований), жизненный путь и научный вклад Даревского изучены и описаны с не меньшей, а, местами, и большей полнотой, чем это было сделано для Александра Михайловича Никольского и Льва Исааковича Хозацкого (1913–1992).

По решению организационного комитета IX съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН, прошедший в г. Калуга с 5 по 12 октября 2024 г., был посвящен 100-летию со дня рождения его первого президента (с 1991 по 2006 гг.) и первого почетного члена (был избран в 2006 г.) — Ильи Сергеевича и 300-летию Российской академии наук. В ходе его проведения в ряде докладов был дан анализ научного наследия Даревского и прошла презентация документального фильма о нем (режиссер — Роман Померанцев, автор сценария — Анастасия Минвалеева, производство Медиа-центра СПбГУ). В день 100-летия со дня его рождения, 18 декабря 2024 г. в Зоологическом институте РАН проведены VI научные Чтения памяти Даревского, а «Почтой России» выпущен конверт с его портретом. Библиографическая выставка, приуроченная к юбилею герпетолога, прошла в Отделе Библиотеки Российской академии наук при Зоологическом институте РАН.

Посвященный юбилею тематический номер Зоологического журнала подтверждает признание важности научного и педагогического вклада Даревского. Отметим, что Илья Сергеевич опубликовал на его страницах 33 статьи, рецензии, некрологи и обзоры научных мероприятий, в том числе описание девяти новых для науки таксонов. Собранные в данном номере публикации посвящены различным аспектам

изучения биологического разнообразия земноводных и пресмыкающихся: Л.Я. Боркин подробно остановился на истории открытия партеногенеза у скальных ящериц, значении работ И.С. Даревского в развитие теории сетчатого (гибридогенного) видообразования; Н.А. Булахова и Е.Н. Мещерякова продолжили серию публикаций о стратегиях зимовки амфибий Северной Евразии, изучив дальневосточную жерлянку (*Bombina orientalis*); З.С. Исмаилова и Л.Ф. Мазанаева на основе полевых и лабораторных наблюдений подготовили публикацию о размножении охраняемого таксона — закавказской гюрзы (*Macrovipera lebetina obtusa*) в Дагестане; Н.С. Ключкин, А.М. Брагин, Неанг Тхы, В.А. Горин, А.А. Лисенкова, В.Ю. Богатырева и Н.А. Поярков представили описание нового вида червеобразных ящериц рода *Dibamus* из Камбоджи — 27-й вид рода и второй дибамус в фауне этой страны; Л.А. Куприянова подготовила обзор работ Даревского о гибридогенном видообразовании у партеногенетических видов ящериц рода *Darevskia* — главных в научном наследии ученого; С.Н. Литвинчук, Н.Д. Аксенов, Л.Я. Боркин, И.В. Доронин, В.О. Ерашкин и А.А. Кидов с помощью прецизионного метода проточной ДНК-цитометрии изучили изменчивость размера генома и плоидности в популяциях 29 видов скальных ящериц рода *Darevskia*, а также их гибридов; К.Д. Мильто провел анализ таксономического разнообразия и биогеографии змей Арало-Каспийского бассейна, для которого он привел 61 вид офидиофауны; И.В. Доронин, М.А. Доронина, К.Ю. Лотиев, С.А. Луконина, Л.Ф. Мазанаева и К.Д. Мильто провели исследование генетической изменчивости и филогенетики полосатой ящерицы (*Lacerta strigata*) — единственного представителя рода *Lacerta*, обитающего на всем протяжении южного и западного Прикаспия, практически не выходящий за пределы Кавказского экорегиона и Эльбурса, при этом особое внимание уделено ранее не исследованным популяциям Кавказа. Б.С. Туниев и Н.Б. Ананьева представили результаты анализа разнообразия герпетофауны Кавказского экорегиона, биогеографического и природоохранного статуса амфибий и рептилий региона, изучение которого неразрывно связано с именем Даревского.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Доронин И.В., 2014. Илья Сергеевич Даревский: 90 лет со дня рождения // Труды Зоологического института РАН. Т. 318. № 4. С. 326–338.
- Ананьева Н.Б., Доронин И.В., 2015. Илья Сергеевич Даревский: портрет герпетолога. Фотоальбом. СПб.: Зоологический институт РАН. 103 с.

- Даревский И. С.*, 2014. Моя биография (герпетология и жизнь) // Труды Зоологического института РАН. Т. 318. № 4. С. 292–325.
- Доронин И. В.*, 2020. Новые данные о некоторых российских герпетологах. Сообщение 2 // Современная герпетология. Т. 20. Вып. 1/2. С. 65–76.
- Доронин И. В.*, 2021. Новые данные о некоторых российских герпетологах. Сообщение 3 // Современная герпетология. Т. 21. Вып. 3/4. С. 123–131.
- Доронин И. В., Барабанов А. В.*, 2014. Илья Сергеевич Даревский (1924–2009): библиография (1938–2014) // Труды Зоологического института РАН. Т. 318. № 4. С. 339–370.
- Barabanov A. V., Doronin I. V.*, 2020. Annotated list of amphibian and reptile taxa described by Ilya Sergeevich Darevsky (1924–2009) // Zootaxa. V. 4803. № 1. P. 152–168.
- Bischoff W., Schmidtler J. F.*, 2014. Von Pallas bis Darevsky: Die Erforschung der Herpetofauna des Kaukasus am Beispiel der Echsen // Sekretär. V. 14. № 2. P. 23–58.
- Jendek E.*, 2021. One hundred and thirty-two new taxa of *Agrilus* (Coleoptera: Buprestidae) from Oriental and Palaearctic realms // Journal of Insect Biodiversity. V. 24. № 1. P. 1–126.
- Н. Б. Ананьева**, *И. В. Доронин***
Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru
**e-mail: Igor.Doronin@zin.ru

УДК 577.3/4: 596 + 598.1

И.С. ДАРЕВСКИЙ (1924–2009) И СКАЛЬНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ КАВКАЗА: ОТ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПАРТЕНОГЕНЕЗА К СЕТЧАТОМУ (ГИБРИДОГЕНН ОМУ) ВИДООБРАЗОВАНИЮ

© 2024 г. Л.Я. Боркин*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: Leo.Borkin@zin.ru

Поступила в редакцию 17.09.2024 г.

После доработки 25.09.2024 г.

Принята к публикации 26.09.2024 г.

Проанализированы путь, проделанный И.С. Даревским, к открытию естественного партеногенеза у скальных ящериц Кавказа (1957, 1958), а также дальнейшая разработка им проблемы партеногенеза у ящериц в основных статьях (1962, 1966, 1967) и монографии (1967). Рассмотрены следующие вопросы: географический и гибридный партеногенез, подвид и вид у однополых ящериц, спонтанные самцы у партеногенетических видов. Обсуждается суть сделанного открытия в контексте разных категорий клонального размножения у животных, формирование концепции сетчатого видообразования, а также эволюционный возраст клональных форм в разных группах животных.

Ключевые слова: гибридизация, партеногенез, клональное размножение, сетчатое видообразование, *Darevskia*

DOI: 10.31857/S0044513424110014, **EDN:** tlwjah

Данная статья посвящена 100-летию юбилею известного советского и российского зоолога Ильи Сергеевича Даревского (18 декабря 1924 – 8 августа 2009), ставшего в 1970-е годы одним из лидеров отечественной герпетологии с широкой международной известностью. Отмечу несколько важных штрихов его биографии, полезных для понимания научного пути ученого (подробнее см. Боркин, 2011; Даревский, 2014; Ананьева, Доронин, 2014, 2015).

И.С. Даревский родился в Киеве, но детские годы провел в районном городке Рокитно, Белоцерковский район, Киевская область, Украинская ССР (СССР). Школу и университет окончил в Киеве. Уже подростком увлекся изучением амфибий и рептилий и стал вести переписку с известным советским герпетологом С.А. Черновым (1903–1964), который заведовал отделением герпетологии Зоологического института (ЗИН) АН СССР, Ленинград. В ходе Великой Отечественной войны в августе 1942 г. был мобилизован и отправлен на Западный фронт; дважды ранен, стал старшим лейтенантом (1944), награжден орденом и медалями. После демобилизации в марте 1946 г. приехал в Москву, где в возрасте 23 лет в 1948 г. сдал экстерном необходимые экзамены на аттестат зрелости и поступил на биолого-почвенный факультет

Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Под руководством Н.В. Шибанова (1903–1960) защитил дипломную работу «Эколого-фаунистический очерк пресмыкающихся Армении» (1953). В 1954 г. переехал в Ереван, где был зачислен сначала сотрудником в зоопарк, а затем в Институт зоологии АН Армянской ССР, параллельно устроившись в заочную аспирантуру ЗИН АН СССР.

В марте 1958 г. защитил в ЗИН АН СССР кандидатскую диссертацию по герпетофауне Армении; научным руководителем был С.А. Чернов. Младший научный сотрудник (1954), ученый секретарь (1960), исполняющий обязанности заведующего сектором позвоночных (1962) в Институте зоологии АН АрмССР. 27 марта 1962 г. И.С. Даревский перешел на работу в ЗИН АН СССР на должность младшего научного сотрудника, став заведующим отделением герпетологии. Таким образом, он продолжил научную преемственность по линии А.М. Никольский (Санкт-Петербург, Харьков) – С.А. Чернов (Харьков, Ленинград) – И.С. Даревский (Киев, Москва, Ереван, Ленинград). В мае 1967 г. защитил докторскую диссертацию «Скальные ящерицы Кавказа». Старший научный сотрудник (1967), председатель Всесоюзного герпетологического комитета (1973), профессор (1978),

член-корреспондент АН СССР (1987), президент Герпетологического общества имени А.М. Никольского (1989)¹, член, в том числе почетный, многих отечественных и зарубежных научных обществ.

Данная статья написана для специального выпуска «Зоологического журнала» памяти И.С. Даревского и состоит из двух частей, которые взаимосвязаны и переходят одна в другую. В первой части кратко описывается непростой путь к открытию естественного партеногенеза у скальных ящериц Кавказа. Во второй части рассматривается начало формирования концепции сетчатой эволюции у животных, которая сочетает гибридизацию, клональное наследование и полиплоидию. В следующей статье, которая по факту составит третью часть, будет проанализирована сама концепция сетчатого видообразования, обязательность сочетания гибридизации, клональности и полиплоидии, а также возможные другие варианты сетчатой эволюции, в частности так называемое гомоплоидное видообразование.

При чтении многочисленных публикаций следует иметь в виду, что скальные ящерицы Кавказа фигурируют в них под различными названиями родовой группы. Во второй половине XX столетия они считались частью *Lacerta* Linnaeus, 1758. Таксономическая структура этого обширного афро-евразийского рода была сложной (группы видов, секции, подроды) и заметно различалась в представлениях разных авторов. И.С. Даревский (1967б), вслед за другими исследователями (Lantz, Cyrén, 1936: 160; Терентьев, Чернов, 1949: 176), относил скальных ящериц Кавказа к подроду *Archaeolacerta*, а позже к роду *Archaeolacerta* (Даревский и др., 1991). Авторство этого названия приписывают или Лайошу Мехели (Méhely, 1909), или гораздо чаще Роберту Мертенсу (Mertens, 1921: 239). Однако, на мой взгляд, оба варианта требуют тщательного анализа с точки зрения зоологической номенклатуры, что не является предметом данной статьи.

В XX в. скальных ящериц относили также к двум секциям: III. *Zootoca* с включением *Lacerta derjugini* Nikolsky, 1898 и IV. *Podarcis* с включением *Lacerta chlorogaster* Boulenger, 1908 и *Lacerta muralis*, Group V, т.е. *saxicola* и ряда других близких разновидностей (Boulenger, 1920: 126, 150 и 177; см. также Терентьев, 1961: 223 и 225), а позже к подроду *Apathya* s.l. (Bischoff, 1991: 8). В самом конце

прошлого столетия скальные ящерицы были выделены независимо в особый подрод *Caucasilacerta* Harris, Arnold et Thomas, 1998 рода *Lacerta* (Harris et al., 1998: 1947) и в самостоятельный род *Darevskia* Arribas, 1999: 17. У обоих номинальных таксонов один и тот же типовый вид — *Lacerta saxicola* Eversmann, 1834. В результате обсуждения (см. Arribas, 2016; Busack et al., 2016; Arribas et al., 2017, 2018) Международная комиссия по зоологической номенклатуре приняла решение в пользу *Darevskia*, отвергнув *Caucasilacerta* как *nomen nudum* (см. International Commission on Zoological Nomenclature, 2020).

Название *Archaeolacerta* также сохранилось, хотя объем этого рода был уменьшен до трех видов ящериц, обитающих на Балканах и островах Корсика и Сардиния (Arribas, 1999: 11). Позднее на основании сочетанной дендрограммы с учетом митохондриальных и ядерных генов было показано (см. Mendes et al., 2016: 263, Fig. 4), что *Archaeolacerta* — это монотипический род, включающий лишь островную ящерицу Бедряги, *Archaeolacerta bedriagae* (Camerano, 1885) и кладистически близкий также к монотипическому роду *Zootoca* Wagler, 1830, но далекий от скальных ящериц (*Darevskia*), что было подтверждено (García-Porta et al., 2019: 3, Fig. 1).

Статья написана в историко-аналитическом ключе, с учетом хронологии научных трудов И.С. Даревского. Латинские названия приведены в соответствии с их написанием в публикациях. Открытие партеногенеза у ящериц рассматривается на фоне достижений в изучении клонального размножения у позвоночных животных в целом.

ОТКРЫТИЕ ПРИРОДНОГО ПАРТЕНОГЕНЕЗА У СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ КАВКАЗА

1 октября 1958 г. в «Докладах АН СССР» (рис. 1) была опубликована небольшая статья тогда еще не очень известного 33-летнего герпетолога из Еревана, всего лишь немногим больше года назад окончившего заочную аспирантуру в ЗИН АН СССР. В статье И.С. Даревского были приведены доказательства наличия *партеногенеза* в природной популяции скальной ящерицы *Lacerta saxicola armeniaca* Méhely, 1909; сейчас эта ящерица считается самостоятельным видом *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909); см. рис. 2. Доказательство столь серьезного утверждения строилось на отсутствии самцов в природе и на получении только самочного потомства от неоплодотворенных самок. Это была смелая заявка на важное открытие в области герпетологии (и, добавлю, зоологии позвоночных в целом).

¹ Первоначально И.С. Даревский был избран президентом Всесоюзного герпетологического общества (ВГО), созданного на Седьмой Всесоюзной герпетологической конференции в Киеве в 1989 г. В январе 1991 в Пушкино (Московская область) состоялся так называемый Учредительный съезд ВГО, на котором были проведены довыборы руководства и принят устав. После распада СССР (1991) ВГО переименовали в Герпетологическое общество имени А.М. Никольского при РАН (см. Боркин, 2003: 27).

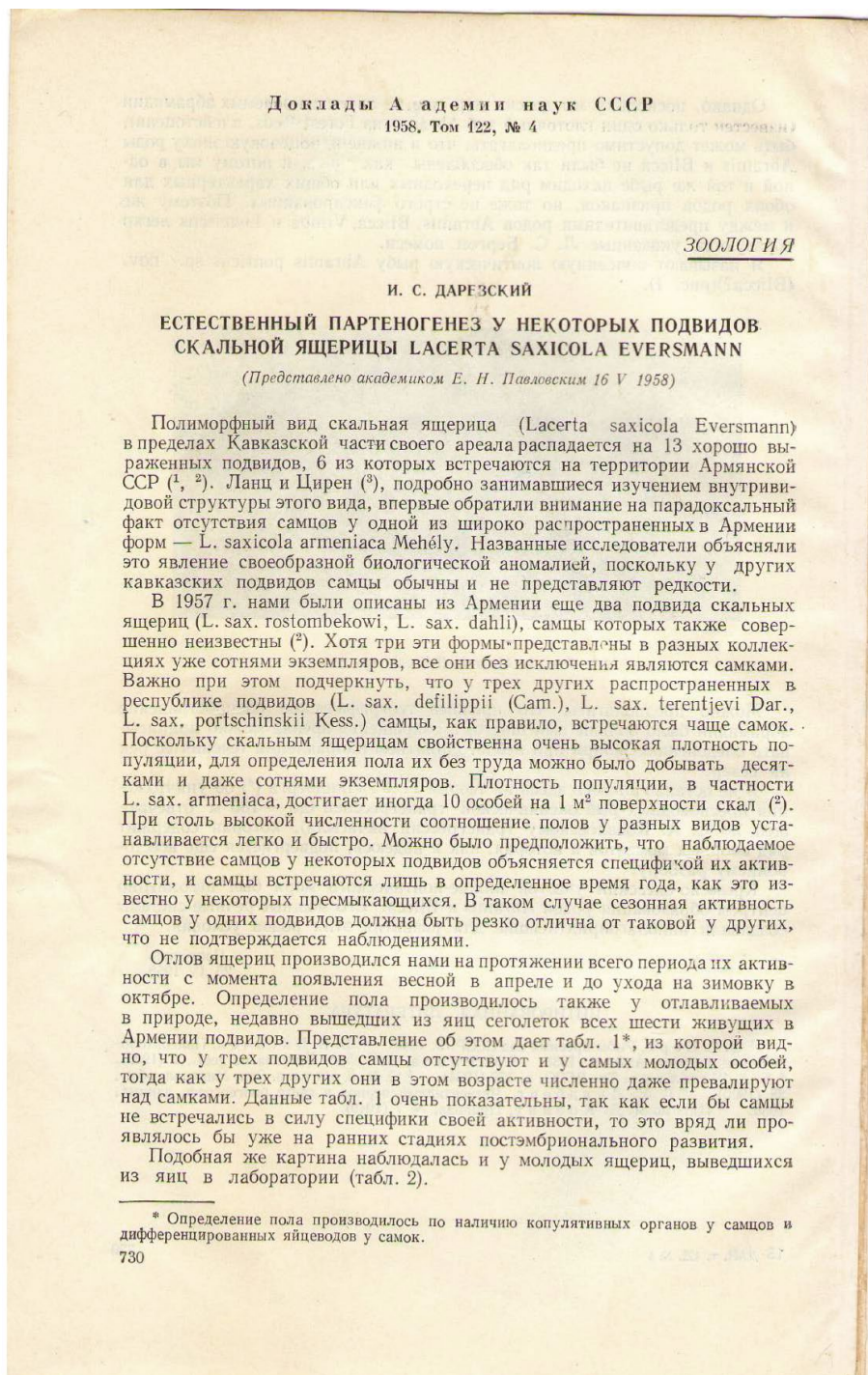


Рис. 1. Статья И.С. Даревского (1958) об открытии партеногенеза у скальных ящериц Кавказа.

Статья была представлена в “Доклады” 16 мая того же года директором ЗИН АН СССР академиком Е.Н. Павловским (1884–1965). Это означало, что рукопись была сначала одобрена в институте, в том числе С.А. Черновым, который опекал И.С. Даревского в течение многих лет (см. выше).

Особенность ситуации заключалась в том, что С.А. Чернов (1939) в 1924 и 1936 годах сам проводил полевые исследования в Армении. На основании своих данных, а также литературных и музейных сведений он (1939: 115) пришел к выводу о численном преобладании самок у “армянской



Рис. 2. Партеногенетическая армянская ящерица, *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909), ранее относимая к роду *Lacerta*; окрестности села Артаваз, марз Котайк, Армения, 1830 м над ур. м. Фото М.С. Аракелян, 01.07.2017.

скальной ящерицы”, поскольку среди обследованных им 180 особей, собранных в разное время, оказалось всего лишь семь самцов². Однако С.А. Чернов был далек от мыслей о возможном однополом размножении у подвида. Редкость самцов у этой формы, а также у “*L. s. bythinica*” отмечалась и ранее (Lantz, Cyrén, 1936: 167).

Важно заметить, что в своей предыдущей статье, посвященной систематике и экологии скальных ящериц Армении, И.С. Даревский (1957) описал в качестве новых подвигов *Lacerta saxicola dahli* и *Lacerta saxicola rostombekowi*³, которые потом будут признаны самостоятельными партеногенетическими видами. Ныне это – ящерица Даля, *Darevskia dahli* (Darevsky, 1957) и ящерица Ростомбекова, *Darevskia rostombekowi* (Darevsky, 1957). Тогда в своей статье И.С. Даревский лишь указал, что самцы у этих обеих форм неизвестны (с. 35 и 54), а у *Lacerta saxicola armeniaca* редки (на рис. 8 была приведена фотография самца). Однако у *Lacerta saxicola portschinskii* Kessler, 1878, наоборот, самцы

численно заметно преобладают над самками (Даревский, 1957: 55).

Таким образом, кроме публикации любопытных фактов о различном соотношении полов у разных подвигов скальных ящериц в Армении, никакие соображения об облигатной однополости или партеногенезе им еще не высказывались. Отмечу, что сборник со статьей был подписан к печати 26 июля 1957 г.

Недавно было опубликовано любопытное письмо И.С. Даревского С.А. Чернову от 4 октября 1955 г. (Доронин, 2021: 126–127). В нем он извещал своего учителя, что послал ему посылку с живыми скальными ящерицами, для обозначения которых в письме уже использовал латинское название “*L. sax. dahli*”. И.С. Даревский сообщал также о том, что пока не закончил свою работу о подвидах и опоздал сдать ее в очередной сборник. Таким образом, эту статью по систематике он готовил не менее двух лет. О партеногенезе в письме не было ни слова (И.В. Доронин, in litt., 27.08.2024).

Однако И.С. Даревский рассматривал партеногенез у скальных ящериц в своей кандидатской диссертации по герпетофауне Армении, которую защитил в ЗИН АН СССР в марте 1958 г. (Ананьева, Доронин, 2015: 28). Действительно, в автореферате диссертации, которая по названию имела фаунистический характер, но по содержанию была гораздо шире, сказано, что в главах по экологии рассматривался вопрос: “Естественный

² Потом выяснилось, что это были самцы другой, обоеполой скальной ящерицы *Lacerta saxicola terentjevi* Darevsky, 1957 = *Lacerta saxicola valentini* Boettger, 1892 (Darevsky, 1966: 116), ныне ящерица Валентина, *Darevskia valentini* (Boettger, 1892).

³ Часто встречающееся написание *rostombekowi* (см. Даревский, 1962а: 397, 1962б: 51, 1967а: 413, 1967б: 130; Darevsky, 1966: 115 и многие другие) неправильно, так как не соответствует названию, данному в первоописании ящерицы (Даревский, 1957: 35; см. Murphy, 1999).

партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola*) (10 стр.)” (Даревский, 1957а: 4). К сожалению, в самом автореферате не указана дата сдачи его в печать, а в экземпляре, которым я пользовался, нет также даты его рассылки, что было бы важно для точной датировки этого важного открытия. Тем не менее ясно, что таковым следует считать 1957, а не 1958 год.

Собственно партеногенезу у трех подвидов скальной ящерицы (“*L. sax. armeniaca*”, “*L. sax. dahli*” и “*L. sax. rostombekowi*”) в автореферате посвящены страницы 16–18. В качестве доказательств партеногенетического размножения у этих подвидов было указано отсутствие у них самцов и отсутствие спермиев в половых путях самок, что отличало от самок обоеполюх видов, а также получение

“<...> потомства от заведомо не оплодотворенных молодых самок, отловленных осенью до наступления половозрелости, и содержащихся затем в условиях, исключающих возможность их встречи с самцами” (Даревский, 1957а: 17).

Идея о возможности гиногенеза, которая первоначально, по-видимому, не исключалась, таким образом, была отвергнута. Процитированная выше фраза явно относилась к готовящейся статье об открытии естественного партеногенеза у скальных ящериц (Даревский, 1958). Было отмечено, что большой материал был собран автором в Армении в 1957 г. совместно с цитологом В.Н. Куликовой. Сообщалось также, что изучение естественного партеногенеза будет продолжено совместно с нею (Даревский, 1957а: 18).

Действительно, затем с небольшим перерывом последовала серия важных статей И.С. Даревского, в том числе выполненных совместно с В.Н. Куликовой, сотрудницей Института цитологии АН СССР (Ленинград). В них концепция партеногенеза у скальных ящериц Кавказа развивалась дальше. Следует отметить, что В.Н. Куликова внесла значительный вклад как в доказательство наличия естественного партеногенеза у скальных ящериц, так и в развитие важных исследований на их начальном этапе, работая не только в лаборатории, но и в поле (взятие мазков у одно- и обоеполюх ящериц и др.). К сожалению, ее роль в открытии явно не оценена в достаточной мере.

Итоги их совместных почти четырехлетних исследований были обобщены в солидной статье на немецком языке (Darewski, Kulikowa, 1961), опубликованной в престижном тогда журнале “*Zoologische Jahrbücher*” (Йена). Судя по указанной аффилиации, она была написана, когда И.С. Даревский еще работал в Ереване. Ее быстро опубликованию содействовал известный немецкий зоолог-орнитолог проф. Эрвин Штресеманн (Erwin Stresemann, 1889–1972) в Берлине, одним

из учеников которого был знаменитый зоолог-эволюционист Эрнст Майр (см. ниже). Наряду с полевыми исследованиями, были привлечены гистологические и цитологические методы.

В этой статье, состоявшей из восьми частей, были убедительно представлены различные доказательства существования партеногенеза, включая перечисленные выше, полученные как в природе, так и в экспериментах. Подробно описана цитология оогенеза у дву- и однополюх форм скальных ящериц. Были обнаружены триплоидные гибридные самки, образующиеся от скрещивания диплоидных самок партеногенетических видов с самцами соседних двуполох видов. Стерильность этих самок была выявлена методом вскрытия, а также с помощью анализа половых клеток (Darewski, Kulikowa, 1961: 137).

Этой теме потом были посвящены и другие публикации (Даревский, Куликова, 1962: 169, 1964: 203–204; Даревский, 1964: 50–52; Darevsky, 1966: 135–140; см. также Darevsky, Danielyan, 1968: 66–67; Боркин, Даревский, 1980: 496, Табл. 1; Darevskii, Kupriyanova, 1982: 72, Table 1; Darevsky et al., 1985: 464–465). Позже в Армении (Курчак) были найдены и фертильные триплоидные гибридные самки (Danielyan et al., 2008: 498).

Более того, помимо триплоидных самок, в разных популяциях партеногенетических скальных ящериц были выявлены также триплоидные интерсексы и самцы, в том числе фертильные (Даревский и др., 1973: 51–53; Боркин, Даревский, 1980: 496, Табл. 1; Darevsky et al., 1985: 456, Table VII, 466–467; Danielyan et al., 2008: 500; см. также с. 17). В Кучаке был идентифицирован даже тетраплоидный самец (Danielyan et al., 2008: 500).

В статье на немецком языке были также описаны различные уродства у самцов партеногенетических форм, погибавших на эмбриональной стадии развития (Darewski, Kulikowa, 1961: 156). Были рассмотрены возможные причины возникновения партеногенеза и его биологическое значение для скальных ящериц как фактора видообразования (Darewski, Kulikowa, 1961: 162). Хотя было высказано предположение о том, что однополое размножение было следствием неких межвидовых скрещиваний в лесных рефугиумах Армении в конце юрмского оледенения (Darewski, Kulikowa, 1961: 164, 166 и 172), тем не менее “гибридная теория” была отвергнута, и ей предпочли гипотезу “географического партеногенеза” (Darewski, Kulikowa, 1961: 172; см. ниже). Все эти вопросы были потом детально изложены и развиты в серии статей и в монографии И.С. Даревского на русском языке.

Географический партеногенез

В 1962 г. И.С. Даревский опубликовал в «Зоологическом журнале» статью, в которой попытался дать объяснение происхождению партеногенеза у скальных ящериц Кавказа. Она также была написана, когда он еще работал в Ереване. Ссылаясь на различных авторов, которые указывали на связь между гибридизацией и партеногенезом, он, тем не менее, отказался от гибридной концепции, согласно которой именно гибридизация видов является основной, если не единственной, причиной возникновения партеногенеза. На такое мнение повлияли также работы известного генетика Б.Л. Астаурова (1940: 191, 195⁴, 1960: 38), который на основании опытов с тутовым шелкопрядом полагал, что гибридизация непосредственно не порождает партеногенез, а лишь благоприятствует ему, хотя тесная связь между гибридизацией и партеногенезом, несомненно, существует (Даревский, 1962: 398).

Обращаясь к публикациям по облигатному естественному партеногенезу у насекомых, в частности у жуков-слоников (семейство Curculionidae) и бабочек рода *Solenobia* Duponchel in Godart, 1842 (семейство Psychidae), И.С. Даревский все же предпочел следовать гипотезе так называемого *географического партеногенеза*. Этот термин впервые появился в его статье с В.Н. Куликовой (Darewski, Kulikowa, 1961: 172).

Первоначально исчезновение самцов у двуполовых видов или их исключительную редкость было предложено называть *спанандрией* (Marchal, 1913: 268, “spanandrie”). Термин был введен для обозначения циклической смены партеногенетических и обоеполюх поколений у хермесов (семейство Adelgidae, Hemiptera). Французский зоолог Альбер Вандель (Albert Vandel, 1894–1980) обратил внимание на существование спанандрии не только во времени, но и в пространстве, приведя многочисленные примеры. В связи с этим он (Vandel, 1929: 207) стал различать два ее варианта: временную, или сезонную и географическую спанандрию (“Spanandrie géographique”).

Однако впоследствии последний термин был заменен им на *географический партеногенез* (“Parthénogenèse géographique”), под которым понималось существование в рамках одного вида обоеполой и однополой рас (Vandel, 1929: 211). Партеногенетические расы в редких случаях скрещиваний дают уродливое потомство, могут быть представлены полиплоидами, обычно распространены севернее обоеполюх (р. 211–212), возникают от них внезапно, путем мутации (р. 214) и имеют

недавнее происхождение, связанное с миграциями в ходе четвертичных оледенений (Vandel, 1929: 218).

Эта идея была использована И.С. Даревским (Darewski, Kulikowa, 1961: 165–167) для объяснения перехода от обоеполюх популяций скальных ящериц к однополом с потерей самцов в районах с более суровым климатом. Примеры с партеногенетическими беспозвоночными в Европе убедили его, что однополое размножение возникает в популяциях двуполого вида на периферии ареала или в горах при резких изменениях среды (Даревский, 1962: 400).

Соответственно переход к партеногенезу у скальных ящериц произошел, по его мнению, в реликтовых популяциях обоеполюх видов, переживших в горных рефугиумах Армении суровые условия четвертичных оледенений, в частности воздействие вюрмского оледенения. На основе этих популяций сформировались партеногенетические расы обоеполюх видов (см. также Даревский, 1962a: 52).

Тем не менее И.С. Даревский (1962: 398, 1962a: 52) все же оставил место и для гибридизации. Во-первых, он старался доказать гибридное происхождение обоеполой аджарской ящерицы, *Lacerta mixta* Méhely, 1909, якобы возникшей от скрещивания *Lacerta saxicola* Eversmann, 1834 и *Lacerta derjugini* Nikolsky, 1898, о чем, впрочем, подозревал и сам Л. Мехели, прямо предложивший название *mixta* (Méhely, 1909: 581).

Во-вторых, И.С. Даревский (1962: 398) полагал, что в результате межвидовой гибридизации обоеполюх видов возникает *потенциальная склонность* к однополому размножению, которая реализуется при резких изменениях среды. Именно так он пытался объяснить “ненормальное соотношение полов у *L. s. mixta*”, которое было обнаружено в популяции, обитающей на Аджаро-Ахалцихском хребте на высоте около 2100 м над уровнем моря: среди 63 пойманных им в 1959 г. ящериц оказались всего два самца (Даревский, 1962: 397).

Что это за склонность к партеногенезу, которая “первоначально” возникает “как следствие естественной межвидовой гибридизации” (с. 398), он не пояснил. Само предположение выглядит довольно туманным, если учесть, что партеногенетические формы появлялись “географически” без всякой гибридизации, а их предполагаемые родительские обоеполюх подвиды *Lacerta saxicola*, внутри которых они якобы возникли, также не имели гибридного происхождения и практически репродуктивно изолированы друг от друга.

Приведя примеры гибридного происхождения партеногенеза у насекомых (палочники и бабочки), а также эксперименты Б.Л. Астаурова по гибридизации разных пород и видов тутового

⁴ Эта монография была переиздана в 1977 г. (см. Астауров, 1977: 206 и 210).

шелкопряда с домашним, приводящие к партеногенезу, И.С. Даревский (1962: 398) все же пришел к следующему выводу:

“Однако при всей неоспоримости этих и подобных им фактов «гибридная» теория возникновения партеногенеза не пользуется окончательным признанием, и, как замечает подробно разбирающий данный вопрос Б.Л. Астауров (1940), вряд ли возможно расценивать гибридизацию в качестве универсальной и основной причины партеногенетического размножения”.

Помимо трех явных однополых подвидов, *Lacerta saxicola armeniaca* и *Lacerta saxicola dahli* и *Lacerta saxicola rostombekowi*, И.С. Даревский (1962: 400, 402, 405) указал также на существование однополой расы в пределах *Lacerta saxicola defilippii* Cramerano, 1877. В ряде мест она обитала совместно с обычными обоеполюми популяциями этого же подвида (см. с. 405, карта на рис. 4). Это, по его мнению, подтверждало “явление географического партеногенеза” (с. 402). Раса проявляла некоторые стойкие отличия в фоллидозе и окраске тела, а также в “биологии размножения”, достаточные “при формальном подходе” для признания подвида (Даревский, 1962: 403–404, 1962а: 53). Тем не менее он посчитал это мало оправданным, поскольку данная партеногенетическая раса существует наряду с исходной обоеполой, занимающей большую часть ареала. Однако вскоре данная точка зрения была им изменена, а сама однополой раса будет описана в качестве нового вида *Lacerta unisexualis* Darevsky, 1966 (см. ниже).

Через четыре года в США была опубликована первая англоязычная статья И.С. Даревского о скальных ящерицах Кавказа (Darevsky, 1966)⁵, в которой он подвел итоги своих исследований. По нынешним понятиям, когда всем командует порочная бюрократическая наукометрия (см. Боркин, Сайфитдинова, 2024), это был не очень престижный провинциальный журнал (издание Герпетологического общества штата Огайо⁶) без всяких кватилей. Тем не менее, во многом именно благодаря этой обзорной статье, начался триумфальный путь к широкому международному, особенно в США, признанию приоритета И.С. Даревского в открытии партеногенеза у пресмыкающихся. Правда, некоторую известность он уже получил благодаря переводу своей статьи (Даревский, 1958) на английский, а также подробному описанию открытия на немецком языке (Darewski, Kulikowa, 1961).

⁵ Номер 4 со статьей И.С. Даревского датирован 30 декабря 1966 г.

⁶ С 1 января 1967 г. это общество было переименовано в “Society for the Study of Amphibians and Reptiles”, вскоре ставшее одной из наиболее влиятельных в США организаций в области герпетологии.

Даже сейчас статья 1966 г. производит неплохое впечатление. Она заметно выделяется своей проработанностью и тщательным подходом к зарубежной литературе. Рассматривая проблему отсутствия самцов в популяциях скальных ящериц, И.С. Даревский (Darevsky, 1966: 118) справедливо заметил, что существование однополых (самочных) форм теоретически можно было бы объяснить, привлекая три варианта размножения: гермафродитизм, гиногенез и естественный партеногенез (телитоклия, т.е. когда неоплодотворенные самки рожают только самок). Однако обследование большого числа особей показало очень редкую встречаемость интерсексов. Гиногенез был отвергнут, поскольку самки, как правило, не контактируют с самцами обоеполюх видов.

В поддержку гипотезы именно партеногенеза И.С. Даревский (Darevsky, 1966: 119) не только сослался на свои прежние опыты с изолированными самками *Lacerta saxicola armeniaca*, давшими самочное потомство (см. Даревский, 1958), но также привел еще два доказательства. Оказывается, в 1960 г. два немецких зоолога (Freise, Müller, 1962) также провели схожие опыты с армянской ящерицей и показали наличие у нее партеногенеза.

Кроме того, летом 1963 г. И.С. Даревский вместе с украинским герпетологом Н.Н. Щербаком перевез 120 половозрелых самок “*Lacerta saxicola armeniaca*” (= *Darevskia armeniaca*) за 1200 км в каньон реки Тетерев Житомирской области Украины. Интродукция прошла успешно, поскольку эти самки в итоге дали два поколения. Подробнее это было описано в заметке И.С. Даревского и Н.Н. Щербака (1967), где сообщалось о 129 завезенных самках. За 35 лет ареал украинской популяции увеличился в 10 раз, а плотность популяции даже превысила таковую в Армении. Любопытно, что была обнаружена вариабельность по одному из локусов (Даревский и др., 1998: 846–847).

В 1968 г. сюда же были подселены и 11 самцов обоеполой *Darevskia mixta* из Грузии с целью получения гибридов с партеногенетиками. Однако опыт оказался неудачным, так как эти ящерицы не выжили (Даревский, 2006: 370). Впоследствии выяснилось, что вместе с армянской ящерицей на Украину случайно попала и, вероятно, одна самка партеногенетического вида *Darevskia dahli*, которая также успешно выжила и размножилась. Хотя первоначальное место интродукции потом оказалось затопленным, партеногенетические ящерицы обоих видов сумели адаптироваться и расселиться и благополучно живут в этом районе более 50 лет (Доценко и др., 2016). Таким образом, этот полевой эксперимент по удаленному переселению скальных ящериц можно рассматривать как хорошее

доказательство жизнеспособности партеногенетических видов.

В статье на английском языке (Darevsky, 1966: 118–119, 127–128) в качестве косвенного доказательства возможности естественного партеногенеза у скальных ящериц Кавказа были приведены также ссылки на публикации о развитии неоплодотворенных яиц у некоторых рыб, о случаях спонтанного партеногенетического развития у домашних индеек, в ряде случаев дающих жизнеспособное потомство, а также об искусственном партеногенезе у млекопитающих.

Подвиды или виды?

В самом конце 1965 г. И.С. Даревский (1966: 14)⁷ еще считал партеногенетических ящериц Кавказа подвидами *Lacerta saxicola*. Однако вскоре, рассматривая их таксономический статус, он (Darevsky, 1966: 124–127) использовал морфологический, географический и “физиологический” (“генетический”) критерии вида, а также понятие агамного вида, которые детально обсудит в своей статье на русском языке (см. ниже). В итоге статус партеногенетических подвидов был поднят до видового: *Lacerta armeniaca*, *Lacerta dahli* и *Lacerta rostombekowi* (р. 127), а также был описан новый вид *Lacerta unisexualis* Darevsky, 1966: 148, ныне белобрюхая ящерица *Darevskia unisexualis* (Darevsky, 1966). Статус обоеполюх форм (многочисленные подвиды *Lacerta saxicola*) не обсуждался.

Объясняя происхождение партеногенетических видов, И.С. Даревский (Darevsky, 1966: 142) остался в рамках гипотезы географического партеногенеза, предполагая переход от обоеполюх к однополюх популяциям с потерей самцов в районах с более суровым климатом. По его мнению, хотя механизмы такого перехода неясны, но, вероятно, именно так в условиях вюрмского оледенения в реликтовых популяциях двуполых форм скальных ящериц комплекса *Lacerta saxicola* могли возникнуть партеногенетические расы, которые потом при потеплении климата в голоцене быстро расширили свои ареалы благодаря высоким темпам размножения (р. 147). В условиях же симпатрии при гибридизации с обоеполюх видом образуются стерильные триплоидные особи. Каждый партеновид скальных ящериц образовывал пару с сестринским обоеполюх видом, которая происходила от общего дуполого предка (Darevsky, 1966: 146, Fig. 23).

На следующий год в «Зоологическом журнале» вышла специальная статья И.С. Даревского (1967) о таксономическом ранге партеногенетических форм скальных ящериц Кавказа, которых ранее он называл формами или подвидами (Даревский,

1957, 1962). По его мнению, исходя из морфологического критерия, партеногенетические формы вполне можно считать самостоятельными видами, поскольку они отличаются по фолидозу, размерам и окраске тела (Даревский, 1967: 413).

Немногим ранее для *Lacerta saxicola armeniaca* это же предположила и польская исследовательница Ханна Добровольска (Варшава), статистически обработавшая 11 морфологических признаков (размеры и щиткование) у 475 особей “скалистых ящериц” из Армении, хранившихся в коллекциях ЗИН АН СССР. Она также подтвердила мнение И.С. Даревского о наличии в этой республике шести самостоятельных подвидов (Добровольская, 1964: 73). Любопытно, что термин “партеногенез” ею в статье не использовался, а “*L. s. dahli*” и “*L. s. rostombekowi*”, представленных, как и *L. s. armeniaca*, “одними самками” (с. 71) были оставлены в подвидах. Впоследствии И.С. Даревский (1967: 413, 1967а: 10, 12; и др.) не раз, правда, не всегда правильно, цитировал эту статью в подтверждение своих взглядов.

По его мнению, видовой статус однополюх популяций скальных ящериц подтверждается также географическим критерием. Ареалы партеногенетических “подвидов” в значительной степени перекрываются, но, даже обитая в совершенно сходных экологических условиях и живя рядом, партеногенетики сохраняют свою обособленность, не образуя промежуточных форм (Даревский, 1967: 414).

Наконец, в пользу видового ранга говорит и “физиологический”, или генетический критерий, согласно которому “помеси между различными видами, как правило, бывают бесплодными” (там же). Отсутствие самцов препятствует гибридизации между симпатрическими партеногенетиками, а спаривание партеногенетических самок с самцами синтопичных обоеполюх “подвидов” дает лишь стерильных триплоидов. На мой взгляд, аргументация с помощью двух последних критериев выглядит несколько логически странной в отношении однополюх клональных форм, которые по своей сути генетически изолированы, что, впрочем, отметил и сам И.С. Даревский. Не меняет ситуацию и появление время от времени спонтанных фертильных самцов у партеновидов из-за их редкости (см. ниже).

Осознавая принципиальные отличия партеногенетических видов от обычных обоеполюх, на что указывала так называемая биологическая концепция вида, И.С. Даревский (1967: 416; см. также 1962: 401) для подкрепления своей позиции обратился к понятию агамных видов, *agamospecies* (Кэйн, 1958: 129), которые следует признавать при наличии их явной морфологической обособленности.

⁷ Сборник тезисов был сдан в набор 21 января 1966 г.

Удивительно, но, обосновывая видовой статус трех бывших партеногенетических “подвидов”, И.С. Даревский (1967) обошел вниманием эту же не менее насущную проблему в отношении более многочисленных обоеполых подвидов *Lacerta saxicola* Кавказа. Это тем более странно, что еще десятью годами ранее он (Даревский, 1957: 47–48) привел факты перекрывания ареалов у этих подвидов и отсутствие, за немногим исключением, гибридов между ними в условиях обитания в одних и тех же биотопах. Сохранение морфологической обособленности между подвидами даже в “смешанных популяциях” было объяснено действием экологических изолирующих механизмов, в частности различиями в брачной окраске тела.

Справедливо отметив, что, по крайней мере, некоторые обоеполые “подвиды” скальных ящериц ведут себя вполне как самостоятельные виды, тем не менее тогда И.С. Даревский (1957: 48) не решился оформить этот вопрос таксономически и оставил его открытым “для дальнейшего изучения”. Следует, однако, учесть, что приведенные им факты сосуществования разных подвидов по большей части включали пары (или тройки), состоящие из обоеполой и однополой форм ящериц, что, конечно, несколько меняет общую картину. Напомню, что термин “партеногенез” в этой статье еще не прозвучал.

Ранее в автореферате кандидатской диссертации также было сказано, что дальнейшее изучение всех членов полиморфной группы скальной ящерицы (*Lacerta saxicola*), “<...> покажет, по-видимому, что многие из них являются вполне самостоятельными видами” (Даревский, 1957а: 5 и 7). Позже к такому же выводу пришел его ученик Ф.Д. Даниелян (1965, см. ниже), работавший в Армении. В другой статье о скальных ящерицах Грузии отмечалось, что в ряде мест подвиды обитают совместно, как-то: *Lacerta saxicola rudis* и *Lacerta saxicola caucasica*, *Lacerta saxicola obscura* и *Lacerta saxicola rudis*, *Lacerta saxicola obscura* и *Lacerta saxicola parvula*, а также *Lacerta mixta*. Указанное перекрывание ареалов подвидов одного и того же вида противоречит принятым критериям подвида и ставит вопрос об их пересмотре. Поэтому *Lacerta caucasica* и *Lacerta rudis* следует считать самостоятельными видами (Даревский, Мусхелишвили, 1966: 478). Это, в отличие от статьи Ф.Д. Даниеляна (1965), нашло отражение в монографии И.С. Даревского (1967а).

В автореферате кандидатской диссертации обсуждался также вопрос о гибридизации “подвидов” скальных ящериц в зонах широкого перекрывания их ареалов. Утверждалось, что гибридные зоны между ними выявлены не были, а сами гибриды составляли “<...> довольно редкие исключения”. Анализ особей из смешанных популяций в зонах

перекрывания показал, что переходные формы между соседними подвидами отсутствуют (Даревский, 1957а: 6). Однако через 10 лет И.С. Даревский коренным образом изменит свою точку зрения о наличии гибридизации и гибридных зон у скальных ящериц Кавказа (см. следующий раздел).

Opus magnum

В мае 1967 г. И.С. Даревский защитил в ЗИН АН СССР докторскую диссертацию, по итогам которой в конце того же года была опубликована монография “Скальные ящерицы Кавказа”, которую по праву можно считать его главным трудом (opus magnum) по данной теме. Рукопись была сдана в набор 29.VI и подписана к печати 27.XI.1967 г. В книге были приведены сведения по систематике, распространению, закономерностям изменчивости и экологии 25 подвидов, отнесенных автором к 8 обоеполым и партеногенетическим видам этой полиморфной группы ящериц (Даревский, 1967а: 2 и 10–11). Она получила высокую оценку у известных немецких герпетологов, знавших русский язык (Mertens, 1968; Петерс, 1970).

И.С. Даревский всех скальных ящериц Кавказа, которых он тогда относил к подроду *Archaeolacerta*, поделил на три категории.

1. Обычные бисексуальные виды. Среди таковых в его монографии детально рассмотрены лишь три вида: *Lacerta saxicola* с 15 подвидами, включая номинативный (группа *saxicola*); *Lacerta rudis* Bedriaga, 1886 с тремя подвидами, в том числе номинативный (группа *rudis*) и *Lacerta caucasica* Méhely, 1909 с двумя подвидами, включая номинативный (группа *caucasica*). Кроме того, в определительную таблицу были внесены также двуполовые виды *Lacerta (Archaeolacerta) derjugini* и *Lacerta (Archaeolacerta) chlorogaster* (Даревский, 1967а: 31).

2. Агамные виды. В то время были известны четыре однополых партеногенетических вида: *Lacerta armeniaca*, *Lacerta dahli*, *Lacerta rostombekowi* и *Lacerta unisexualis*. Их видовой статус обосновывался применением морфологического, географического и физиологического критериев (Даревский, 1967а: 15–18), а также применением концепции агамных видов А. Кэйна. Все это было подробно изложено ранее (Darevsky, 1966; Даревский, 1967).

Кроме этих видов, партеногенетическое размножение предполагалось у части двуполой *Lacerta saxicola bithynica* Méhely, 1909 (Даревский, 1967а: 51).

Удивительно, но в предыдущих статьях И.С. Даревского (1958: 1062, 1967; Darevsky, 1966) нигде прямо не сказано, в рамках какого именно обоеполого подвида *Lacerta saxicola* возник тот или иной партеногенетический вид (кроме *Lacerta unisexualis*).

В монографии этот важный вопрос практически в тексте тоже не обсуждался (см. с. 125 и 135). Однако найти такие сведения можно на “схеме филогенетических отношений скальных ящериц” (Даревский, 1967а: 199, Рис. 84). Переход от обоеполых подвидов из группы *Lacerta saxicola* к соответствующим партеногенетическим видам представлен там следующим образом (слева направо):

L. s. raddei → *L. dahli*

L. s. nairensis (ранее часть *L. s. defilippii*) → *L. unisexualis*

L. s. portschinskii → *L. rostombekowi*

L. s. valentini → *L. armeniaca*

3. Виды вероятного гибридного происхождения.

К таковым была отнесена обоеполая аджарская ящерица, *Lacerta mixta*, якобы возникшая от скрещивания *Lacerta derjugini* и *Lacerta saxicola*. Таким образом, И.С. Даревский (1967: 413, 1967а: 140, 190, 192) активно поддержал мнение автора названия вида Л. Мехели (Méhely, 1909: 581), который первым предположил его гибридное происхождение.

В монографии, помимо большого таксономического и экологического разделов, насыщенных интересными данными, имеется также несколько глав общего характера. Первая из них была посвящена таксономии бисексуальных и партеногенетических видов скальных ящериц (Даревский, 1967а: 12–19). Она, в основном, содержала доказательства видового статуса партеногенетических форм, ранее считавшихся подвидами, тогда как рассуждения об этой же важной проблеме (подвид – вид) у обоеполых форм, увы, были менее содержательны, как и в предыдущих публикациях. Автор придерживался так называемого морфолого-географического метода, предполагавшего несовместимость в общем ареале (т.е. в зоне симпатрии) двух или нескольких подвидов одного и того же вида. На этом основании он признал видовой ранг только трех обоеполых форм скальных ящериц (см. выше).

В особой главе большое внимание И.С. Даревский (1967а: 186–190) уделил гибридизации ящериц подрода “*Archaeolacerta*” sensu lato. По его мнению, гибридность особей “легко” устанавливалась “по совокупности ряда морфологических признаков” (с. 187). На основании обсуждаемых им данных можно выделить три варианта гибридизации.

Во-первых, это – скрещивания в природе между партеногенетическими и бисексуальными видами с образованием триплоидных самок (с. 186–188, табл. 39).

Во-вторых, частые случаи гибридизации были отмечены в зонах совмещения ареалов ряда обоеполых подвидов *Lacerta saxicola* (Даревский, 1967а: 188–189).

В-третьих, спонтанная гибридизация якобы происходит также и между “полусимпатричными”

(“пограничными”) видами. В результате образуются “широкая зона вторичной интерградации, обусловленная практически неограниченной гибридизацией” (Даревский, 1967а: 189). В качестве примера была приведена зона контакта высокогорной *Lacerta caucasica caucasica* Méhely, 1909 и предгорной *Lacerta saxicola daghestanica* Darevsky, 1967, ареалы которых частично перекрываются в Дагестане и Азербайджане. Замечу, что термин “вторичная интерградация” обычно применяется к подвидам, а не видам. В причерноморской Турции, по мнению И.С. Даревского (1967а: 103 и 189), обитает смешанная гибридная популяция между *Lacerta rudis rudis* Bedriaga, 1886 и *Lacerta saxicola lantzyreni* Darevsky et Eiselt, 1967⁸.

Более того, скрещиваются даже симпатрические, но экологически (биотопически) разобщенные виды, которые нередко обитают в смежных местах, что может приводить к возникновению более или менее обширных гибридных зон. В качестве примера таких экологически разных видов с гибридизацией в зонах контакта были указаны скальные подвиды *Lacerta saxicola* и лесная *Lacerta derjugini* (с. 189). В результате это может приводить даже к образованию гибридных обоеполых видов: *Lacerta mixta* как итог гибридизации данной пары видов (Даревский, 1967а: 189–190).

Однако при внимательном прочтении видно, что высказанные в этой главе монографии соображения противоречивы. Например, нет ничего удивительного в том, что подвиды, если это, действительно, подвиды одного и того же вида, скрещиваются между собою. Наоборот, было бы странно, если бы этого не было. Тем не менее именно такая ситуация (сезонная репродуктивная изоляция) была обнаружена Ф.Д. Даниеляном (1965; Даревский, 1967а: 178) для пары частично симпатрических (!) “подвидов” *Lacerta saxicola nairensis* (ранее этих ящериц относили к *L. s. defilippii*) и *Lacerta saxicola valentini* (ранее *L. s. terentjevi* Darevsky, 1957).

Поэтому мнение о том, что эти два “подвида” на самом деле являются самостоятельными видами, которые к тому же различаются морфологически (Даниелян, 1965: 78), было вполне справедливо. Не подтвердилась гибридизация между

⁸ Название *Lacerta saxicola lantzyreni* как nomen novum для преоккупированного *Lacerta saxicola mehelyi* Lantz et Cyrén, 1936 было опубликовано дважды: в монографии И.С. Даревского (1967а: 63) и в его заметке в соавторстве с австрийским герпетологом Йозефом Эйзелем (Darevsky, Eiselt, 1967: 107). Однако монография была подписана к печати 27/XI и, следовательно, была напечатана не ранее декабря 1967 г., тогда как заметка была опубликована в октябре. Поэтому правильное авторство этого названия – *Lacerta saxicola lantzyreni* Darevsky et Eiselt, 1967. В настоящее время (Arribas et al., 2022: 29) принят следующий таксономический статус этой ящерицы – *Darevskia rudis lantzyreni* (Darevsky et Eiselt, 1967).

бывшими подвидами *Lacerta portschinskii* и *Lacerta raddei* (см. Uzzell, Darevsky, 1973: 5), которые якобы образовали хорошо выраженную гибридную зону (Даревский, 1967а: 188). Замечу, что целый ряд бывших “подвидов” в нынешнее время считается полноценными видами.

В отношении собственно видов И.С. Даревский (1967а: 144, 179 и 188) не раз сам отмечал, что между всеми тремя признаваемыми им тогда двуполыми видами (*Lacerta caucasica*, *Lacerta rudis* и *Lacerta saxicola*) гибридизация в разных их сочетаниях в природе не происходит и промежуточные особи между ними отсутствуют благодаря действию механизмов репродуктивной изоляции. В небольшом специальном разделе монографии (с. 178–179) он обсуждал сезонную изоляцию (различия в сроках размножения) и поведенческую изоляцию (разная брачная окраска тела).

На основании приведенных им данных, основанных на изучении внешних признаков, можно было бы прийти к предположению, что гибридизация между обоеполами и партеногенетическими видами (см., например, Даревский, 1967а: 188, Табл. 39; Боркин, Даревский, 1980: 496, Табл. 1) случается чаще, чем между только обоеполыми таксонами. Действительно, спаривания между партеногенетическими и обоеполыми видами в смешанных поселениях являются довольно обычным событием (Carretero et al., 2018: 411). Однако интрогрессия генов между обоеполыми видами также распространена довольно широко (Freitas et al., 2022: 907–908).

Через 12 лет монография И.С. Даревского была опубликована на английском языке в Индии (Darevskii, 1978). Казалось бы, надо радоваться. Однако ее автор, насколько я помню, был огорчен. Во-первых, книгу переиздали, не поставив его в известность, и И.С. Даревский не мог внести в нее необходимые дополнения или хотя бы снабдить комментариями. Во-вторых, за прошедшие годы произошли серьезные изменения в таксономии скальных ящериц, в понимании происхождения партеногенетических видов и процессов гибридизации между обоеполыми видами (см. ниже). То, что англоязычный вариант книги не доставил особой радости И.С. Даревскому, отметили также Н.Б. Ананьева и И.В. Доронин (2015: 28). К тому же само издание было неважного полиграфического качества: мягкая обложка, серая бумага, скверные иллюстрации.

Самцы партеногенетических видов

Следует признать, что, несмотря на серию убедительных публикаций И.С. Даревского о партеногенезе у скальных ящериц Кавказа, некоторые советские зоологи проявляли осторожность в признании

его столь серьезного открытия, для чего, насколько я знаю, имелись и субъективные причины, о которых публично не говорилось. Например, ни одна из известных публикаций И.С. Даревского (1958, 1962, 1967; Darewski, Kulikowa, 1961; Даревский, Куликова, 1962, 1964), опубликованных в весьма доступных центральных советских изданиях и за рубежом, включая его монографию (Даревский, 1967а), не была процитирована в передовой по тем временам сводке по эволюционной теории Н.В. Тимофеева-Ресовского, Н.Н. Воронцова и А.В. Яблокова (1969, сдана в набор 9/IX 1968 г.). При этом признавалось существование партеногенетических видов в других группах животных (с. 291).

Более того, эти авторитетные и явно хорошо знающие литературу авторы полагали, что “<...> вряд ли <...> существуют абсолютно и облигатно партеногенетические и апомиктические виды, у которых никогда не происходит полового процесса в той или иной форме” (Тимофеев-Ресовский и др., 1969: 198). Самим И.С. Даревским такие “априорные высказывания некоторых авторов” воспринимались как прямая критика именно его открытия партеногенеза у скальных ящериц Кавказа (см. Аззелл, Даревский, 1974: 561).

Скепсис усилился, когда у партеногенетических *Lacerta dahli* и *Lacerta armeniaca* удалось обнаружить трех половозрелых самцов с хорошо выраженными семенниками, но с признаками гермафродитизма в виде недоразвитых яйцеводов, которые, возможно, были фертильными и происхождение которых не связано с гибридизацией с двуполыми видами (Dobrowolska, 1964: 10, “*Lacerta saxicola dahli*”; Darevsky, 1966: 133).

Эти сведения потом подтвердились, и диплоидные самцы были обнаружены даже в аллопатрических популяциях *Lacerta armeniaca*, что исключало гибридизацию. Само явление было квалифицировано как “остаточная бисексуальность у партеногенетических видов” с встречаемостью у *Lacerta armeniaca* и *Lacerta dahli* не более 0.1% у каждой из них (Даревский и др., 1977: 772), а редких самцов и интерсексов, попадавшихся среди самок партеновидов, стали называть случайными (Darevsky et al., 1978). Предполагалось, что такие единичные диплоидные самцы возникали внутри партеногенетических видов (у *Lacerta armeniaca*) спонтанно вследствие гормонального перепреопределения пола (Darevsky et al., 1978; Darevskii, Kupriyanova, 1982: 72).

Как справедливо было замечено (Даревский и др., 1977: 779), эти редкие диплоидные самцы в случае их плодовитости при скрещивании с партеногенетическими самками могут создавать “<...> триплоидных особей с переходом на следующем этапе к тетраплоидии, т.е. с возвращением к обоеполости на полиплоидном уровне”.

Действительно, впоследствии в популяции “*Archaeolacerta unisexualis*” (ныне *Darevskia*) в ущелье реки Мармарик в Армении, изолированной от двуполовых видов, были обнаружены редкие триплоидные плодовые самцы и стерильные интерсексы (в сумме 11 из более чем тысячи особей), скорее всего, являющиеся результатом “внутриклональных” скрещиваний фертильных диплоидных самцов с партеногенетическими диплоидными самками данного вида (Darevsky et al., 1989: 229; Kurgiyanova, 1989: 239; Даревский и др., 1991: 63). Более того, в зоне симпатрии была даже найдена диплоидная самка, оказавшаяся гибридом между самкой “*Archaeolacerta armeniaca*” и самцом “*Archaeolacerta unisexualis*” (Даревский и др., 1991: 69). Полученные данные были подтверждены методами проточной ДНК-цитометрии и электрофоретического анализа белков.

Таким образом, триплоидные самцы у скальных ящериц Кавказа могут образовываться двояким образом: за счет скрещивания спонтанных диплоидных самцов и партеногенетических самок внутри популяций самих партеногенетических видов или же путем скрещивания диплоидных партеногенетических самок с “чужими” самцами обоеполых видов.

Признание и суть открытия

Как известно, нет пророка в своем отечестве. Некоторый скепсис ряда советских зоологов пошел на убыль, когда открытие партеногенеза у скальных ящериц Кавказа было признано за рубежом, в первую очередь среди герпетологов США. По воспоминаниям самого И.С. Даревского (2014: 311), его статья в “Докладах АН СССР” (1958) вскоре была переведена на английский язык. Он получил письменные поздравления от некоторых американских коллег, которые также обнаружили отсутствие самцов в популяциях хлыстохвостых ящериц рода *Cnemidophorus* Wagler, 1830 (sensu lato), но не решались опубликовать свои данные. В настоящее время эти ящерицы, обитающие в США и Мексике, перенесены в род *Aspidoscelis* Fitzinger, 1843, семейство Teiidae (см. Reeder et al., 2002), тогда как название *Cnemidophorus* (sensu stricto) сохранилось за видами, распространенными в Центральной и Южной Америке, а также на островах Карибского моря (см. Harvey et al., 2012: 99 и 102).

Действительно, статья о партеногенезе в природных популяциях сразу шести видов хлыстохвостых ящериц появилась лишь через четыре года после первой публикации И.С. Даревского (Maslin, 1962: 212). Вскоре образовался целый поток работ на эту тему. Любопытно, что первоначально ход американских исследований в целом был параллелен советским. Сначала появились полевые

данные об отсутствии самцов в ряде популяций ящериц. Затем не без влияния статьи И.С. Даревского (1958) эти популяции были признаны партеногенетическими. На основе, главным образом, морфологических данных их статус был поднят до подвидов и видов.

Как и И.С. Даревский, Пол Маслин (Maslin, 1968) посвятил вопросу о таксономии однополых позвоночных специальную довольно обстоятельную статью, в которой (р. 223) рассмотрел и взгляды И.С. Даревского (1967; Darevsky, 1966). Сам П. Маслин, как и ряд других зоологов, признал неприменимость критериев биологической концепции (внешняя репродуктивная изоляция и скрещиваемость внутри популяций) к однополым видам, сослался на агамные виды А. Кэйна (1954, см. русское издание 1958) и в итоге примкнул к эволюционной концепции вида Меглича—Симпсона (р. 230). Важно, что П. Маслин также указал на необходимость учитывать экологические особенности (своя экологическая ниша) и географию однополых видов (свой ареал).

Признанию открытия партеногенеза у скальных ящериц Кавказа среди советских зоологов содействовала и ссылка на статью И.С. Даревского и В.Н. Куликовой (Darevski, Kulikowa, 1961) в выдающейся книге американского зоолога-орнитолога Эрнста Майра (1968: 329 и 531) о виде и видообразовании у животных, которая стала руководством для всех, кто интересовался этой важнейшей темой. Сам Майр считался почти непрекаемым авторитетом среди отечественных эволюционистов, живым классиком, “современным Дарвином” (Колчинский, 2006: 7 и 130).

В июне 1972 г. Э. Майр (1904–2005) посетил Ленинград, где 2-го числа выступил в ЗИН АН СССР. К сожалению, я в это время находился в экспедиции на Южных Курильских островах и поэтому не знаю, было ли непосредственное личное общение между знаменитым американским эволюционистом и И.С. Даревским. Сам я встретился с Э. Майром через шесть лет в Берлине (июнь 1978 г.) после международного симпозиума по эволюционной генетике и экологии европейских зеленых лягушек. Тот приехал в Музей естественной истории (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin), где в 1920-х годах изучал птиц под руководством известного немецкого орнитолога Эрвина Штреземанна; в США Майр уехал в 1931 г.

Э. Майру выделили кабинет куратора орнитологии, где он проводил беседы с коллегами, приходившими поговорить с ним. При нашей встрече присутствовали мой приятель сотрудник музея герпетолог Райнер Гюнтер (Rainer Günther), организовавший ее и знавший русский, а также моя жена, энтомолог по образованию, Е.И. Васьковская,

свободно владевшая немецким языком, на котором и проходила наша беседа (я тогда говорил по-немецки, но хуже). Обсуждали проблему вида и видообразования, в том числе вопрос о клональных видах, гибридизации и полиплоидии. Я обратил внимание на то, что сведений о таких видах становится все больше даже в таких хорошо изученных регионах, как Европа и Кавказ, приведя в качестве примеров гибридогенный комплекс зеленых лягушек и партеногенетических скальных ящериц. Упомянул И.С. Даревского, напомнив Э. Майру, что тот процитировал его статью в своей знаменитой книге. Мы с Райнером Гюнтером отметили, что ныне изучение клональных видов проходит не только на основе морфологических признаков, как ранее, но и с использованием более надежных, адекватных молекулярно-генетических методов, а также данных по экологии. Видообразование на основе сочетания разных вариантов клонального наследования, гибридизации и полиплоидии, выявленное у многих групп животных, противоречит некоторым ключевым положениям биологической концепции вида (репродуктивная изоляция, якобы редкость гибридизации в природе и т.д.).

Естественно, нас интересовало мнение Э. Майра в свете появления многочисленных новых фактов. Тот все внимательно выслушал, согласился, что новые данные очень интересны и кое-что в концепции надо бы уточнить, но сказал, что ему некогда писать об этом, так как он занят подготовкой большой книги по истории биологии (1982). На наше пожелание увидеть его статью с обсуждением клонального видообразования Э. Майр ответил, что поток публикаций стал очень большим и ему уже трудно отслеживать их. Затем пошутил, что если он такую статью напечатает, то его критики скажут, что старый Майр (ему тогда было почти 74 года) отстал от науки и пишет глупости. В заключение посоветовал Райнеру Гюнтеру и мне дальше развивать наши исследования и самим публиковать статьи о необычных вариантах видообразования. Этому совету мы и следовали в течение многих последующих лет. Надо заметить, что почтенный ученый, несмотря на свою мировую славу, высокий научный статус (помимо прочего, член Национальной академии наук США, 1954) и большую с нами разницу в возрасте, держался очень демократично, и беседовать с ним было очень приятно.

По-видимому, среди советских зоологов первым, кто частично признал открытие И.С. Даревского, был П.В. Терентьев (1961: 219), который написал в своем руководстве по герпетологии, что у “группы скалистых ящериц Кавказа возможен партеногенез”. Со временем признание получило международный характер. И.С. Даревский был

избран в различные научные общества, получил множество научных наград в виде медалей, премий и почетных званий как в нашей стране, так и далеко за ее пределами. Однако мнения о сути его открытия довольно сильно различались от явной недооценки до преувеличения. Одни сводили открытие лишь к интересному, но частному случаю, другие же придавали ему крупное общебиологическое значение. Истинное значение, как обычно, находится где-то посередине.

Сам И.С. Даревский, насколько я могу судить по разговорам с ним, не претендовал на выход обнаружения им партеногенеза у ящериц за рамки герпетологии, хотя позднее не сопротивлялся явно завышенным хвалебным оценкам. Действительно, *природный* партеногенез был уже давно хорошо известен во многих группах беспозвоночных, особенно у насекомых (например, Арнольди, 1953; Бей-Биенко, 1954: 24 и 304; Суомалайнен, 1956). Различные случаи так называемого зачаточного партеногенеза были известны также и среди позвоночных, в том числе у рыб (Астауров, 1951: 173; Крыжановский, 1957: 86, Табл. 1), домашних индеек (Olsen, Marsden, 1954: 545) и даже некоторых млекопитающих (Beatty, 1957). Однако развитие неоплодотворенных яиц, как правило, заканчивалось на ранних стадиях или же происходило не в природе.

Среди позвоночных однополые (самочные) виды также были обнаружены задолго до 1958 г. Первым стала амазонская моллинезия⁹, североамериканская рыбка гибридного происхождения *Poecilia formosa* (Girard, 1859) из семейства Poeciliidae (Hubbs, Hubbs, 1932; Hubbs, 1955: 2–4), которую в то время относили к роду “*Mollienisia*” (= *Mollienisia* Lesueur, 1821).

В своих статьях на ряд предшествующих публикаций других авторов, включая некоторые из перечисленных выше, ссылаясь и сам И.С. Даревский (Darewski, Kulikowa, 1961: 123; Даревский, 1962: 398–399 и 401–402, 1964: 45–47; Darevsky, 1966: 118–119 и 127–128), отметивший “рудиментарный” (зачаточный)¹⁰ характер партеногенеза у ранее изученных животных и проявление его в искусственных

⁹ Этот вид небольших рыбок прозвали так (“Amazon molly”) явно по аналогии с мифическими амазонками, поскольку он существует только в виде самок (Hubbs, 1955: 3); к Амазонии название никакого отношения не имеет.

¹⁰ Рудиментарным неудачно назвали такой тип партеногенеза, когда спонтанное развитие неоплодотворенных яиц не идет далее ранних стадий и заканчивается гибелью эмбриона. Если все же в крайне редких случаях это развитие, например, у тутового шелкопряда приводит к появлению половозрелых партеногенетических особей, то говорят об исключительном или случайном (акцидентальном) партеногенезе. Таким образом, термин «рудиментарный» никакого эволюционного (филогенетического) значения не имеет (Астауров, 1940: 9; 1977: 13).

условиях (кроме амазонской моллинезии). Однако есть основания полагать, что упоминаемые им факты стали ему известны уже после опубликования его первой статьи 1958 г.

Полезно также напомнить, что в 1940-е годы в СССР проводились исследования по естественному и экспериментальному гиногенезу у серебряного карася, ныне *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), ранее подвид *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758). Любопытно, что существование однополых (только самки) популяций у этого вида на Северном Кавказе было установлено еще в предвоенные годы, которые интерпретировались тогда как гибриды (*карасекарпы*). Однако в апреле 1945 г. генетик Д.Д. Ромашов (1899–1963), ученик С.С. Четверикова, вместо этого выдвинул идею гиногенеза и предложил программу исследований, которые широко развернулись в последующие годы и положили начало новому направлению в отечественной генетике рыб (Головинская, 1975: 93–94). Гиногенез у серебряного карася был подтвержден экспериментами. Это было охарактеризовано крупнейшим советским ихтиологом и историком науки Л.С. Бергом (1947: 55) как “<...> сделанное в самое последнее время русскими учеными открытие своеобразного типа размножения у карася”, которое занимает “не последнее место среди чудес рыбьей природы”.

В свете всех этих и других многочисленных данных возникает вопрос, а что собственно открыл сам И.С. Даревский? Для ответа на него следует иметь в виду, что партеногенез у животных понимался тогда, а подчас и сейчас, очень широко. В это понятие включали все явления клонального размножения (наследования). Однако на самом деле существуют различные категории этого явления. Следует различать собственно *партеногенез* в различных его вариантах, *гиногенез*, или псевдогамия, *клеттогенез*, так называемый *гибридогенез*, иначе называемый *кредитогенез*, а также *мейотический гибридогенез* (Wilson, 1925, Chapter V; Schultz, 1969: 605 и 617; Боркин, Даревский, 1980: 492; Dawley, 1989: 2; Dubois, 1990; Stöck, Lamatsch, 2002; Stöck et al., 2002; Гребельный, 2008, глава 3; Vershinina, Kuznetsova, 2016: 258; Aguin-Pombo, Kuznetsova, 2023, Table 1). Выделяют даже до семи вариантов клонального размножения (Stöck et al., 2021: 5–6, Fig. 1).

Тем не менее иногда к партеногенезу относят как гиногенез, так и гибридогенез (Мэйнард-Смит, 1981: 68; Lampert, Scharl, 2010: 2). Гиногенез называют также псевдогамным партеногенезом, *pseudogamous parthenogenesis*, а также, как и гибридогенез, спермо-зависимым партеногенезом, *sperm-dependent parthenogenesis* (Beukeboom, Vrijenhoek, 1998: 756; Lamatsch, Stöck, 2009). В целом, если не пояснять, это может создать путаницу в терминах.

Полагают, что гибридогенез может вести к гиногенезу, а тот к партеногенезу, но, возможно, каждый из этих модусов клонального размножения возникает как прямой результат гибридизации. Все три модуса могут дать начало триплоидии (Schultz, 1969: 614).

Помимо самочных (all-female) видов, среди позвоночных животных известны клональные виды, в норме представленные обоими полами (самками и самцами). При размножении они образуют зиготу, содержащую хромосомы матери и отца. В итоге вырастает соматически гибридная половозрелая особь (самка или самец), но с необычными процессами избирательной элиминации одного из родительских геномов в ходе гаметогенеза. Такими обоополыми клональными видами являются гибридогенные европейские зеленые лягушки рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843, ранее относимые к роду *Rana* Linnaeus, 1758 (Боркин и др., 1987; Vinogradov et al., 1990; Plötner, 2005; Biriuk et al., 2016; Dedukh et al., 2019), а также триплоидные зеленые жабы рода *Bufo* Rafinesque, 1815 (ранее *Bufo* Laurenti, 1768), обитающие в высокогорье Памира, Каракорума и Западных Гималаев (Stöck et al., 2002, 2012; Litvinchuk et al., 2011; Боркин и др., 2012). К ним можно добавить некоторых рыб, например, часть популяций серебряного карася (Lamatsch, Stöck, 2009).

Более того, у некоторых позвоночных, точнее у рыб из семейства Cyprinidae, встречается спонтанный *андрогенез*, при котором клональные самцы при скрещивании с самками давали в потомстве только самцов, так как материнский геном элиминировался (Wang et al., 2011; Morgado-Santos et al., 2017). Это довольно редкое явление в своей спонтанной или облигатной форме ранее было известно в природе только у двусторчатых моллюсков и насекомых (Mantovani, Scali, 1992; Гребельный, 2008: 84–95; Hedtke, Hillis, 2011).

Поэтому в работах общего или сравнительного характера лучше использовать термин *клональные* виды, а не однополые или “однородительские” (unisexual species, uniparental species).

С учетом выше сказанного о разных категориях клонального наследования, а также классификации животных вклад И.С. Даревского в изучение клональных видов можно оценить следующим образом.

1. *Пресмыкающиеся (Reptilia)*. И.С. Даревский (1958) *первым* в мире открыл существование *кланальных* видов (*естественный партеногенез* в форме телитокнии) в этом классе наземных позвоночных на примере скальных ящериц Кавказа. Вслед за ним партеногенетические ящерицы из семейства Teiidae были описаны в Северной Америке (Maslin, 1962; см. также Reeder et al., 2002), а затем и в других регионах. Ныне насчитываются десятки облигатно партеногенетических видов ящериц и змей из 8 семейств в разных частях мира

(Darevsky et al., 1985; Vrijenhoek et al., 1989: 20–21; Kearney et al., 2009: 448). Любопытно, что *облигатный* партеногенез пока обнаружен только среди чешуйчатых рептилий (Squamata), но неизвестен у черепах и крокодилов (у последних найден факультативный партеногенез).

2. Низшие наземные (холоднокровные, экто-термные) позвоночные (амфибии и рептилии). И.С. Даревский (1958) также может считаться первым, кто открыл полноценное *клональное* (в форме партеногенеза) размножение в *природе* в этой группе позвоночных, рассматривая оба класса в целом. Хотя в эксперименте клональное развитие у амфибий было известно задолго до его публикаций, но оно заканчивалось на эмбриональной или личиночной стадии развития (см., например, Delage, Goldsmith, 1913: 328–335; Wilson, 1925, Chapter V). Природный же гиногенез впервые для амфибий был обнаружен у однополых гибридных форм североамериканских амбистом лишь в начале 1960-х годов (MacGregor, Uzzell, 1964; Uzzell, 1964).

3. Амниоты (Amniota). Поскольку пресмыкающиеся вместе с птицами и млекопитающими относятся к данной группе позвоночных, характеризующихся наличием зародышевых оболочек, то автоматически И.С. Даревский (1958) может считаться первым, кто доказал существование в природе клональных видов (в форме *перманентного партеногенеза*) у Amniota. Ранее были известны лишь случаи спонтанного проявления партеногенеза у птиц (домашние индейки) и у млекопитающих, включая человека (см. выше), которые упоминал и сам И.С. Даревский (Darevsky, 1966).

4. Наземные позвоночные. Из пунктов 3 и 4 автоматически вытекает, что И.С. Даревский (1958) также может считаться первым, кто доказал существование в *природе* клональных (партеногенетических) видов у наземных позвоночных.

5. Позвоночные (Vertebrata). Первый клональный (гиногенетический) вид позвоночных впервые был обнаружен среди рыб Северной Америки (Hubbs, Hubbs, 1932; Hubbs, 1955: 2–4). Естественный гиногенез был также выявлен в СССР в однополых популяциях серебряного карася в 1940-е годы (Берг, 1947; Головинская, 1975). Следовательно, применительно к позвоночным животным в целом И.С. Даревский (1958) не был первооткрывателем клонального (однополого) размножения как такового. Однако ему повезло *первому* доказать существование у Vertebrata одного из вариантов клональности в форме *естественного диплоидного телитокического партеногенеза*, т.е. когда самка в природе откладывает неоплодотворенные яйца, из которых появляются только самки, которые в свою очередь порождают тоже самок и т.д.

Ранее уже отмечали (Darevsky et al., 1985: 414) разницу в проявлении категорий клонального размножения между анамниями (Anamnia), не имеющими зародышевых оболочек, и амниотами. Среди первых (рыбы и амфибии) в природе известны гиногенез, гибридогенез, мейотический гибридогенез и андрогенез (Hubbs, Hubbs, 1932; Hubbs, 1955: 2–4; MacGregor, Uzzell, 1964; Uzzell, 1964; Schultz, 1967, 1969; Tunner, 1974; Beukeboom, Vrijenhoek, 1998; Stöck, Lamatsch, 2002; Stöck et al., 2002, 2012; Schlupp, 2005; Lamatsch, Stöck, 2009; Morgado-Santos et al., 2017).

По мнению канадского герпетолога Джеймса Богарта с соавторами (Bogart et al., 2007: 134; Bogart, 2019: 264–265), размножение у однополых (самочных) североамериканских амбистом (*Ambystoma*) не соответствует критериям партеногенеза, гиногенеза и гибридогенеза, а представляет собой новый вариант клональности, который они назвали *клеттогенез* в соответствии с ранее предложенной терминологией (Dubois, Günther, 1982).

В противоположность анамниям, среди амниот однополые виды проявляют только облигатный естественный диплоидный партеногенез в форме телитокии, который, однако, выражен лишь у рептилий. Клональные виды у птиц и млекопитающих в природе пока не обнаружены.

6. Многочеточные животные (Animalia). Клональность, включая телитокический партеногенез, была известна у многих беспозвоночных животных, особенно у различных насекомых, уже довольно давно (например, Delage, Goldsmith, 1913; Wilson, 1925; Арнольди, 1953; Суомалайнен, 1956), что, собственно говоря, знал и сам И.С. Даревский (1962: 398–399 и 401–402; Darevsky, 1966: 142 и 145). Следовательно, его нельзя считать открывателем партеногенеза у животных в целом.

Подводя итоги, следует сказать, что И.С. Даревский, как минимум, первым открыл и *доказал* наличие партеногенеза у ящериц в природе, что само по себе немало, а как максимум, вполне может считаться открывателем естественного диплоидного телитокического партеногенеза у позвоночных животных.

По какой бы шкале не оценивать открытие И.С. Даревского (от герпетологии до зоологии в целом), ясно, что его статья (1958) стимулировала выявление однополых видов ящериц в Северной Америке, а также, как и более поздние работы, цитировалась не только герпетологами. Пионерные публикации о природной клональности у рыбок *Poecilia formosa* (Hubbs, Hubbs, 1932) и у скальных ящериц Кавказа (Даревский, 1958) породили огромный поток литературы и фактически стали триггером в появлении нового направления по изучению клонального видообразования у позвоночных, что повлияло на дискуссии по проблеме вида у животных в целом.

Действительно, в 1962 г. в США была издана первая статья о партеногенетических видах ящериц рода *Cnemidophorus sensu lato*, ныне *Aspidoscelis* (Maslin, 1962, 1968, 1971; Darevsky et al., 1985; Reeder et al., 2002).

В 1964 — доказан гиногенез у североамериканских амбистом (MacGregor, Uzzell, 1964; Uzzell, 1964; см. также Bogart et al., 2007) и гибридогенез у рыб рода *Poeciliopsis* Reagan, 1913 также в США (Schultz, 1967, 1969: 605).

В 1974 гибридогенез был идентифицирован у европейских зеленых лягушек (Tunner, 1974; Боркин и др., 1987; Vinogradov et al., 1990; Plötner, 2005; Biriuk et al., 2016; Dedukh et al., 2019).

В 2002 в высокогорье Каракорума и Западных Гималаев были найдены популяции, целиком состоящие из клональных триплоидных зеленых жаб обоего пола с мейотическим гибридогенезом (Stöck et al., 2002, 2012; Litvinchuk et al., 2011; Боркин и др., 2012).

В 2017 г. было заявлено о первом среди позвоночных *природном* случае спонтанного андрогенеза у рыб *Squalius alburnoides* (Steindachner, 1866), семейство Cyprinidae (Morgado-Santos et al., 2017). Этих пресноводных рыб, обитающих в реках Пиренейского полуострова, прежде относили к родам *Leuciscus* Cuvier, 1816, *Rutilus* Rafinesque, 1820, *Tropidophoxinellus* Stephanidis, 1974 и *Iberocypris* Doadrio, 1980. Ранее андрогенез был показан в экспериментах с серебряным карасем (Wang et al., 2011).

К этому можно было бы добавить и другие случаи клональных форм в природе у позвоночных. Например, большое число публикаций посвящено щиповкам, небольшим пресноводным рыбам рода *Cobitis* Linnaeus, 1758 из семейства выюновых, Cobitidae, обитающим в Европе и на Дальнем Востоке (Васильев, Васильева, 1982; Васильев и др., 1983, 2005, 2007, 2010; Majtánová et al., 2016; Marta et al., 2023; Dedukh et al., 2024).

К настоящему времени обнаружено не менее 80 клональных видов рыб, амфибий и рептилий из 14 семейств, живущих на всех материках, кроме Антарктиды (Vrijenhoek et al., 1989: 20–21; Alves et al., 2001: 375; Kearney et al., 2009: 448). По другим оценкам, облигатный партеногенез характерен примерно для 100 видов позвоночных и 1000 видов беспозвоночных животных (Esposito et al., 2024: 1) или, возможно, даже 2000 видов (Milius, 2003). Сравните с 20 однополыми видами позвоночных, известными 55 лет назад (Schultz, 1969: 614). Как прозорливо писал И.С. Даревский (1974: 335), упомянувший всего 24 партеногенетических вида ящериц, “<...> нетрудно предсказать, что это число будет непрерывно увеличиваться и далее”.

ФОРМИРОВАНИЕ КОНЦЕПЦИИ СЕТЧАТОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ЖИВОТНЫХ

В развитии любой науки важны не только сами идеи, но и *адекватные* методы, позволяющие их подтвердить или опровергнуть. Это произошло и в эволюционной зоологии в 1960-е годы, когда морфологические признаки стали активно вытесняться цитогенетическими и молекулярно-генетическими данными. Сначала это был электрофорез белков (см. Аронштам и др., 1977; Айала, 1984), который затем уступил место секвенированию, микросателлитам и другим методикам. Стало возможным оценивать многолокусную генетическую изменчивость в популяциях, генетическую структуру видов (филогеография), скорость видообразования и многое другое. Выяснилось, что гибридизация между видами в природе довольно обычна (см. Боркин, Литвинчук, 2013), а рассуждения о ее редкости или о чуть ли не полной зависимости от антропогенного нарушения среды, развиваемые в рамках биологической концепции вида (например, Майр, 1968, 1974), ошибочны.

Гибридная природа партеногенетических скальных ящериц Кавказа

Концепция географического партеногенеза, т.е. исчезновение самцов и переход к однополости размножению в популяциях обоеполого вида, обитающих на периферии ареала и/или в суровых условиях (см. раздел *Opus magnum*), продержалась в работах И.С. Даревского достоверно до 1972 г. (Darewski, 1972: 349). Однако уже двумя годами ранее эта идея потеряла смысл. В 1970-м году он начал сотрудничество с американским герпетологом Томасом Аззеллом (Филадельфия), который ранее доказал гиногенез у амбистом (см. выше). Т. Аззелл применил к изучению скальных ящериц Кавказа метод электрофореза белков, который, в отличие от морфологических признаков, позволил с большой точностью определять гибридность особей. Полученные им результаты опровергли основные выводы, изложенные в монографии (Даревский, 1967а).

1. Некоторые подвиды бывшей *Lacerta saxicola* были подняты до ранга вида или перемещены в другие виды (Uzzell, Darevsky, 1973: 5, 1975: 207–210).

2. Четыре известных тогда агамных вида, оказалось, имели гибридное происхождение (Даревский, 1971: 16–17) от следующих пар родительских видов (Аззелл, Даревский, 1974: 558; Даревский, 1974: 343; Uzzell, Darevsky, 1975: 214–215):

Lacerta armeniaca = *L. valentini* × *L. mixta*

Lacerta unisexualis = *L. valentini* × *L. raddei nairensis*

Lacerta rostombekowi = *L. portschinskii* × *L. raddei raddei*

Lacerta dahli = *L. portschinskii* × *L. mixta*

На примере *Lacerta armeniaca* было отмечено, что ареалы родительских видов географически обособлены (аллопатричны), как и большая часть ареала партеновида, особи которого лишь местами соприкасаются с обоеполами родительскими видами. При этом наблюдается относительная стабильность этой аллопатрии за счет адаптации видов к своим условиям обитания и успешной конкуренции партеногенетических видов с вторгающимися в их ареал обоеполыми видами (Аззелл, Даревский, 1974: 560).

3. Аллозимный анализ также показал, что обоеполая аджарская ящерица (*Lacerta mixta*), для которой настойчиво утверждалось гибридное происхождение от скрещивания *Lacerta derjugini* и *Lacerta saxicola parvula*, такового не имеет и является обычным видом (Uzzell, Darevsky, 1973a: 14).

4. Не подтвердилась частая гибридизация между другими обоеполыми видами скальных ящериц Кавказа, приводящая якобы к образованию широких гибридных зон и смешанных гибридных популяций. Биохимическое (аллозимы) изучение *Lacerta portschinskii* и *Lacerta raddei* в двух местах их совместного обитания показало их репродуктивную изоляцию. Четыре “гибрида”, первоначально идентифицированные так по внешним признакам, оказались принадлежащими к какому-либо из этих видов, без признаков гибридности по генетическим локусам (Uzzell, Darevsky, 1973: 4–5).

Современные наблюдения на примере этой пары двуполых видов в условиях синтопии (обитания в одном и том же месте) также выявили поведенческую репродуктивную изоляцию между ними (Galoyan et al., 2019, 2020). Тем не менее новые молекулярные методы позволили выявить интрогрессивную гибридизацию у 14 обоеполых видов скальных ящериц. Наибольшее число интрогрессий генов было связано с *Darevskia raddei*. Однако потока генов между бисексуальными видами, являющимися родительскими для партеногенетиков, обнаружить не удалось (Freitas et al., 2022: 906–907 и 909).

Многочисленные последующие молекулярные и цитогенетические исследования в целом поддержали выводы Томаса Аззелла о гибридном происхождении партеногенетических видов скальных ящериц Кавказа и смежных территорий (Kupriyanova, 1989: 236; Moritz et al., 1992: 58; Fu et al., 1998: 128, 2000: 436; Ryabinina et al., 1999: 59; Spangenberg et al., 2017: 2, 2020: 2, 3 и 7; Girnyk et al., 2018: 10; Tarkhnishvili et al., 2020: 14–15; см. рис. 3).

Интересные данные были получены для обоеполой аджарской ящерицы, *Darevskia* (ранее *Lacerta*) *mixta*. Хотя ее гибридное происхождение по ядерным генам не подтвердилось, однако анализ митохондриальной ДНК позволил предположить относительно недавнюю гибридизацию этого вида с *Lacerta alpina* Darevsky, 1967 (!); следов же *Lacerta derjugini* не обнаружено (Fu et al., 1997: 473–474).

Повышенный интерес к необычной группе скальных ящериц позволил, начиная с конца 1970-х годов, выявить целый ряд новых для науки подвидов и видов. Это в совокупности с молекулярными данными заметно изменило понимание

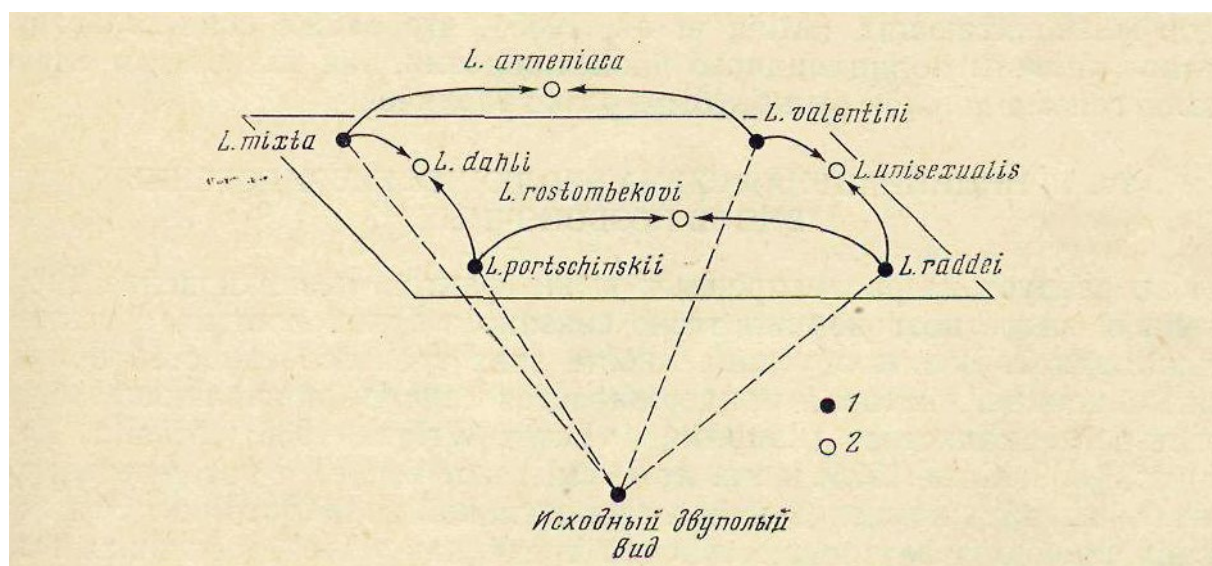


Рис. 3. Схема взаимоотношений между партеногенетическими и родительскими обоеполыми видами скальных ящериц (по: Боркин, Даревский, 1980).

таксономической структуры рода *Darevskia* Arribas, 1999, в который были обособлены скальные ящерицы, распространенные от юго-востока Европы через Турцию, Крым, Кавказ и Иран до Туркмении. В настоящее время этот род в Reptile Database (см. Uetz, 2024) насчитывает 42 вида, а том числе 7 партеногенетических. В его рамках выделяют от трех до семи надвидовых комплексов или кладистических групп видов, не считая партеногенетические виды (Murphy et al., 1996: 20, Table 1; Arribas, 1999: 19; Доронин, 2015; Tarkhnishvili et al., 2020: 144, Fig. 1; Доронин и др., 2021: 60, рис. 5; Freitas et al., 2022: 905; Лищук и др., 2024: 248). Таким образом, единодушие по их числу и составу пока еще не достигнуто (см. разные варианты у Murtshkvaladze et al., 2020: 12, Fig. 5).

Помимо ранее широко известных четырех партеногенетических видов скальных ящериц Кавказа, гибридное происхождение было также показано для турецкой партеногенетической *Lacerta uzzelli* Darevsky et Danielyan, 1978; ныне *Darevskia uzzelli* (Darevsky et Danielyan, 1978). Ее родительскими видами, вероятно, стали *Darevskia raddei* и *Darevskia valentini* или *Darevskia rudis*; последние два вида образуют один общий кластер (Moritz et al., 1992: 58; Freitas et al., 2016: 124, 2019: 797 и 800; Fu et al., 2000: 436; Murphy et al., 2000: 529). Сами первооткрыватели ящерицы Аззелла ошибочно полагали, что родителями этого партеногенетического вида были *Lacerta raddei nairensis* Darevsky, 1967 и *Lacerta parvula* Lantz et Cyrén, 1913 (Даревский, Даниелян, 1978: 57–58).

В начале 1990-х годов на востоке Турции (севернее озера Ван) были обнаружены еще два новых партеногенетических вида: бендимахийская ящерица, *Lacerta bendimahiensis* J.F. Schmidtler, Eiselt et Darevsky, 1994, ныне *Darevskia bendimahiensis* (J.F. Schmidtler, Eiselt et Darevsky, 1994) и сапфировая ящерица, *Lacerta sapphirinica* J.F. Schmidtler, Eiselt et Darevsky, 1994, ныне *Darevskia sapphirinica* (J.F. Schmidtler, Eiselt et Darevsky, 1994).

Йозеф Шмидтлер с соавторами (Schmidtler et al., 1994: 66) предположили, что оба эти вида возникли в результате былой гибридизации между ванской ящерицей, *Lacerta* (= *Darevskia*) *raddei vanensis* Eiselt, J.F. Schmidtler et Darevsky, 1993 и некоего подвида ящерицы Валентина, *Lacerta* (= *Darevskia*) *valentini* (форма Caldıran или родственная). Эта идея в целом ($\text{♀ } Lacerta \text{ raddei} \times \text{♂ } Lacerta \text{ valentini}$) была подтверждена с помощью молекулярных методов другими авторами (Freitas et al., 2016: 124; Fu et al., 2000: 436; Tarkhnishvili et al., 2020: 15, *D. raddei vanensis* $\times$ *D. valentini*, Lake Van area; Erdolu et al., 2023: 8).

Таким образом, современная схема происхождения всех семи известных ныне партеногенетических

видов скальных ящериц выглядит следующим образом ($\text{♀} \times \text{♂}$):

Darevskia armeniaca = *D. mixta* $\times$ *D. valentini*

Darevskia bendimahiensis = *D. raddei vanensis* $\times$ *D. valentini*

Darevskia dahli = *D. mixta* $\times$ *D. portschinskii*

Darevskia rostombekowi = *D. raddei raddei* $\times$ *D. portschinskii*

Darevskia sapphirinica = *D. raddei vanensis* $\times$ *D. valentini*

Darevskia unisexualis = *D. raddei nairensis* $\times$ *D. valentini*

Darevskia uzzelli = *D. raddei nairensis* $\times$ *D. valentini* (или *D. rudis*)

Обращает на себя внимание, что в образовании этих видов участвовали всего лишь четыре обоеполых вида. Из них *Darevskia raddei* (разные подвиды) дала начало пяти партеногенетическим видам, *Darevskia valentini* — четырем, а *Darevskia mixta* и *Darevskia portschinskii* каждая лишь двум. Родительская пара *Darevskia raddei* и *Darevskia valentini* создала четыре партеногенетических вида.

В отношении *Darevskia armeniaca* было высказано и другое, весьма оригинальное предположение, отвергающее прямое участие в ее происхождении *Darevskia mixta* (Tarkhnishvili et al., 2017: 372–373, 2020: 14). На основании анализа микросателлитов указанные авторы полагали, что *Darevskia armeniaca* и *Darevskia dahli* появились путем очень немногих или, возможно, даже единственного события первоначальной гибридизации, наиболее вероятно, между *Darevskia mixta* и *Darevskia portschinskii*. Вселение возникшей партеногенетической гибридной формы в ареал *Darevskia valentini* привело к скрещиванию самцов последней с данной партеноформой, что в итоге породило *Darevskia armeniaca*. Однако эта двухступенчатая гипотеза с бэккроссингом $\text{♂ } Darevskia \text{ valentini} \times$ с первоначальной партеногенетической *Darevskia dahli* не получила поддержки (Girnyk et al., 2018: 2, 9 и 10).

Следует также заметить, что *Darevskia bendimahiensis* и *Darevskia sapphirinica*, по-видимому, произошли от одной и той же гибридной популяции, образованной родительскими видами, но не от одной пары особей. Кроме того, обе эти партеногенетические формы, по молекулярным данным, весьма близки друг к другу, и, возможно, их следует считать одним видом (Erdolu et al., 2023: 8).

Интересно, что в образовании каждого из семи известных партеногенетических видов участвовали пары обоеполых видов, относящиеся к разным видовым комплексам или группам, т.е. филогенетически не самые близкие друг к другу. Так, *Darevskia mixta* и *Darevskia raddei* относят к кладе caucasica,

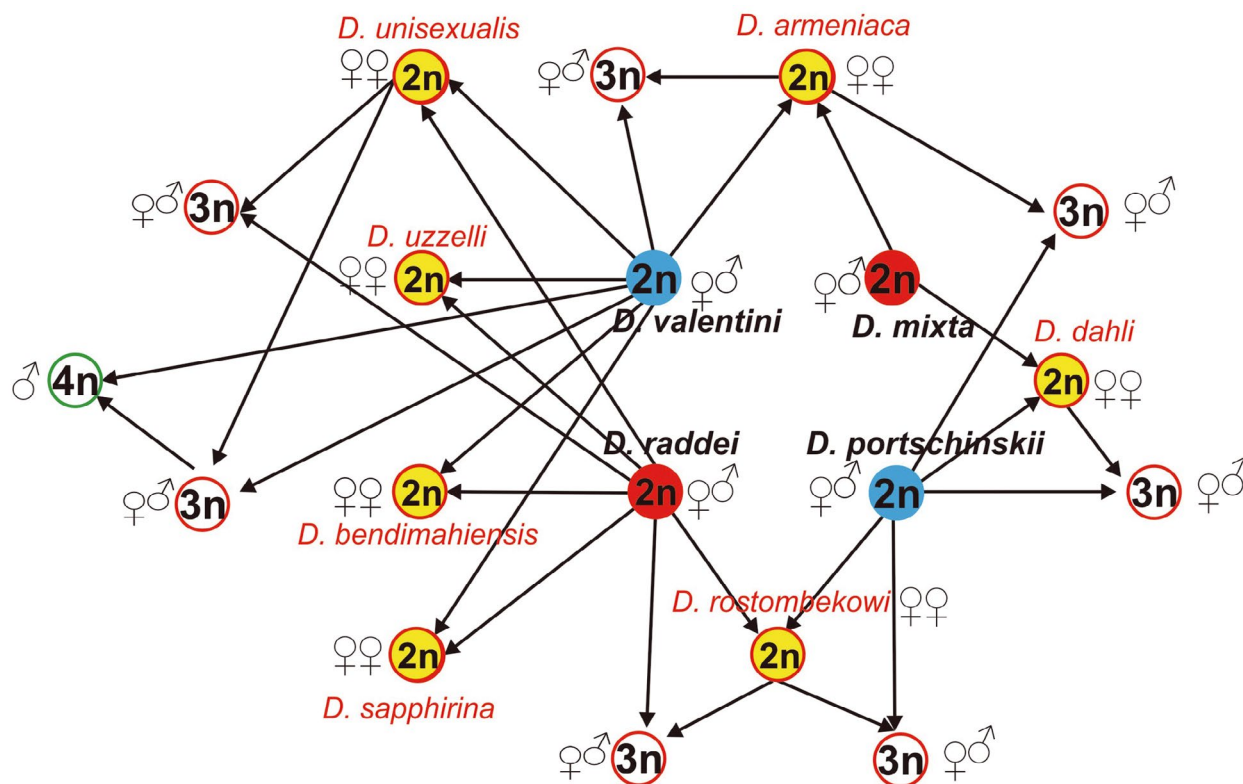


Рис. 4. Схема взаимоотношений между партеногенетическими (названия красным цветом) и родительскими обоеполами видами (названия черным цветом) скальных ящериц, а также образования полиплоидных особей (по: Arakelyan et al., 2023).

а *Darevskia portschinskii* и *Darevskia valentini* к кладе rudis. Время дивергенции между этими кладами (группами) оценивается, в зависимости от методики подсчета, между 10 и 25 млн лет (Murtskhvaladze et al., 2020: 14; Tarkhnishvili et al., 2020: 2).

Несколько иная картина наблюдается у ящериц родов *Aspidoscelis* (Северная Америка) и *Cnemidophorus sensu stricto* (Центральная и Южная Америка, Вест-Индия). У них однополые формы образовывались путем гибридизации как филогенетически удаленных родительских видов из разных видовых комплексов, так и близкородственных видов одного и того же комплекса (Dessauer, Cole, 1989: 67; Reeder et al., 2002: 26, Fig. 6). Кстати, это же наблюдается и в гибридном комплексе однополых амбистом Северной Америки (см. Bogart, 2003: 115, Fig. 2).

Партеногенетические виды в группе скальных ящериц, в свою очередь, также распадаются на несколько групп, которые, однако, не совпадают по своему составу у разных авторов (Moritz et al., 1992: 57; Fu et al., 2000: 435; Tarkhnishvili et al., 2020: 5; Yanchukov et al., 2022: 294, Fig. 1). Обособленное место занимает кластер с *Darevskia*

armeniaca и *Darevskia dahli*, в образовании которых принимала участие *Darevskia mixta*. Далее идет большой кластер из трех групп, включающих: 1) *Darevskia unisexualis* и *Darevskia uzzelli*, 2) *Darevskia bendimahiensis* и *Darevskia sapphirina*, а также 3) *Darevskia rostombekowi*. Одним из родителей партеновидов последних трех групп была *Darevskia raddei*, в четырех случаях вместе с *Darevskia valentini* (Tarkhnishvili et al., 2020: 5, Fig. 2). Ранее *Darevskia unisexualis*, *Darevskia uzzelli* и *Darevskia bendimahiensis* были помещены в один комплекс *Darevskia raddei* (Freitas et al., 2016: 125).

Любопытно, что ареалы партеногенетических видов в Закавказье или перекрываются (симпатрия), или соприкасаются (парапатрия), занимая территорию от центральной части Малого Кавказа до района озера Ван (Tarkhnishvili et al., 2020: 17–18).

Родственные взаимоотношения между партеногенетическими и их родительскими видами частично или полностью изображались разными авторами по-разному (см. Даревский, 1974: 344, рис. 2; Боркин, Даревский, 1980: 497, рис. 4; Даревский, 1982: 42; Moritz et al., 1992: 57; Fu et al., 2000: 433, Fig. 1; Murphy et al., 2000, Fig. 1 и 3;

Tarkhnishvili et al., 2020: 15, Fig. 10; Yanchukov et al., 2022: 294, Fig. 1). Однако наиболее полная и наглядная схема в виде сетки была опубликована недавно (Arakelyan et al., 2023: 129, Fig. 1). Она отражает не только связи видов между собой, но и показывает происхождение полиплоидных (3*n* и 4*n*) гибридных особей (см. рис. 4).

Биохимические (аллозимные) доказательства гибридного происхождения четырех партеногенетических видов скальных ящериц Кавказа, полученные Томасом Аззеллом, а также серия работ, показавших гибридную природу североамериканских партеновидов рода *Cnemidophorus* (ныне *Aspidoscelis*), привели И.С. Даревского к отказу от концепции негибридного географического партеногенеза, которой он придерживался ранее. По его мнению (Даревский, 1974: 345), если негибридный путь возникновения партеногенеза у ящериц и имел место, то его значение по сравнению с гибридными партеновидами, очень невелико.

Возраст партеногенетических видов

Замечательное открытие партеногенеза у скальных ящериц Кавказа неизбежно поставило вопрос не только о механизмах их происхождения, но и о возрасте однополых форм. По аналогии с партеногенетическими беспозвоночными, обнаруженными ранее, а также следуя концепции географического партеногенеза, И.С. Даревский (1962: 399–400) предположил, что переход к однополому размножению у скальных ящериц Армянского нагорья был обусловлен событиями четвертичного периода.

Согласно его гипотезе, предковые обоеполые формы существовали в Армении еще с конца третичного периода (с конца миоцена — Darevsky, 1966: 147). Поэтому возникшие от них партеногенетические “подвиды” *Lacerta saxicola armeniaca*, *Lacerta saxicola dahli* и *Lacerta saxicola rostombekovi* (sic!, виды с 1966; ныне род *Darevskia*) сравнительно древние. Однополые ящерицы пережили три четвертичных оледенения, хотя их первоначальные ареалы сильно сократились в период последнего (вюрмский максимум), сохранившись в лесных рефугиумах, которые сейчас маркируются реликтовыми рощами тиса *Taxus baccata* L. После отступления ледников в голоцене ареалы партеноформ расширились до современных пределов (Даревский, 1962: 399–400; см. также Darevsky, 1966: 146–147; Даревский, 1967: 201).

Таким образом, если исходить из изложенного выше, партеновиды возникли до или в четвертичный период, но *перед* последним, вюрмским оледенением. Однако позже, принимая концепцию видов-сорняков (Wright, Lowe, 1968), предложенную для североамериканских партеногенетических ящериц,

И.С. Даревский (1974: 341–342, 1982: 42) заново интерпретировал свою прежнюю аргументацию. Он предположил, что

«<...> переход к однополному размножению произошел на Кавказе во время *последнего четвертичного оледенения* под воздействием жестких для пресмыкающихся климатических условий, связанных с общим изменением климата. В создавшихся экстремальных условиях действие стабилизирующего отбора (! — Л.Б.) должно было привести к закреплению у скальных ящериц однополого размножения, обеспечивающего им определенные преимущества для сохранения вида» (Даревский, 1974: 341–342; курсив мой. — Л.Б.).

Быстрое нарастание численности позволило партеновидам, по аналогии с растительными видами-сорняками, занять освободившиеся разрушенные местообитания и затем быстро расселиться.

Исходя из палеогеографических данных, было высказано предположение о том, что *Lacerta unisexualis* существует в бассейне озера Севан несколько тысяч лет, самое меньшее 5000 лет, т.е. в рамках голоцена. “*Lacerta rostombekovi*”, возможно, заметно старше предыдущего вида. Она могла проникнуть на Севан также примерно 5000–7000 лет назад. Однако не исключено, что другие популяции ящерицы Ростомбекова попали на Севан значительно раньше, максимум 100 000 лет. Тем не менее маловероятно, что им удалось бы пережить пониженные температуры вюрмского оледенения (Uzzell, Darevsky, 1975: 215). Минимальные датировки в 5000–7000 лет были повторены в обзоре партеногенеза у рептилий (Darevsky et al., 1985: 501). Следует заметить, что эти датировки попадают в два похолодания, установленные в период атлантической стадии (~7000–6000 лет назад) и ранней суббореальной стадии (5700–4200 лет назад) с более коротким потеплением между ними (~6000–5700 лет назад).

Молекулярные исследования подтвердили отнесенность недавнее происхождение партеновидов на Кавказе. Так, различия по митохондриальной ДНК между *Lacerta valentini* и *Lacerta uzzelli*, а также между *Lacerta raddei* и *Lacerta rostombekowi* оказались меньше, чем между популяциями *Lacerta raddei* и соответствуют времени дивергенции лишь в немногие тысячи лет (Moritz et al., 1992: 60).

Несколько другие датировки были получены по митохондриальной ДНК (Freitas et al., 2016: 121 и 125). Так, линия *Darevskia raddei*, ведущая к *Darevskia unisexualis* и *Darevskia uzzelli*, ответвилась около 170 (минимум 75 — максимум 290) тысяч лет назад, тогда как расхождение между самими однополыми видами оценивается в 2–61 тысячи лет. Однополая *Darevskia bendimahiensis*

отошла от филогенетически ближайшей к ней линии *Darevskia raddei* максимум 204 тысяч лет назад, а минимум то ли 18 тысяч (р. 121), то ли 78 тысяч лет назад (р. 125). Отмечается частичное временное совпадение этих датировок с так называемым последним межледниковьем (LIG, Last Interglacial, 130–115 тысяч лет назад), т.е. микулинским межледниковьем, согласно российской терминологии.

Таким образом, оценки по митохондриальной ДНК дают «молодой» возраст партеногенетических видов скальных ящериц Кавказа, варьирующий от нескольких (5000 лет) до 290 тысяч лет. В недавнем обзоре М. Аракелян с соавторами (Arakelyan et al., 2023: 129) приведен диапазон от 22 до 140 тысяч лет назад. Однако изучение половых хромосом позволило отодвинуть возраст партеногенетических видов от 0.5 до 2 млн лет назад (Yanchukov et al., 2022: 293, 299, Fig. 3, Table 1). Эти авторы, используя несколько вариантов калибровки, предложили оценки возраста для всех семи однополых видов, которые распались на два периода: ~ 0.5–0.9 млн лет для *Darevskia armeniaca*, *Darevskia dahli*, *Darevskia uzzelli* и *Darevskia rostombekowi*, а также ~ 1–2 млн лет для *Darevskia bendimahiensis*, *Darevskia sapphirinica* и *Darevskia unisexualis*.

Многочисленные однополые виды хлыстохвостых ящериц Северной Америки, ранее относимые к роду *Cnemidophorus sensu lato*, а ныне к *Aspidoscelis*, по-видимому, также имеют относительно молодой возраст: “very recent origin” (Densmore et al., 1989: 952), “relatively recently”, но, вероятно, не ранее плейстоцена (Densmore et al., 1989a: 981, Moritz et al., 1989: 966, 1989a: 106; Reeder et al., 2002: 28). “Относительно недавнее происхождение” партеногенетического вида *Aspidoscelis laredoensis* McKinney, Kay et Anderson, 1973, обитающего на юге Техаса и прилегающей Мексики, было оценено “парой сотен тысяч лет” (Barley et al., 2022: 271 и 273), тогда как более южная партеногенетическая форма неотропического вида *Cnemidophorus lemniscatus* (Linnaeus, 1758), по-видимому, появилась в результате гибридизации на переходе от плейстоцена к современности (Dessauer, Cole, 1989: 67).

Это же относится и к геккону *Heteronotia binoei* (Gray, 1845), семейство Gekkonidae, партеногенетические линии которого имеют широкое распространение в аридной зоне Австралии (Moritz et al., 1989a: 106). Возникновение партеноформы и начало последующей экспансии было отнесено к позднему плейстоцену. Возраст северо-западной линии, подсчитанный на основе секвенирования митохондриальной ДНК, оказался равным 240 тысяч лет, а другой западной — 70 тысячам лет (Strasburg et al., 2007: 1 и 9). Плейстоценовые колебания климата стимулировали появление партеногенетических линий (Fujita et al., 2010: 2307–2308).

Несмотря на это, с учетом встречаемости однополых видов во многих и довольно разных семействах чешуйчатых рептилий было высказано смелое предположение, что сама *способность* продуцировать партеногенетические гибриды могла возникнуть у Squamata более 200 млн лет назад (Reeder et al., 2002: 29). Недавно факультативный партеногенез был обнаружен у крокодилов, что отодвигает возраст некоего общего предка, возможного носителя механизма, ведущего к партеногенезу, до 267–313 млн лет назад, т.е. к позднему палеозою. Можно было бы выдвинуть альтернативное мнение: такая “способность” могла возникать у рептилий неоднократно и независимо в разных группах, т.е. иметь более молодой возраст, но это не находит поддержки (Booth et al., 2023: 2–3).

В сводках по эволюционной теории агамные (однополые) виды весьма часто характеризуются как эфемерные, молодые и быстро исчезающие виды, возникающие за единичное число поколений и в общем не имеющие большого эволюционного значения. Это, как нередко полагают, — типик эволюции, поскольку партеногенез дает лишь кратковременное преимущество, и партеногенетические (клональные) формы эволюционно обречены на быстрое вымирание (например, Майр, 1968: 330, 1974: 269; Тимофеев-Ресовский и др., 1969: 198; Мэйнард-Смит, 1981: 74; Vrijenhoek, 1989: 28–29). Исключением считали только коловраток Bdelloidea (Rotifera) с облигатным партеногенезом (см. ниже).

Казалось бы, эта довольно обычная точка зрения подтверждается приведенными выше данными о недавнем (голоцен, поздний плейстоцен) происхождении партеногенетических видов у ящериц родов *Darevskia* (семейство Lacertidae), *Aspidoscelis* (семейство Teiidae) и *Heteronotia* (семейство Gekkonidae). К ним можно добавить однополых пресноводных гольянов комплекса *Phoxinus eos-neogaeus* (семейство Cyprinidae), широко распространенных в Северной Америке (Goddart et al., 1989: 274, “recent origin”).

Среди европейских зеленых лягушек гибридогенная съедобная лягушка, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) достоверно существовала на севере Германии, как минимум, 5000 лет назад, на что указывают палеонтологические данные (Böhme, 1983: 33, “*Rana esculenta*”). Минимальный возраст другой клональной формы *Pelophylax hispanicus* (Bonaparte, 1839) оценивается, исходя из палеогеографии, в 50 000 лет (Plötner, 2005: 108, “*Rana hispanica*”).

Возникновение наиболее древней однополкой линии у рыбок *Poeciliopsis* (семейство Poeciliidae) был отнесено к позднему плейстоцену, т.е. примерно 150 тысяч лет назад. Таким образом, клональное размножение (гибридогенез) существует

в этом комплексе в течение 120 000–150 000 поколений при условии двух поколений в год (Quattro et al., 1992: 351).

Сложность определения времени возможного появления клональных форм можно проиллюстрировать на примере однополых североамериканских амбистом. Первоначально опубликованные датировки вполне подтверждали их “молодость” с геологической точки зрения и укладывались, как и в случае партеногенетических ящериц, в голоцен–плейстоцен. Например, их эволюционный возраст оценивали уходом висконсинского ледника¹¹, примерно в 10 тысяч лет назад (Uzzell, 1964: 290), т.е. границей плейстоцена и голоцена, диапазоном между 3500 и 10 000 годами (Kraus, 1989: 221), т.е. голоценом, или в 25 тысяч лет (Robertson et al., 2006: 3346), т.е. поздним плейстоценом.

Более того, было даже высказано предположение, что тригибридный самочный вид *Ambystoma nothagenes* Kraus, 1985, обитающий на острове Келлис озера Эри (одно из пяти Великих озер Северной Америки), возник путем гибридизации *Ambystoma laterale* Hallowell, 1856 × *Ambystoma texanum* (Matthes, 1855) × *Ambystoma tigrinum* (Green, 1825), не более чем 130–160 лет назад! (Kraus, 1985: 13, 1985a: 319). Однако вскоре эта дата была оспорена, как и реальность самого вида, по факту представленного смесью из не менее пяти ди-, три и тетраплоидных эфемерных клонов, имеющих множественное происхождение, которое отрицалось в указанных выше статьях (Bogart et al., 1987: 2200; Lowcock, 1989: 201). В итоге пришли к выводу, что заселение острова амбистомой могло произойти примерно 3500 лет назад, до затопления сухопутного моста с окружающей озеро сушей, а сами они возникли после окончания висконсинского оледенения, т.е. менее 10 000 лет назад (Kraus, 1989: 221).

Тем не менее у однополых форм амбистом были получены и более древние датировки. Так, их возраст оценили в 3.9 ± 0.6 млн лет, т.е. поздним плиоценом (Hedges et al., 1992: 710), и даже в 5 млн лет (Spolsky et al., 1992: 708), т.е. ранним плиоценом, что было оспорено (Robertson et al., 2006: 3346). Затем фигурировали также цифры в 2.4–3.9 млн лет (Bogart et al., 2007: 124 и 134, 2009: 484). Новые данные, основанные на секвенировании гена цитохрома *cyt-b*, подтвердили появление однополых амбистом в раннем плиоцене, примерно 5.1–5.3 млн лет назад (Bi, Bogart, 2010: 6; Bogart, 2019: 264). Это дало повод авторам заявить, что изученные ими амбистомы являются самыми древними клональными видами среди позвоночных.

¹¹ Висконсинское оледенение в Северной Америке примерно соответствует вюрмскому в Альпах и валдайскому на востоке Европы.

Среди клональных рыб также известны примеры, когда длительность их реального существования в природе превышает срок, ожидавшийся теоретически (Lampert, Scharl, 2010: 2). Так, анализ данных по секвенированию митохондриальных и ядерных генов у *Poecilia formosa* показал, что возраст этого самочного вида составляет около 280 тысяч лет, что соответствует примерно 840 000 поколений, если считать по три поколения в год (Lampert, Scharl, 2008: 2094).

Теоретические расчеты дают разные прогнозы времени вымирания *Poecilia formosa* в зависимости от скорости и вредности мутаций, а также силы отбора. Однако в большинстве таких расчетов ожидаемый срок вымирания из-за накопления мутаций, ведущего к геномному распаду (genomic decay), оказывается меньше, чем оценка возраста вида по секвенированным локусам, что было обозначено как парадокс геномного распада. При слегка вредных мутациях при скорости дивергенции $3.6 \pm 0.46\%$ на сайт за 1 млн лет вычисленный возраст вида должен быть равен в среднем 81 тысяче лет (Loewe, Lamatsch, 2008: 15), что в несколько раз меньше, чем указанная выше калибровка по секвенированным генам.

Новые молекулярные данные понизили минимальный возраст *Poecilia formosa* до 100 тысяч лет или 500 000 поколений при продолжительности жизни поколения в 3–4 месяца. Тем не менее даже эти данные превышают теоретические расчеты о сроках вымирания. Важно, что сам гиногенетический вид не показывает заметных признаков эволюционной дегенерации или геномного распада, демонстрируя клональный полиморфизм и высокую гетерозиготность, в 10 раз выше, чем у родительских обоеполых видов (Warren et al., 2018: 672–673).

Было также высказано предположение, что относительно молодой возраст однополых видов ящериц связан с их возникновением и распространением в умеренных широтах, где в плейстоцене и голоцене происходили относительно быстрые изменения ландшафтов и периодические колебания климата. Возможно, что в тропиках было бы все иначе (Moritz et al., 1989a: 106). Отмечалось, в частности, что в образовании южноамериканских гибридных однополых видов рода *Cnemidophorus* принимали участие *близкородственные* обоеполые виды, в отличие от видов Северной Америки (Dessauer, Cole, 1989: 67), ныне относимых к роду *Aspidoscelis*.

Предположение в известной степени оказалось пророческим. Изучение амазонской ящерицы *Loxopholis percarinatum* (Müller, 1923) из семейства Gymnophthalmidae показало, что ее диплоидная партеногенетическая форма возникла как результат гибридизации, по-видимому, в позднем

миоцене, примерно 7.1 млн лет назад. Как справедливо указали авторы, она оказалась самой древней однополой формой среди современных позвоночных (Brunes et al., 2019: 114). Триплоидная партеногенетическая форма этого вида гораздо моложе. Это справедливо и для других полиплоидных клональных комплексов, образованных с участием гибридизации, так как триплоидные особи (формы, виды) появляются позже диплоидных за счет возвратных скрещиваний последних.

Однако рекордсменами по долголетию все же являются беспозвоночные животные. Существуют предположения об исключительной продолжительности клональной эволюции в некоторых группах (см. Loewe, Lamatsch, 2008: 8–9). К ним относятся уже упоминавшиеся партеногенетические бделлоидные коловратки (класс Bdelloidea, Rotifera), существующие около 35–40 млн лет (Mark Welch, Meselson, 2000: 1211; Milius, 2003; Mark Welch et al., 2004: 1620). Наличие у них дивергентных копий (от двух и более) каждого гена, вероятно, унаследовано от общего полиплоидного далекого предка и не противоречит асексуальности, развитой в этой древней группе (Mark Welch et al., 2004a: 1620). Однако недавно некоторые признаки обмена генами и рекомбинации были обнаружены у коловратки *Adineta vaga* Davis, 1873, что не совсем соответствует предполагавшейся строгой клональности, но механизм этого обмена между особями остается пока неясным (Vakhrusheva et al., 2020: 7 и 11). Было также высказано предположение о факультативном половом размножении у партеногенетической *Macrotrachella quadricornifera* Milne, 1886 (Laine et al., 2022: 7).

Следует назвать также удивительных панцирных клещей (Oribatida, Acari), многие из которых партеногенетики, включая монофилетические семейства Nanhermanniidae (56 видов), Malaconothridae (104) и Camisiidae (92), а также род *Tectocephus* Berlese, 1895 (3 вида) из семейства Tectocephidae (Maraun et al., 2004: 198). Молекулярное изучение методом секвенирования митохондриального гена цитохромоксидазы (COI) *Platynothrus peltifer* (C.L. Koch, 1839), семейства Camisiidae, из Северной Америки, Европы и Азии, показало, что расселение этого однополого вида, по-видимому, было связано с дрейфом материков, и его предполагаемый возраст около 100 млн лет (Heethoff et al., 2007: 309).

Однако самым древним партеногенетическим видом среди ныне живущих многоклеточных животных, возможно, следует считать клеща *Mucronothrus nasalis* (Willmann, 1929) из семейства Trhypochthoniidae. Возраст этого вида, имеющего почти космополитическое распространение, оценивается минимум в 200 млн лет (Hammer, Wallwork, 1979: 8; Maraun et al., 2004: 183).

Следует заметить, что помимо древних полностью партеногенетических эволюционных линий панцирных клещей, известны также однополые виды недавнего (recent) происхождения, например, *Atropacarus striculus* (C.L. Koch, 1836) из семейства Phthiracaridae, *Rhysotritia duplicata* (Grandjean, 1953) и *Microtritia minima* (Berlese, 1904) из семейства Euphthiracaridae; оба эти семейства включают преимущественно виды, размножающие половым путем (Maraun et al., 2004: 198).

Однако наиболее впечатляют остракоды семейства Darwinulidae (Ostracoda, Crustacea), перешедшие к асексуальности, по-видимому, в конце пермского периода, примерно 245 млн лет, что подтверждается анализом палеонтологических данных на примере мезозойских остракод, начиная с триаса (Martens et al., 2003). Современная *Darwinula stvensoni* Brady et Robertson, 1870 не использует половое размножение порядка 20–25 млн лет. Она характеризуется низким уровнем генетического разнообразия, причем 50% мутаций у нее соматические (Schön, Martens, 2003: 827, 829–830).

Находка трех самцов (впервые более чем за сотню лет) у другого современного вида *Vestalenula cornelia* Smith, Kamiya et Horne, 2006 в Японии бросает некоторую тень на абсолютную достоверность древней асексуальности в этом семействе и призывает к большей тщательности при обработке ископаемого материала (Smith et al., 2006: 1575–1577). Однако вряд ли обнаружение трех самцов в выборках всего лишь одного вида, к тому же находящихся на 683 самки, могут опровергнуть общее понимание партеногенеза в этой группе остракод. В качестве аналогии можно сослаться на случайных самцов разной природы, изредка спонтанно появляющихся у однополых скальных ящериц Кавказа и хлыстохвостых ящериц Северной Америки, что, однако, не портит картины в целом (см. выше раздел «Самцы партеногенетических видов»).

Таким образом, теоретические рассуждения об эфемерности клональных видов, короткого времени их существования и тупиковости эволюции не всегда соответствуют реальности. Однако, как было замечено, вопрос о времени и механизмах возникновения (числе “гибридизационных событий”) таких видов, поставленный более 60 лет назад работами И.С. Даревского, остается актуальным и наиболее дискуссионным даже в наши дни (Erdolu et al., 2023: 1).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я признателен М.С. Аракелян (Ереван) за предоставление ряда публикаций и фотографию армянской ящерицы, а также И.В. Доронино (Санкт-Петербург) за консультации. Сделанные им и Э.А. Галояном (Москва) замечания позволили улучшить текст статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках темы ЗИН РАН № 122031100282–2.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование основано на использовании литературных данных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аззелл Т. М., Даревский И. С., 1974. Доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов кавказских скальных ящериц рода *Lacerta* // Журнал общей биологии. Т. 35. № 4. С. 553–561.
- Айала Ф., 1984. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир. 230 с.
- Ананьева Н. Б., Доронин И. В., 2014. Илья Сергеевич Даревский: 90 лет со дня рождения // Труды Зоологического института РАН, СПб. Т. 318. № 4. С. 326–338.
- Ананьева Н. Б., Доронин И. В., 2015. Илья Сергеевич Даревский: портрет герпетолога. Фотоальбом. СПб.: Зоологический институт РАН. 102 с.
- Арнольди Л. В., 1953. Партеногенез у долгоносиков // Доклады на пятом ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского 9 апреля 1952 г. М. – Л.: Изд-во Акад. наук СССР. С. 3–11¹².
- Аронштам А. А., Боркин Л. Я., Пудовкин А. М., 1977. Изоферменты в популяционной и эволюционной генетике // Генетика изоферментов. М.: Наука. С. 199–249.
- Астауров Б. Л., 1940. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда (экспериментальное исследование). М. – Л.: Изд-во Акад. наук СССР. 240 с.
- Астауров Б. Л., 1951. Зачаточный партеногенез у осетровых рыб (*Acipenser stellatus*, *Ac. güldenstädti*, *Huso huso*) // Доклады Акад. наук СССР, М. – Л. Новая серия. Т. 78. № 1. С. 173–176.
- Астауров Б. Л., 1960. Диплоидный и полиплоидный термический партеногенез у двух видов шелкопряда и их гибридов // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М. – Л.: Изд-во Акад. наук СССР. С. 32–42.
- Астауров Б. Л., 1977. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда (экспериментальное исследование) // Астауров Б. Л. Партеногенез, андрогенез и полиплоидия. М.: Наука. С. 7–248.
- Бей-Биенко Г. Я., 1954. Кузнечиковые. Подсем. Листовые кузнечики (Phaneropterinae). Фауна СССР. Новая серия. № 59. Прямокрылые. Т. 2. Вып. 2. М. – Л. Изд-во Акад. наук СССР. 385 с.
- Берг Л. С., 1947. Об “однополном” размножении у карасей // Вестник Ленинградского университета. № 7. С. 55–59.
- Боркин Л. Я., 2003. Краткий очерк развития герпетологии в России // Московские герпетологи. М.: изд-во КМК. С. 7–33.
- Боркин Л. Я., 2011. Даревский Илья Сергеевич // Научный Санкт-Петербург. Биология в Санкт-Петербурге. 1703–2008. Энциклопедический словарь. СПб.: Нестор-История. С. 164.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. Т. 41. № 4. С. 485–506.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., 2013. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Современные проблемы биологической систематики. СПб. С. 83–139 (Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2).
- Боркин Л. Я., Сайфитдинова А. Ф., 2024. Наукометрия, оценка научной деятельности ученых и научная политика в России // Биосфера, СПб. Т. 16. № 1. С. 103–143. doi: 10.24855/biosfera.v16i1.906
- Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А., 1987. Полуклональное наследование в гибридогенном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Доклады Акад. наук СССР. Т. 295. № 5. С. 1261–1264.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мазепа Г. А., Пасынкова Р. А., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В., 2012. Западные Гималаи как арена необычного триплоидного видообразования у зеленых жаб группы *Bufo viridis* // Отчетная научная сессия по итогам работ 2011 г. Тезисы докладов. 3–5 апреля 2012 г. СПб.: Зоологический институт РАН. С. 10–12.
- Васильев В. П., Васильева Е. Д., 1982. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Доклады Акад. наук СССР. Т. 266. № 1. С. 250–252.
- Васильев В. П., Васильева Е. Д., Осинев А. Г., 1983. Первое свидетельство в пользу основной гипотезы сетчатого видообразования у позвоночных // Доклады Акад. наук СССР. Т. 271. № 4. С. 1009–1012.
- Васильев В. П., Лебедева Е. Б., Васильева Е. Д., 2010. Сетчатое видообразование и полиплоидная эволюция у рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г. В. Никольского). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 148–177.
- Васильев В. П., Лебедева Е. Б., Васильева Е. Д., Левиенкова Е. С., Рысков А. П., 2005. Уникальный

¹² На обложке — Чтения памяти Николая Александровича Холодковского 1952 г.

- диплоидно-тетраплоидный однополо-двуполый комплекс рыб (Pisces, Cobitidae) // Доклады Академии наук, М. Т. 404. № 4 С. 559–561.
- Васильев В. П., Лебедева Е. Б., Васильева Е. Д., Рысков А. П., 2007. Моноклональные и возникающие de novo тетраплоидные формы рыб рода *Cobitis* (Cobitidae) из различных клонально-бисексуальных комплексов // Доклады Академии наук, М. Т. 416. № 4. С. 558–562.
- Головинская К. А., 1975. Гиногенез у рыб в исследованиях Д. Д. Ромашова // Из истории биологии. Выпуск 5. М.: Наука. С. 92–102.
- Гребельный С. Д., 2008. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. СПб.: Зоологический институт РАН, 287 с.
- Даниелян Ф. Д., 1965. Механизмы репродуктивной изоляции у некоторых подвидов скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) // Известия Академии наук Армянской ССР, Ереван. Биологические науки. Т. 18. № 10. С. 75–80.
- Даревский И. С., 1957. Систематика и экология скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann, распространенных в Армении // Материалы по изучению фауны Армянской ССР, Ереван. Т. 3. С. 27–57 (Зоологический сборник АН АрмССР. Вып. 10).
- Даревский И. С., 1957а. Фауна пресмыкающихся Армении и ее зоогеографический анализ. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван: Зоологический институт АН СССР. 28 с.
- Даревский И. С., 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann // Доклады Акад. наук СССР. Т. 122. № 4. С. 730–732.
- Даревский И. С., 1962. О происхождении и биологической роли естественного партеногенеза в полиморфной группе кавказских скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann // Зоологический журнал. Т. 41. Вып. 3. С. 397–408.
- Даревский И. С., 1962а. О происхождении и биологической роли естественного партеногенеза в полиморфной группе кавказских скальных ящериц // Вопросы экологии. Т. VI. Вопросы экологии наземных позвоночных. По материалам четвертой экологической конференции. [М.]: Высшая школа. С. 51–53.
- Даревский И. С., 1964. Естественный партеногенез у позвоночных. Однополое размножение у пресмыкающихся // Природа. № 7. С. 45–58.
- Даревский И. С., 1966. Естественный партеногенез в полиморфной группе кавказских скальных ящериц // Отчетная научная сессия по итогам работ 1965 года (14–16 февраля 1966 г.). Тезисы докладов. Л.: Наука. С. 13–15.
- Даревский И. С., 1967. О таксономическом ранге партеногенетических форм скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann) в связи с вопросом о применении видовых критериев к агамным видам // Зоологический журнал. Т. 46. Вып. 3. С. 413–419.
- Даревский И. С., 1967а. Скальные ящерицы Кавказа (систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Л.: Наука. 214 с.
- Даревский И. С., 1971. Гибридизация, партеногенез и полиплоидия — три последовательные этапа процесса формообразования у ящериц // Отчетная научная сессия [Зоологического института АН СССР] по итогам работ 1970 года. 15–17 марта 1971 г. Тезисы докладов. Л.: Наука. С. 16–17.
- Даревский И. С., 1974. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука. С. 335–348 (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 53).
- Даревский И. С., 1982. Замечательные скальные ящерицы // Природа. № 3. С. 33–44.
- Даревский И. С., 2006. Последствия попытки интродукции двуполого вида скальной ящерицы, *Darevskia mixta* (Sauria, Lacertidae) из Грузии в Житомирскую область Украины // Вестник зоологии, Киев. Т. 40. № 4. С. 370.
- Даревский И. С., 2014. Моя биография (герпетология и жизнь) // Труды Зоологического института РАН, СПб. Т. 318. № 4. С. 292–325.
- Даревский И. С., Даниелян Ф. Д., 1978 («1977»). *Lacerta izzelli* sp. n. (Sauria, Lacertidae) — новый партеногенетический вид скальной ящерицы из восточной Турции // Герпетологический сборник. Л. С. 55–59 (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 74 за 1977).
- Даревский И. С., Куликова В. Н., 1962. Систематические признаки и некоторые особенности оогенеза гибридов между обоеполой и партеногенетической формами скальной ящерицы // Цитология. Т. 4. № 2. С. 160–170.
- Даревский И. С., Куликова В. Н., 1964. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann), как следствие гибридизации между двуполоыми и партеногенетическими формами этого вида // Доклады Акад. наук СССР. Т. 158. № 1. С. 202–205.
- Даревский И. С., Мухелишвили Т. А., 1966. Ареалы различных подвидовых форм скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann) в восточной и южной Грузии // Сообщения Академии наук Грузинской ССР, Тбилиси. Т. 43. № 2. С. 473–480.
- Даревский И. С., Шербак Н. Н., 1967. Акклиматизация партеногенетических ящериц на Украине // Природа. № 3. С. 93.
- Даревский И. С., Куприянова Л. А., Бакрадзе М. А., 1977. Остаточная бисексуальность у партеногенетических

- видов скальных ящериц рода *Lacerta* // Журнал общей биологии. Т. 38. № 5. С. 772–780.
- Даревский И.С., Аззелл Т., Куприянова Л.А., Даниелян Ф.Д., 1973. Гибридные триплоидные самцы в симпатрических популяциях партеногенетических и обоеполюх видов скальных ящериц рода *Lacerta* L. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Новая серия. Отдел биологический. Т. 78. Вып. 1. С. 48–58.
- Даревский И.С., Даниелян Ф.Д., Розанов Ю.М., Соколова Т.М., 1991. Внутриклональное спаривание и его вероятное эволюционное значение в группе партеногенетических видов скальных ящериц рода *Archaeolacerta* // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 5. С. 63–74.
- Даревский И.С., Кан Н.Г., Рябинина Н.Л., Мартыросян И.А., Токарская О.Н., Гречко В.В. и др., 1998. Биологические и молекулярно-генетические характеристики партеногенетического вида ящериц *Lacerta armenica* (Mehely), интродуцированного из Армении на Украину // Доклады Академии наук, М. Т. 363. № 6. С. 846–848.
- Добровольская Г., 1964. Биометрический анализ подвидов скальных ящериц Армении // Применение математических методов в биологии. Сборник 3. [Л.]: изд-во Ленинградского университета. С. 70–74.
- Доронин И.В., 2015. Систематика, филогения и распространение скальных ящериц надвидовых комплексов *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: [Зоологический институт РАН]. 24 с.
- Доронин И.В., 2021. Новые данные о некоторых российских герпетологах. Сообщение 3 // Современная герпетология, Саратов. Т. 21. Вып. 3/4. С. 123–131.
<https://doi.org/10.18500/1814-6090-202-2-3-4-123-131>
- Доронин И.В., Джелали П.А., Лотиев К.Ю., Мазанова Л.Ф., Мустафаева Г.А., Буньятова С.Н., 2021. Филогеография скальных ящериц комплекса *Darevskia (caucasica)* (Lacertidae: Sauria) по результатам анализа митохондриального гена цитохрома *b* // Труды Зоологического института РАН, СПб. Т. 325. № 1. С. 49–66.
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.1.49>
- Доценко И.Б., Мельниченко Р.К., Демидова М.И., 2016. Особенности биологии и факторы расселения партеногенетических скальных ящериц рода *Darevskia* (Reptilia, Lacertidae), интродуцированных в Житомирской области Украины // Збірник праць Зоологічного музею, Київ. № 47. С. 41–51.
- Колчинский Э.И., 2006. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М.: Товарищество научных изданий КМК. 149 с.
- Крыжановский С.Г., 1957. О партеногенетическом развитии сахалинской сельди по материалам нерестового сезона 1955 г. // Вопросы ихтиологии, М. Вып. 8. С. 81–88.
- Кэйн А., 1958. Вид и его эволюция. М.: Изд-во иностранной литературы. 244 с.
- Лищук А.В., Доронин И.В., Кукушкин О.В., 2024. Сравнительная характеристика посткраниального скелета скальных ящериц комплексов *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)* (Lacertidae: Sauria) // Труды Зоологического института РАН, СПб. Т. 328. № 2. С. 227–249.
[10.31610/trudyzin/2024.328.2.227](https://doi.org/10.31610/trudyzin/2024.328.2.227)
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Мэйнард Смит Дж., 1981. Эволюция полового размножения. М.: Мир. 271 с.
- Петерс Г., 1970. [Рецензия] И.С. Даревский «Скальные ящерицы Кавказа», Изд-во «Наука», 1967, Л., 214 стр., 84 рис., 35 фотогр., 2 цветн. табл.; тираж 1000 экз., цена 1 р. 44 к. // Зоологический журнал. Т. 49. Вып. 2. С. 313–314.
- Суомалайнен Э., 1956. Полиплоидия у партеногенетических долгоносиков // Полиплоидия. М.: Изд-во иностранной литературы. С. 322–330.
- Терентьев П.В., 1961. Герпетология. Учение о земноводных и пресмыкающихся. М.: Высшая школа. 336 с.
- Терентьев П.В., Чернов С.А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. 3-е доп. изд. М.: Советская наука. 340 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В., 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 407 с.
- Чернов С.А., 1939. Герпетологическая фауна Армянской ССР и Нахичеванской АССР // Зоологический сборник, Ереван. Вып. 1. С. 77–194 (Труды Биологического института Армянского филиала АН СССР. Вып. 3).
- Aguín-Pombo D., Kuznetsova V.G., 2023. True parthenogenesis and female-biased sex ratios in Cicadomorpha and Fulgoromorpha (Hemiptera, Auchenorrhyncha) // Insects. V. 14. № 10. Article 820. P. 1–21.
<https://doi.org/10.3390/insects14100820>
- Alves M.J., Coelho M.M., Collares-Pereira M.J., 2001. Evolution in action through hybridization and polyploidy in an Iberian fresh water fish: a genetic review // Genetica. V. 111. No. 1–3. P. 375–385.
- Arakelyan M., Spangenberg V., Petrosyan V., Ryskov A., Kolomiets O., Galoyan E., 2023. Evolution of parthenogenetic reproduction in Caucasian rock lizards: a review // Current Zoology, Oxford. V. 69. No. 2. P. 128–135.
<https://doi.org/10.1093/cz/zoac036>
- Arribas O.J., 1999. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and Near East (*Archaeolacerta* Mertens, 1921, *sensu lato*) and their relationships among the Eurasian lacertid radiation // Russian Journal of Herpetology, Moscow. V. 6. No. 1. P. 1–22.

- Arribas O.J., 2016. Why *Caucasilacerta* Harris, Arnold & Thomas, 1998 is a nomen nudum? // Russian Journal of Herpetology, Moscow. V. 23. No. 4. P. 305–306.
- Arribas O.J., Ananjeva N.B., Carranza S., Doronin I.V., Harris D.J., Orlov N.L., Orlova V.F., 2017. The pernicious effect of retroactive changes in the Code: *Darevskia* and nomenclatorial stability, a reply to BUSACK et al. (2016) // Basic and Applied Herpetology, Madrid. V. 31. P. 125–129.
<https://doi.org/10.11160/bah.75>
- Arribas O.J., Ananjeva N.B., Carranza S., Doronin I.V., Orlov N.L., Orlova V.F., 2018. Case 3711 – *Iberolacerta* Arribas and *Darevskia* Arribas (Chordata, Squamata, Lacertidae): proposals to deem these names available either from Arribas (1997) or from Arribas (1999) // The Bulletin of Zoological Nomenclature, Singapore. V. 75. № 1. P. 122–129.
<https://doi.org/10.21805/bzn.v75.a026>
- Arribas O., Candan K., Kornilios P., Ayaz D., Kumlutaş Y., GüL S. et al., 2022. Revising the taxonomy of *Darevskia valentini* (Boettger, 1892) and *Darevskia rudis* (Bedriaga, 1886) (Squamata, Lacertidae): a morpho-phylogenetic integrated study in a complex Anatolian scenario // Zootaxa, Auckland (New Zealand). V. 5224. № 1. P. 1–68.
[doi: 10.11646/zootaxa.5224.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.5224.1.1)
- Barley A.J., Cordes J.E., Walker J.M., Thomson R.C., 2022. Genetic diversity and the origins of parthenogenesis in the teiid lizard *Aspidoscelis laredoensis* // Molecular Ecology. V. 31, № 1. P. 266–278.
[doi: 10.1111/mec.16213](https://doi.org/10.1111/mec.16213)
- Beatty R.A., 1957. Parthenogenesis and polyploidy in mammalian development. New York: Cambridge University Press, XI+132 p. (Cambridge Monographs in Experimental Biology, № 7). — цит. по: Darevsky, 1966.
- Beukeboom L.W., Vrijenhoek R.C., 1998. Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis // Journal of Evolutionary Biology, Basel (Switzerland). V. 11. № 6. P. 755–782.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1998.11060755.x>
- Bi K., Bogart J.P., 2010. Time and time again: unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) are the oldest unisexual vertebrates // BMC Evolutionary Biology, London. V. 10. Article 238. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-238>
- Biriuk O.V., Shabanov D.A., Korshunov A.V., Borkin L.J., Lada G.A., Pasyunkova R.A., et al., 2016. Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in north-eastern Ukraine // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 54. № 3. P. 215–225. [doi: 10.1111/jzs.12132](https://doi.org/10.1111/jzs.12132)
- Bischoff W., 1991. Übersicht über die Arten und Unterarten der Familie Lacertidae 3. Die Gattung *Lacerta* // Die Eidechse, Bonn – Bremen. Jahrgang 2. H. 3. S. 5–16.
- Bogart J.P., 2003. Genetics and systematics of hybrid species // Sever D.M. (ed.). Reproductive Biology and Phylogeny of Urodela. Enfield (NH): Science Publishers. P. 109–134.
- Bogart J.P., 2019. Unisexual salamanders in the genus *Ambystoma* // Herpetologica. V. 75. № 4. P. 259–267.
[doi: 10.1655/Herpetologica-D-19-00043.1](https://doi.org/10.1655/Herpetologica-D-19-00043.1)
- Bogart J.P., Lowcock L.A., Zeyl C.W., Mable B.K., 1987. Genome constitution and reproductive biology of hybrid salamanders, genus *Ambystoma*, on Kelleys Island in Lake Erie // Canadian Journal of Zoology, Ottawa. V. 65. № 9. P. 2188–2201.
[doi: 10.1139/z87-333](https://doi.org/10.1139/z87-333)
- Bogart J.P., Bi K., Fu J., Noble D.W.A., Niedzwiecki J., 2007. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes // Genome, Ottawa. V. 50. № 2. P. 119–136.
[doi: 10.1139/g06-152](https://doi.org/10.1139/g06-152)
- Bogart J.P., Bartoszek J., Noble D.W., Bi K., 2009. Sex in unisexual salamanders: discovery of a new sperm donor with ancient affinities // Heredity. V. 103. № 6. P. 483–493.
[doi: 10.1038/hdy.2009.83](https://doi.org/10.1038/hdy.2009.83)
- Böhme G., 1983. Paläontologische Belege für die Bastardierung bei Raniden (Amphibia, Salientia) // Schriftenreihe für geologische Wissenschaften, Berlin. H. 19/20. S. 31–37.
- Booth W., Levine B.A., Corush J.B., Davis M.A., Dwyer Q., Plecker R.D. et al., 2023. Discovery of facultative parthenogenesis in a new world crocodile // Biology Letters, London. V. 19. Article 20230129. P. 1–6.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2023.0129>
- Boulenger G.A., 1920. Monograph of the Lacertidae. Volume I. London: printed by order of the Trustees, X+352 p.
- Brunes T.O., da Silva A.J., Marques-Souza S., Rodrigues M.T., Pellegrino K.C.M., 2019. Not always young: the first vertebrate ancient origin of true parthenogenesis found in an Amazon leaf litter lizard with evidence of mitochondrial haplotypes surfing on the wave of a range expansion // Molecular Phylogenetics & Evolution. V. 135. P. 105–122.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.01.023>
- Busack S.D., Salvador A., Bauer A.M., Kaiser H., 2016. *Darevskia* and *Iberolacerta* (Reptilia, Lacertidae): Arribas, 1997 or 1999? The correct dating of two nomenclatural acts affecting Palearctic lizards, and validation of the name *Caucasilacerta* Harris, Arnold & Thomas, 1998 // Bionomina, Auckland (New Zealand). V. 10. № 1. P. 61–73.
[doi: 10.11646/bionomina.10.1.4](https://doi.org/10.11646/bionomina.10.1.4)
- Carretero M.A., García-Muñoz E., Argaña E., Freitas S., Corti C., Arakelyan M. et al., 2018. Parthenogenetic *Darevskia* lizards mate frequently if they have the chance: a quantitative analysis of copulation marks in a sympatric zone // Journal of Natural History, London. V. 52. № 7–8. P. 405–413.
[doi: 10.1080/00222933.2018.1435832](https://doi.org/10.1080/00222933.2018.1435832)

- Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I., 2008. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // *Amphibia-Reptilia*. V. 29. № 4. P. 487–504.
- Darevsky I.S., 1966. Natural parthenogenesis in a polymorphic group of the Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann // *Journal of Ohio Herpetological Society*. V. 5. № 4. P. 115–152.
- Darewski I.S., 1972. Zur Verbreitung einiger Felseidechsen des Subgenus *Archaeolacerta* in der Türkei // *Bonner zoologische Beiträge*. Bd. 23. H. 4. S. 347–351.
- Darevskii I.S., 1978. Rock Lizards of the Caucasus. Systematics, ecology and phylogenesis of the polymorphic groups of Caucasian rock lizards of the subgenus *Archaeolacerta*. New Delhi: Indian National Scientific Documentation Centre. 276 p.
- Darevsky I.S., Danielyan F.D., 1968. Diploid and triploid progeny arising from natural mating of parthenogenetic *Lacerta unisexualis* with bisexual *L. saxicola valentini* // *Journal of Herpetology*. V. 2. № 3–4. P. 65–69.
- Darevsky I., Eiselt J., 1967. Ein neuer Name für *Lacerta saxicola mehelyi* Lantz & Cyrén 1936 // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. Bd. 70. S. 107.
- Darevsky I.S., Danielyan F.D., Sokolova T.M., Rozanov Yu.M., 1989. Intraclonal mating in the parthenogenetic lizard species *Lacerta unisexualis* Darevsky // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany (New York): The New York State Museum. P. 228–235 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Darewski I.S., Kulikova V.N., 1961. Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann) // *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, Jena. Bd. 89. H. 1. S. 119–176.
- Darevskii I.S., Kupriyanova L.A., 1982. Rare males in the parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely // *Vertebrata Hungarica*, Budapest. T. 21. P. 69–75.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Bakradze M.A., 1978. Occasional males and intersexes in parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (genus *Lacerta*) // *Copeia*. № 2. P. 201–207.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Uzzell T., 1985. Parthenogenesis in reptiles // Gans C., Billett F. (eds). *Biology of Reptiles*. Volume 15. Development B. New York; Chichester; Brisbane; Toronto; Singapore: A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons. P. 411–526.
- Dawley R.M., 1989. An introduction to unisexual vertebrates // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany (New York): The New York State Museum. P. 1–18 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Dedukh D., Litvinchuk J., Svinin A., Litvinchuk S., Rosanov J., Krasikova A., 2019. Variation in hybridogenetic hybrid emergence between populations of water frogs from the *Pelophylax esculentus* complex // *PLoS ONE*, San Francisco. V. 14. № 11. Article e0224759. P. 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224759>
- Dedukh D., Marta A., Myung R.-Y., Ko M.-H., Choi D.-S., Won Y.-J. et al., 2024. A cyclical switch of gametogenic pathways in hybrids depends on the ploidy level // *Communications Biology*, London. V. 7. Article 424. P. 1–14. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-05948-6>
- Delage Y., Goldsmith M., 1913. La parthénogénèse naturelle et expérimentale. Paris: Ernest Flammarion, éditeur, [4]+342 p.
- Densmore L.D., Wright J.W., Brown W.M., 1989. Mitochondrial-DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). II. *C. neomexicanus* and the *C. tessellatus* complex // *Evolution*. V. 43. № 5. P. 943–957.
- Densmore L.D., Moritz C., Wright J.W., Brown W.M., 1989a. Mitochondrial-DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). IV. Nine *sexlineatus* group unisexuals // *Evolution*. V. 43. № 5. P. 969–983.
- Dessauer H.C., Cole C.J., 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany (New York): The New York State Museum. P. 49–71 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Dobrowolska H., 1964. A case of an adult male appearance in the population of the parthenogenetic subspecies *Lacerta saxicola dahli* Darevskij from Armenia area // *Zoologica Poloniae*, Wrocław; Warszawa. V. 14. Fasc. 1–2. P. 9–13.
- Dubois A., 1990. Nomenclature of parthenogenetic, gynogenetic and “hybridogenetic” vertebrate taxons: new proposals // *Alytes*, Paris. V. 8. Fasc. 3–4. P. 61–74.
- Dubois A., Günther R., 1982. Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology // *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, Jena. Bd. 109. H. 2. S. 290–305.
- Erdolu M., Şahin M.K., Somel M., Yanchukov A., 2023. Single hybrid population but multiple parental individuals at the origin of parthenogenetic rock lizards *Darevskia sapphirina* and *D. bendimahiensis* Schmidtler, & Eiselt Darevsky [sic!] (1994) endemic to the area of Lake Van in East Turkey // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 189. Article 107925. P. 1–10.
- Esposito G., Meletiadiis A., Sciuto S., Prearo M., Gagliardi F., Corrias I. et al., 2024. First report of recurrent parthenogenesis as an adaptive reproductive strategy in the endangered common smooth-hound shark *Mustelus mustelus* // *Scientific Reports*, London. V. 14. № 1. Article 17171. P. 1–9. [doi: 10.1038/s41598-024-67804-1](https://doi.org/10.1038/s41598-024-67804-1)

- Freise K., Müller G., 1962. Die Parthenogenese bei *Lacerta saxicola armeniaca* Mèh. // Die Zoologische Garten. Bd. 26. S. 243. – цит. по: Darevsky, 1966.
- Freitas S., Rocha S., Campos J., Ahmadzadeh F., Corti C., Sillero N. et al., 2016. Parthenogenesis through the ice ages: a biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 102. P. 117–127. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.035>
- Freitas S.N., Harris D.J., Sillero N., Arakelyan M., Butlin R.K., Carretero M.A., 2019. The role of hybridisation in the origin and evolutionary persistence of vertebrate parthenogens: a case study of *Darevskia* lizards // Heredity. V. 123. № 6. P. 795–808. <https://doi.org/10.1038/s41437-019-0256-5>
- Freitas S., Westram A.M., Schwander T., Arakelyan M., Ilgaz Ç., Kumlutas Y. et al., 2022. Parthenogenesis in *Darevskia* lizards: a rare outcome of common hybridization, not a common outcome of rare hybridization // Evolution. V. 76. № 5. P. 899–914. <https://doi.org/10.1111/evo.14462>
- Fu J., Murphy R.W., Darevsky I.S., 1997. Towards the phylogeny of Caucasian rock lizard: implications from mitochondrial DNA gene sequences (Reptilia: Lacertidae) // Zoological Journal of the Linnean Society, London. V. 120¹³. № 4. P. 463–477. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1997.tb01283.x>
- Fu J., MacCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S., Kuprianova L.A., Danielyan F.D., 1998. The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: an example of limited genetic polymorphism // Journal of Molecular Evolution, New York. V. 46. № 1. P. 127–130.
- Fu J., Murphy R.W., Darevsky I.S., 2000. Divergence of the cytochrome gene *b* in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: evidence for recent multiple origins // Copeia. № 2. P. 432–440.
- Fujita M.K., McGuire J.A., Donnellan S.C., Moritz C., 2010. Diversification and persistence at the arid-monsoonal interface: Australia-wide biogeography of the Bynoe's gecko (*Heteronotia binoei*; Gekkonidae) // Evolution. V. 64. № 8. P. 2293–2314. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.00993.x
- Galoyan E., Moskalenko V., Gabelaia M., Tarkhnishvili D., Spangenberg V., Chamkina A. et al., 2020. Syntopy of two species of rock lizards (*Darevskia raddei* and *Darevskia portschinskii*) may not lead to hybridization between them // Zoologischer Anzeiger. Bd. 288. P. 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.06.007>
- Galoyan E.A., Tsellarius E.Y., Arakelyan M.S., 2019. Friend-or-foe? Behavioural evidence suggests inter-specific discrimination leading to low probability of hybridization in two coexisting rock lizard species (Lacertidae, *Darevskia*) // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 73. № 4. Article 46. P. 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2650-7>
- Garcia-Porta J., Irisarri I., Kirchner M., Rodríguez A., Kirchhof S., Brown J.L. et al., 2019. Environmental temperatures shape thermal physiology as well as diversification and genome-wide substitution rates in lizards // Nature Communications. V. 10. Article 4077. P. 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11943-x>
- Girnyk A.E., Vergun A.A., Semyenova S.K., Guliaev A.S., Arakelyan M.S., Danielyan F.D. et al., 2018. Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* // BMC Genomics, New York (USA), Heidelberg (Germany), Basingstoke (UK). V. 19. № 1. Article 979. P. 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5359-5>
- Goddart K.A., Dawley R.M., Dowling T.E., 1989. Origin and genetic relationships of diploid, triploid, and diploid-triploid mosaic biotypes in the *Phoxinus eos-neogaeus* unisexual complex // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates. Albany (New York): The New York State Museum. P. 268–280 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Hammer M., Wallwork J.A., 1979. A review of the world distribution of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in relation to continental drift // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter, København. V. 22. № 4. P. 1–31.
- Harris D.J., Arnold E.N., Thomas R.H., 1998. Relationships of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology // Proceedings of the Royal Society of London, B: Biological Sciences. V. 265. № 1409. P. 1939–1948.
- Harvey M.B., Ugueto G.N., Gutherlet R.L., Jr., 2012. Review of teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata) // Zootaxa, Auckland (New Zealand). V. 3459. P. 1–156 (Monograph).
- Hedtke S.M., Hillis D.M., 2011. The potential role of androgenesis in cytoplasmic–nuclear phylogenetic discordance // Systematic Biology. V. 60. № 1. P. 87–96. doi: 10.1093/sysbio/syq070
- Heethoff M., Domes K., Laumann M., Maraun M., Norton R.A., Scheu S., 2007. High genetic divergences indicate ancient separation of parthenogenetic lineages of the oribatid mite *Platynothrus peltifer* (Acari, Oribatida) // Journal of the Evolutionary Biology. V. 20. № 1. P. 392–402. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01183.x

¹³ Эта статья часто упоминается в составе тома 121. Однако в бумажном варианте (и на сайте журнала) она входит в № 4 (август) тома 120, который был опубликован 4 сентября 1997 г. Разночтения вызваны тем, что в колоннитуле этой и предыдущей статьи ошибочно напечатан том 121! Соответственно этот неправильный номер тома указан и в электронных версиях (pdf) статьи.

- Hedges S.B., Bogart J.P., Maxson L.R., 1992. Ancestry of unisexual salamanders // *Nature*, London. V. 356. № 6371. P. 708–710.
doi: 10.1038/356708a0
- Hubbs C.L., 1955. Hybridization between fish species in nature // *Systematic Zoology*. V. 4. № 1. P. 1–20.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C., 1932. Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hybrid origin // *Science*. V. 76. № 1983. P. 628–630.
doi: 10.1126/science.76.1983.628
- International Commission on Zoological Nomenclature, 2020. Opinion 2461 (Case 3711) – *Iberolacerta* Arribas, 1999 and *Darevskia* Arribas, 1999 (Chordata, Squamata, Lacertidae): names confirmed as available // *Bulletin of Zoological Nomenclature*, Singapore. V. 77. 30 December. P. 135–137.
- Kearney M., Fujita M.K., Ridenour J., 2009. Lost sex in the reptiles: constraints and correlations // Schön I., Martens K., van Dijk P. (eds). *Lost Sex. The evolutionary biology of parthenogenesis*. Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer. P. 447–474.
doi: 10.1007/978-90-481-2770-2_21
- Kraus F., 1985. A new unisexual salamander from Ohio // *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan*, Ann Arbor (Michigan). № 709. P. 1–24.
- Kraus F., 1985a. Unisexual salamander lineages in northwestern Ohio and southeastern Michigan: a study of the consequences of hybridization // *Copeia*. № 2. P. 309–324.
- Kraus F., 1989. Constraints on the evolutionary history of the unisexual salamanders of the *Ambystoma laterale-texanum* complex as revealed by mitochondrial DNA analysis // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany (New York): The New York State Museum. P. 218–227 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Kupriyanova L.A., 1989. Cytogenetic evidence for genome interaction in hybrid lacertid lizards // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany (New York): The New York State Museum. P. 236–240 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Laine V.N., Sackton T.B., Meselson M., 2022. Genomic signature of sexual reproduction in the bdelloid rotifer *Macrotrachella quadricornifera* // *Genetics*, Oxford. V. 220. № 2. Article iyab221. P. 1–10.
https://doi.org/10.1093/genetics/iyab221
- Lamatsch D.K., Stöck M., 2009. Sperm-dependent parthenogenesis and hybridogenesis in teleost fish // Schön I., Martens K., van Dijk P. (eds). *Lost Sex. The evolutionary biology of parthenogenesis*. Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer. P. 399–432.
- Lampert K.P., Scharf M., 2008. The origin and evolution of a unisexual hybrid: *Poecilia formosa* // *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, B: Biological Sciences. V. 363. № 1505. P. 2901–2929.
doi: 10.1098/rstb.2008.0040
- Lampert K.P., Scharf M., 2010. A little bit is better than nothing: the incomplete parthenogenesis of salamanders, frogs and fish // *BMC Biology*, London. V. 8. Article 78. P. 1–3.
https://doi.org/10.1186/1741-7007-8-78
- Lantz L.A., Cyrén O., 1936. Contribution à la connaissance de *Lacerta saxicola* Eversmann // *Bulletin de la Société Zoologique de France*, Paris. T. 61. № 3. P. 159–181.
- Litvinchuk S.N., Mazepa G.O., Pasynkova R.A., Saidov A., Satorov T., Chikin Yu.A. et al., 2011. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 49. № 3. P. 233–239.
doi: 10.1111/j.1439-0469.2010.00612.x
- Loewe L., Lamatsch D.K., 2008. Quantifying the threat of extinction from Muller's ratchet in the diploid Amazon molly (*Poecilia formosa*) // *BMC Evolutionary Biology*, London. V. 8. Article 88. P. 1–20.
https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-88
- Lowcock L.A., 1989. Biogeography of hybrid complexes of *Ambystoma*: interpreting unisexual-bisexual genetic data in space and time // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany (New York): The New York State Museum. P. 180–208 (The New York State Museum Bulletin 466).
- MacGregor H.C., Uzzell T.M., 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* // *Science*. V. 143. № 3610. P. 1043–1045.
- Majánová Z., Choleva L., Symonová R., Ráb P., Kotusz J., Pekárik L. et al., 2016. Asexual reproduction does not apparently increase the rate of chromosomal evolution: karyotype stability in diploid and triploid clonal hybrid fish (*Cobitis*, Cypriniformes, Teleostei) // *PLoS ONE*, San Francisco. V. 11. № 1. Article e0146872. P. 1–18.
doi: 10.1371/journal.pone.0146872
- Mantovani D., Scali V., 1992. Hybridogenesis and androgenesis in the stick-insect *Bacillus rossius* – *grandii benazzii* (Insecta, Phasmatodea) // *Evolution*, Lawrence (Kansas, USA). V. 46. № 3. P. 783–796.
- Maraun M., Heethoff M., Schneider K., Scheu S., Weigmann G., Cianciolo J. et al., 2004. Molecular phylogeny of oribatid mites (Oribatida, Acari): evidence for multiple radiations of parthenogenetic lineages // *Experimental and Applied Acarology*. V. 33. № 3. P. 183–201.
doi: 10.1023/b: appa.0000032956.60108.6d
- Marchal P., 1913. Contribution à l'étude de la biologie des Chermes // *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, comprenant l'anatomie, la physiologie, la classification et l'histoire naturelle des animaux*, Paris. 87^e année. 9^e série. T. 13. № 3–6. P. 153–385.

- Mark Welch D., Meselson M., 2000. Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange // *Science*, Washington. V. 288. № 5469. P. 1211–1215.
doi: 10.1126/science.288.5469.1211
- Mark Welch J.L., Mark Welch D.B., Meselson M., 2004. Cytogenetic evidence for asexual evolution of bdelloid rotifers // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, Washington. V. 101. № 6. P. 1618–1621.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0307677100>
- Mark Welch D.B., Cummings M.P., Hillis D.M., Meselson M., 2004a. Divergent gene copies in the asexual class Bdelloidea (Rotifera) separated before the bdelloid radiation or within bdelloid families // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, Washington. V. 101. № 6. P. 1622–1625.
doi: 10.1073/pnas.2136686100
- Marta A., Tichopád T., Bartoš O., Klíma J., Shah M.A., Šlechtová Bohlen V. et al., 2023. Genetic and karyotype divergence between parents affect clonality and sterility in hybrids // *eLife*, Cambridge (UK). V. 12, November. Article RP88366. P. 1–21.
doi: <https://doi.org/10.7554/eLife.88366>
- Martens K., Rossetti G., Horne D.J., 2003. How ancient are ancient asexuals? // *Proceedings of the Royal Society, London, B: Biological Sciences*. V. 270. № 1516. P. 723–729.
- Maslin T.P., 1962. All female species of the lizard genus *Cnemidophorus*, Teiidae // *Science*. V. 135. № 3499. P. 212–213.
- Maslin T.P., 1968. Taxonomic problems in parthenogenetic vertebrates // *Systematic Zoology*. Lawrence (Kansas, USA). V. 17. № 3. P. 219–231.
- Maslin T.P., 1971. Parthenogenesis in reptiles // *American Zoologist*. V. 11. № 2. P. 361–380. <https://www.jstor.org/stable/3881760>
- Méhely L. v., 1909. Materialien zu einer Systematik und Phylogenie des muralis-ähnlichen Lacerten // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, Budapest. V. 7. S. 409–621.
- Mendes J., Harris D.J., Carranza S., Salvi D., 2016. Evaluating the phylogenetic signal limit from mitogenomes, slow evolving nuclear genes, and the concatenation approach. New insights into the Lacertini radiation using fast evolving nuclear genes and species trees // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 100. P. 254–267.
- Mertens R., 1921. Zur Kenntnis der Reptilienfauna von Malta // *Zoologischer Anzeiger*, Leipzig. Bd. 53. Nr. 9/10. S. 236–240.
- Mertens R., 1968. Neuere Untersuchungen über die Felsenidechsen des Kaukasus // *Senckenbergiana biologica*, Frankfurt am Main. Bd. 49. № 6. S. 437–441.
- Milius S., 2003. Life without sex. So, how many million years has it been? // *Science News*, Washington. V. 163. № 26. P. 406–407.
<https://doi.org/10.2307/4014492>
- Morgado-Santos M., Carona S., Vicente L., Collares-Pereira M.J., 2017. First empirical evidence of naturally occurring androgenesis in vertebrates // *Royal Society Open Science*. V. 4. № 4. Article 170200. P. 1–8.
<http://dx.doi.org/10.1098/rsos.170200>
- Moritz C., Wright J.W., Brown W.M., 1989. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). III. *C. velox* and *C. exsanguis* // *Evolution*. V. 43. № 5. P. 958–968.
- Moritz C., Brown W.M., Densmore L.D., Wright J.W., Vyas D., Donnellan S. et al., 1989a. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae) // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany (New York): The New York State Museum. P. 87–112 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A. et al., 1992. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // *Genetica*. V. 87. № 1. P. 53–62.
<https://doi.org/10.1007/BF00128773>
- Murphy R.W., 1999. The correct spelling of the Latinized name for Rostombekov's rock lizard // *Amphibia–Reptilia*. V. 20. № 2. P. 225–226.
- Murphy R.W., Darevsky I.S., MacCulloch R.D., Fu J., Kupriyanova L.A., 1996. Evolution of the bisexual species of Caucasian rock lizards: a phylogenetic evaluation of allozyme data // *Russian Journal of Herpetology*, Moscow. V. 3. № 1. P. 18–31.
- Murphy R.W., Fu J., MacCulloch R.D., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // *Zoological Journal of the Linnean Society*, London. V. 130. № 4. P. 527–549.
doi: 10.1006/zjls.1999.0241
- Murtskhvaladze M., Tarkhnishvili D., Anderson C.L., Kotorashvili A., 2020. Phylogeny of Caucasian rock lizards (*Darevskia*) and other true lizards based on mitogenome analysis: optimisation of the algorithms and gene selection // *PLoS ONE*, San Francisco. V. 15. № 6. Article e0233680. P. 1–19.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233680>
- Olsen M.W., Marsden S.J., 1954. Natural parthenogenesis in turkey eggs // *Science*. V. 120. № 3118. P. 545–546.
doi: 10.1126/science.120.3118.545
- Plötner J., 2005. Die westpaläarktischen Wasserfrösche: von Märtyrern der Wissenschaft zur biologischen Sensation. Bielefeld: Laurenti-Verlag. 160 S. (Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie 9).
- Quattro J.M., Avise J.C., Vrijenhoek R.C., 1992. An ancient clonal lineage in the fish genus *Poeciliopsis* (Atheriniformes: Poeciliidae) // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, Washington. V. 89. № 1. P. 348–352.
doi: 10.1073/pnas.89.1.348

- Reeder T.W., Cole C.J., Dessauer H.C., 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins // American Museum Novitates, New York. № 3365. P. 1–61.
- Robertson A.V., Ramsden C., Niedzwiecki J., Fu J., Bogart J.P., 2006. An unexpected recent ancestor of unisexual *Ambystoma* // Molecular Ecology. V. 15. № 11. P. 3339–3351.
doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03005.x
- Ryabinina N.L., Grechko V.V., Semenova S.K., Darevsky I.S., 1999. On the hybridogenous origin of the parthenogenetic species *Lacerta dahli* and *Lacerta rostombekovi* revealed by RAPD technique // Russian Journal of Herpetology, Moscow. V. 6. № 1. P. 55–60.
- Schlupp I., 2005. The evolutionary ecology of gynogenesis // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 36. P. 399–417.
- Schmidtler J.F., Eiselt J., Darevsky I.S., 1994. Untersuchungen an Feldeidechsen (*Lacerta saxicola*-Gruppe) in der östlichen Türkei: 3. Zwei neue parthenogenetische Arten // Salamandra, Bonn. Bd. 30. H. 1. S. 55–70.
- Schön I., Martens K., 2003. No slave to sex // Proceedings of the Royal Society, London, B: Biological Sciences. V. 270. № 1517. P. 827–833.
https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2314
- Schultz R.J., 1967. Gynogenesis and triploidy in the viviparous fish *Poeciliopsis* // Science. V. 157. № 379. P. 1564–1967.
- Schultz R.J., 1969. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates // American Naturalist. V. 103. № 934. P. 605–619.
doi:10.1086/282629
- Smith R.J., Kamiya T., Horne D.J., 2006. Living males of the ‘ancient asexual’ Darwinulidae (Ostracoda: Crustacea) // Proceedings of the Royal Society, London, B: Biological Sciences. V. 273. № 1593. P. 1569–1578.
doi:10.1098/rspb.2005.3452
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Matveevsky S., Petrosyan R., Bogdanov Y. et al., 2017. Reticulate evolution of the rock lizards: meiotic chromosome dynamics and spermatogenesis in diploid and triploid males of the genus *Darevskia* // Genes, Basel (Switzerland). V. 8. № 6. Article 149. P. 1–17.
https://doi.org/10.3390/genes8060149
- Spangenberg V., Arakelyan M., Cioffi M.d.B., Liehr T., Al-Rikabi A., Martynova E. et al., 2020. Cytogenetic mechanisms of unisexuality in rock lizards // Scientific Reports, London. V. 10. Article 8697. P. 1–14.
https://doi.org/10.1038/s41598-020-65686-7
- Spolsky C.M., Phillips C.A., Uzzell T., 1992. Antiquity of clonal salamander lineages revealed by mitochondrial DNA. Nature, London. V. 356. № 6371. P. 706–708.
https://doi.org/10.1038/356706a0
- Stöck M., Lamatsch D.K., 2002. Triploide Wirbeltiere. Wege aus der Unfruchtbarkeit oder Eingeschlechtigkeit // Naturwissenschaftliche Rundschau, Stuttgart. 55. Jahrgang. H. 7. Nr. 649. S. 349–358.
- Stöck M., Lamatsch D.K., Steinlein C., Epplen J.T., Grosse W.-R., Hock R. et al., 2002. A bisexually reproducing all-triploid vertebrate // Nature Genetics. V. 30. № 3. P. 325–328.
https://doi.org/10.1038/ng839
- Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C., Scharl M., Moritz C., Perrin N., 2012. Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate // Proceedings of the Royal Society, London. B: Biological Sciences. V. 279. № 1731. P. 1293–1299.
https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1738
- Stöck M., Dedukh D., Reifová R., Lamatsch D.K., Starostová Z., Janko K., 2021. Sex chromosomes in meiotic, hemiclinal, clonal and polyploid hybrid vertebrates: along the ‘extended speciation continuum’ // Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B: Biological Sciences. V. 376. № 1833. Article 20200103. P. 1–26.
https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0103
- Strasburg J.L., Kearney M., Moritz C., Templeton A.R., 2007. Combining phylogeography with distribution modeling: multiple Pleistocene range expansions in a parthenogenetic gecko from the Australian arid zone // PLoS ONE, San Francisco. V. 2. № 8. Article e760. P. 1–15.
doi:10.1371/journal.pone.0000760
- Tarkhnishvili D., Murtskhvaladze M., Anderson C.L., 2017. Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation // Biological Journal of the Linnean Society. V. 121. № 2. P. 365–378.
https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw046
- Tarkhnishvili D., Yanchukov A., Şahin M.K., Gabelaia M., Murtskhvaladze M., Candan K. et al., 2020. Genotypic similarities among the parthenogenetic *Darevskia* rock lizards with different hybrid origins // BMC Evolutionary Biology, London. V. 20. № 1. Article 122. P. 1–25.
https://doi.org/10.1186/s12862-020-01690-9
- Tunner H.G., 1974. Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung, Hamburg; Berlin. Bd. 12. H. 4. S. 309–314.
- Uetz P. (editor), 2024. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org> (accessed August 18, 2024).
- Uzzell T.M., 1964. Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex (Amphibia, Caudata) // Copeia. № 2. P. 257–300.
- Uzzell T., Darevsky I.S., 1973. The relationships of *Lacerta portschinskii* and *Lacerta raddei* (Sauria, Lacertidae) // Herpetologica. V. 29. № 1. P. 1–6.

- Uzzell T., Darevsky I.S., 1973a. Electrophoretic examination of *Lacerta mixta*, a possible hybrid species // Journal of Herpetology. V. 7. № 1. P. 11–15.
- Uzzell T., Darevsky I.S., 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications // Copeia. № 2. P. 204–222.
- Vakhrusheva O.A., Mnatsakanova E.A., Galimov Y.R., Neretina T.V., Gerasimov E.S., Naumenko S.A. et al., 2020. Genomic signatures of recombination in a natural population of the bdelloid rotifer *Adineta vaga* // Nature Communications. V. 11. Article 6421. P. 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19614-y>
- Vandel A., 1929. La parthénogenèse géographique // Csiki E. (ed.). X^e Congrès International de Zoologie tenu à Budapest du 4 au 10 Septembre 1927. Première partie. Budapest: imprimerie Stephaneum. P. 206–222.
- Vershinina A.O., Kuznetsova V.G., 2016. Parthenogenesis in Hexapoda: Entognatha and non-holometabolous insects // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 54. № 4. P. 257–268. <https://doi.org/10.1111/jzs.12141>
- Vinogradov A.E., Borkin L.J., Günther R., Rosanov J.M., 1990. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome, Ottawa. V. 33. № 5. P. 619–627.
- Vrijenhoek R.C., 1989. Genetic and ecological constraints of the origins and establishment of unisexual vertebrates // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates. Albany (New York): The New York State Museum. P. 24–31 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Vrijenhoek R.C., Dawley R.M., Cole C.J., Bogart J.P., 1989. A list of the known unisexual vertebrates // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates. Albany (New York): The New York State Museum. P. 19–23 (The New York State Museum Bulletin 466).
- Wang Z.-W., Zhu H.-P., Wang D., Jiang F.-F., Guo W., Zhou L. et al., 2011. A novel nucleo-cytoplasmic hybrid clone formed via androgenesis in polyploid gibel carp // BMC Research Notes. V. 4. Article 82. P. 1–13. <http://www.biomedcentral.com/1756-0500/4/82>
- Warren W.C., García-Pérez R., Xu S., Lampert K.P., Chalopin D., Stöck M. et al., 2018. Clonal polymorphism and high heterozygosity in the celibate genome of the Amazon molly // Nature Ecology Evolution. V. 2. P. 669–679. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0473-y>
- Wilson E.B., 1925. The Cell in Development and Heredity. Third edition, revised and enlarged. New York: The Macmillan Company, XL+1232 p.
- Wright J.W., Lowe C.H., 1968. Weeds, polyploids, parthenogenesis, and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus* // Copeia. № 1. P. 128–138.
- Yanchukov A., Tarkhnishvili D., Erdolu M., Şahin M.K., Candan K., Murtshkvaladze M. et al., 2022. Precise paternal ancestry of hybrid unisexual ZW lizards (genus *Darevskia*: Lacertidae: Squamata) revealed by Z-linked genomic markers // Biological Journal of the Linnean Society. V. 136. № 2. P. 293–305. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac023>

I. S. DAREVSKY (1924–2009) AND ROCK LIZARDS OF THE CAUCASUS: FROM GEOGRAPHIC PARTHENOGENESIS TO RETICULATE (HYBRIDOGENOUS) SPECIATION

L.J. Borkin*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: Leo.Borkin@zin.ru

The path taken by I.S. Darevsky to the discovery of natural parthenogenesis in rock lizards of the Caucasus (1957, 1958) is tracked, as well as his further developments of the problem of parthenogenesis in lizards in his main papers (1962, 1966, 1967) and monograph (1967). The following issues are considered: geographic and hybrid parthenogenesis, subspecies and species in unisexual lizards, spontaneous males in parthenogenetic species, the essence of I.S. Darevsky's discovery in the context of different categories of clonal reproduction in animals, the formation of the concept of reticular speciation, and the evolutionary age of clonal forms in various groups of animals.

Keywords: hybridization, parthenogenesis, clonal reproduction, reticulate speciation, *Darevskia*

УДК 599.322.2; 574.9

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ ПОЛОСАТОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA STRIGATA* EICHWALD, 1831 (LACERTIDAE, SAURIA)

© 2024 г. И. В. Доронин^{а,*}, М. А. Доронина^а, К. Ю. Лотиев^{б,с},
С. А. Луконина^д, Л. Ф. Мазанаева^е, К. Д. Мильто^а

^аЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^бСочинский национальный парк, Сочи, 354000 Россия

^сНациональный парк “Кисловодский”, Кисловодск, 357700 Россия

^дПензенский государственный университет, Пенза, 440026 Россия

^еДагестанский государственный университет, Махачкала, 367025 Россия

*e-mail: igor.doronin@zin.ru

Поступила в редакцию 03.07.2024 г.

После доработки 20.07.2024 г.

Принята к публикации 20.07.2024 г.

Проведен анализ 76 последовательностей гена *cytb* митохондриальной ДНК (1143 п.н.) и 27 последовательностей интрона 7 *β-fib* ядерной ДНК (483 п.н.) *Lacerta strigata* из 57 локалитетов в Абхазии, Азербайджане, Армении, Грузии, Иране и России. Особое внимание уделено ранее неисследованным популяциям Кавказа. Наши данные позволили дополнить представления о генетическом разнообразии вида. Реконструировано два типа дендрограмм филогенетических отношений, показавших идентичную топологию и наличие четырех поддержанных клад (линий) как для мтДНК, так и для объединенного с яДНК набора последовательностей – байесовская и максимального правдоподобия. На медианной сети гаплотипов *cytb* обособляются четыре гаплогруппы (кластера). Наибольшее распространение в ареале вида получили представители клад А (гаплогруппа I), наименьшее распространение – D (IV). Для известных на Кавказе ксерофильных рефугиумов герпетофауны уникальные с генетической точки зрения популяции *L. strigata* не обнаружены. Аналогичное мы видим и при сопоставлении географического распределения клад со схемой расположения рефугиумов южного Прикаспия (Гиркании). Исключение составляет Восточно-Гирканский рефугиум, где выявлены только представители наиболее дистанцированной клад D (IV). Такие обширные регионы, как Предкавказье и Закавказская депрессия, по имеющимся данным, населены представителями единственной клад каждый: А (I) и В (II), соответственно. Выявлены четыре географические области, где обитают представители нескольких клад (контактные зоны): Большой Кавказ, Эльбурс, Армянское нагорье и Западно-Туркменская низменность. Мы связываем дивергенцию филогенетической линии *L. strigata* с формированием в позднем миоцене Туркмено-Хорасанских гор и, в частности, Копетдага, а также колебаниями уровня Восточного Паратетиса. Одним из ведущих факторов внутривидовой дифференциации вида могли быть плейстоценовые регрессии и трансгрессии Каспийского бассейна. *Lacerta strigata* должна быть отнесена к гиркано-кавказской зоогеографической группе.

Ключевые слова: зеленые ящерицы, Каспийское море, Кавказ, Копетдаг

DOI: 10.31857/S0044513424110026, **EDN:** tlixjw

Полосатая ящерица, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 – единственный вид рода *Lacerta* Linnaeus, 1758, обитающий на всем протяжении южного и западного Прикаспия и практически не выходящий за пределы Кавказского экорегиона и Эльбурса (Darevskij, 1984; Tuniyev et al., 2009). Она

придерживается участков со степной, нагорно-степной и полупустынной растительностью, поселяется в зарослях по берегам водотоков, на окраинах болот и незатопленных лугов, на опушках степных лесов, проникая по долинам рек в среднегорье до высоты 2500 м над ур. м (Банников и др., 1977).

Начиная с первой половины XX в. ее филогенетическое положение неоднократно становилось предметом обсуждения. Так, Сирен (Syrén, 1924) поместил "*Lacerta viridis* var. *strigata*" среди наиболее базальных таксонов в "*Lacerta agilis-viridis-ocellata-Gruppe*". При изучении хромосомных наборов лацертидных ящериц было установлено наличие у *L. strigata* межпопуляционных хромосомных различий и, кроме того, пары мелких субметацентрических хромосом, что отличает ее кариотип от типичного для зеленых ящериц (Орлова, Орлов, 1969; Darevskij, 1984). Сравнение внешних морфологических характеристик зеленых ящериц позволило выявить у *L. strigata* ряд плезиоморфных признаков (Schmidtler, 1986), а в опытах по гибридизации она продемонстрировала наибольшую репродуктивную изоляцию от других видов рода (Rykena, 1996). Ройтберг (Roytberg, 1994) полагал, что отсутствие внутривидовой морфологической дифференциации у *L. strigata* может означать ее более позднее по сравнению с чрезвычайно варибельной и образующей множество подвидов и морфотипов прыткой ящерицей (*L. agilis* Linnaeus 1758) обособление или, по крайней мере, расселение; по другой версии этого автора, более низкая степень фенетической дифференциации полосатой ящерицы, проявляющаяся как на микро-, так и на макрогеографическом уровнях, может свидетельствовать о влиянии на ее эволюцию не только исторических процессов, но и факторов, связанных с канализованностью морфогенеза (по: Шмальгаузен, 1968).

При рассмотрении вопроса генезиса герпетофауны Каспийского региона были предложены оригинальные гипотезы о филогенезе *L. strigata* и формировании ее ареала. Сирен (Syrén, 1924) считал, что центр ее видообразования находился на Иранском нагорье, откуда она проникла в центральную часть предгорий Эльбурса и затем расселилась вдоль этой горной цепи на восток и запад; прохорез на Кавказе, по его мнению, проходил из западного Прикаспия. Ляйстер (1930) полагал, что "*L. viridis strigata*", напротив, возникла в Европе, а заселение территории Ирана произошло на завершающих этапах формирования ареала. Даревский (1959) обрисовал возможный путь проникновения данного вида в Севанскую котловину в Армении с юга со стороны Аракса, а Мусхелишвили (1966) — в Грузию с юга и юго-востока с территории Армении, исключив направление с юго-запада. Позже Даревский (1977) предположил, что находки полосатой ящерицы на юге Туркмении могут быть объяснены недавней колонизацией, вероятно, с территории Кавказа, где, по его мнению, происходила эволюционная радиация зеленых ящериц (Даревский, 1990). Этому же мнения придерживался и Щербак (Shcherbak, 1994). Тертышников и Высотин (1986) считали, что заселение

прыткой и полосатой ящерицами песчаных массивов Терско-Кумской низменности в Предкавказье происходило в периоды увлажнения климата в голоцене при трансформации пустыни в степи — по долинам Кумы (со Ставропольской возвышенности), Терека и северокавказской Куры (со стороны предгорий Большого Кавказа). Лотиевым и Туниевым (2017) было выдвинуто предположение о формировании современного ареала вида в голоцене и расселении *L. strigata* в Восточное Закавказье через Куринскую впадину.

Применение генетических методов позволило уточнить филогенетическое положение вида. По результатам анализа фрагмента митохондриального гена *cytb* зеленых ящериц Калябиной-Хауф и Ананьевой (2004) был сделан вывод, что *L. strigata* первой дивергировала от общего предка. В работе Годиньо с соавторами (Godinho et al., 2005), по данным анализа фрагмента генов 12S и 16S рПНК, *L. strigata* является сестринским видом для *L. agilis*, а на основании анализа гена *cytb* — сестринским для всех изученных видов рода. Ахмадзаде с соавторами (Ahmadzadeh et al., 2013a), используя набор маркеров, аналогичный набору в предыдущей работе, показал, что вид сестринский по отношению к *L. viridis* и *L. bilineata*. По данным Корнилиоса и соавторов (Kornilios et al., 2019), (*cytb*) обособление *L. strigata* произошло на первом этапе видовой радиации рода зеленых ящериц примерно 11.1 (интервал 9.1–13.7) млн лет назад.

Сабеги-Пируз с соавторами (Saber-Pirooz et al., 2021) опубликовал специальную работу о филогении *L. strigata* (*cytb*, 12S, C-mos и β -фибриноген) и влиянии плейстоценовых климатических флуктуаций на его генетическое разнообразие. Согласно полученным данным, образцы из восточной части ареала сформировали отдельную региональную "восточную" кладу, а другие особи из центральной и западной частей ареала — "западную" кладу, которая разделилась на две плохо обособленные субклады (a и b); по их расчетам *L. strigata* первой отделилась от общего предка зеленых ящериц 10.6 (интервал 8.20–12.93) млн лет назад. Возраст внутривидовой дивергенции оценивается в 1.1 (0.57–1.58) млн лет. Отметим, что верификация предложенных выше гипотез и построений осложняется полным отсутствием находок вида в палеонтологической летописи.

В процитированных публикациях последних двух десятилетий основной материал для исследований был собран на территории Ирана, тогда как филогеография и филогенетические взаимоотношения популяций Кавказского перешейка остаются недостаточно изученными. Следует отметить, что в пределах Кавказского экорегиона (включающего в себя часть территорий северного Ирана

и северо-восточной Турции) находится большая часть области распространения и точек регистрации *L. strigata*: согласно составленному нами кадастру здесь выявлено более 95% находок вида. Наличие здесь рефугиумов герпетофауны (в границах пяти из них обитает *L. strigata*) (Tuniyev, 1995; Tuniyev et al., 2019) может указывать на возможность обнаружения уникальных с генетической точки зрения популяций. Особый интерес в этом отношении представляют изолированный анклав на Черноморском побережье в Абхазии (между ним и ближайшими известными точками обнаружения полосатой ящерицы в Закавказье примерно 200 км) (Рудик, 1986; Доронин и др., 2018) и популяции Терско-Кумской низменности. На Кавказе мы можем ожидать обнаружение рефугиума, свидетельствующего о древней колонизации региона, либо подтверждение относительно недавнего расселения вида.

Ранее, по результатам исследований внешней морфологии, предлагалось рассматривать группы популяций полосатой ящерицы Кавказского перешейка и Эльбурса в качестве самостоятельных подвидов (Cyrén, 1924, 1933; Darevskij, 1984; Schmidtler, 1986), что также требует проверки.

На значительной части ареала полосатая ящерица — один из самых массовых видов рептилий, плотность населения которого достигает десятков и даже сотен особей на гектар (Банников и др., 1977; данные авторов). Однако на периферии области распространения численность ее популяций заметно снижается. По этой причине в ряде регионов виду был присвоен охранный статус, или поднят вопрос о его включении в перечень охраняемых таксонов: это относится к территории Калмыкии (Ждокова, 2013), Краснодарского края (Островских, 2017) и Туркменистана (Шестопал, Рустамов, 2018). К этому списку следует добавить изолированные абхазские популяции. Полученные сведения по генетическому разнообразию позволят оценить их уникальность и будут способствовать выработке мер по охране.

Целью данной работы было проведение генетического анализа особей полосатой ящерицы с территорий, ранее не охваченных пунктами отбора проб, сопоставление новых данных с результатами предыдущих исследований и существующими гипотезами по истории формирования ареала вида. Поскольку ряд полученных проб *L. strigata* происходит из зоны симпатрии с *L. agilis*, была изучена и возможность гибридизации этих видов в природных условиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выделения геномной ДНК использованы части регенерированных хвостов или фаланги пальцев передних конечностей ящериц, фиксированные в 96% этаноле. 39 ваучерных экземпляра и фрагменты из тканей хранятся в коллекции лаборатории герпетологии Зоологического института РАН (ZISP и ZISP TS). В филогенетический анализ были включены 76 последовательностей митохондриального гена цитохрома *b* (*cytb*, 1143 п.н.) и 27 последовательностей участка ядерного гена интрона 7 бета-фибриногена (β -*fib*, 483 п.н.) из 57 локалитетов (табл. 1, рис. 1). Из них 48 получены в ходе проведения исследований, а 55 взяты из GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/>). Как было указано выше, эти генетические маркеры ранее уже были использованы в исследованиях филогении и филогеографии вида.

Выделение тотальной ДНК было проведено стандартным солевым методом с лизированием протеиназой К (Aljanabi, Martinez, 1997). Для амплификации *cytb* использована пара праймеров GluDG 5' — GCC CCA AAA TAA GGA GAT GG — 3' и ThR5' — TAG TGA TGG GGG ATT AAA GC — 3' (Marzahn et al., 2016; Кукушкин и др., 2020) при следующих условиях: 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 участка β -*fib* использована пара праймеров FIB-B17U5' — GGA GAA AAC AGG ACA ATG ACA ATT CAC — 3' и FIB-B17L 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) и конечная элонгация 72°C (5 мин).

Реакционная смесь для ПЦР (25 мкл) содержала 50–100 нг ДНК, 0.5 мкМ каждого праймера, 0.2 мМ dNTPs, 1.5 мМ MgCl₂, 2.5 мкл 10× ПЦР 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).

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 комбинированного набора последовательностей мт и яДНК был использован метод ML в программе

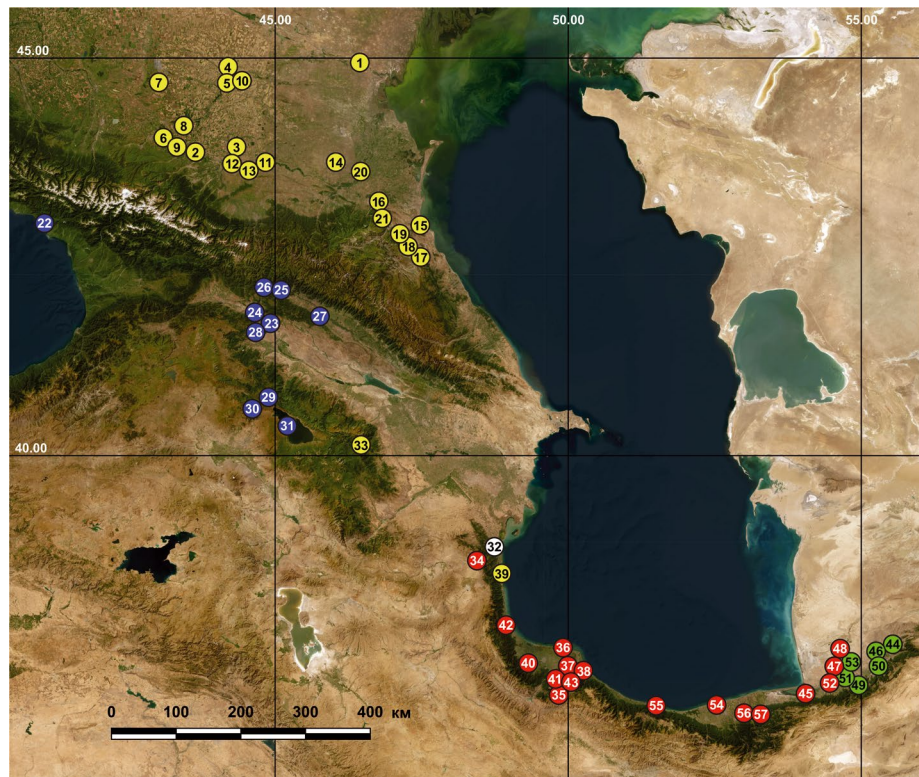


Рис. 1. Пункты сбора экземпляров *Lacerta strigata*, использованных для молекулярно-генетического анализа. Митохондриальные клады: А – желтые, В – синие, С – красные, D – зеленые. Белым цветом обозначен локалитет (№ 32), откуда имеется только последовательность β -fib. Нумерация и буквенные обозначения соответствуют таковым в табл. 1.

RAxML (Стаматакис 2016) через CIPRES Science Gateway V. 3.3 (http://www.phylo.org/sub_sections/portal/) (Miller et al., 2010). Мы использовали инструмент RAxML-HPC BlackBox с 10000 итераций начальной загрузки и последующим поиском ML с использованием алгоритма General-Time-Reversible (GTR), гамма-распределенными скоростями замещения (GTR+G) для каждого раздела независимо. Для ВА использованы 5 млн генераций; статистическая надежность узлов ML-деревьев оценена путем бутстреп анализа (1500 псевдо-реплик). 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 осуществлен в программе MrModeltest 2.4 (Nylander, 2004) с использованием информационного критерия Акаике (AIC): для *cytb* – GTR+G, для β -fib – GTR+G.

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 Таджимы (Tajima's D) и тест на нейтральность Φ (Fu's F_s). Генетические дистанции (p -дистанции) вычисляли в программе MEGA X.

Для выделения таксономических границ по молекулярно-генетическим признакам были применены алгоритмы ASAP (Automated simultaneous analysis phylogenetics) (Sarkar et al., 2008) и ABGD (Automatic barcode gap discovery) (Puillandre et al., 2012). Они позволяют обозначить условные молекулярные операционные таксономические единицы (Molecular phylogenetic taxonomic units, MOTU), представляющие собой монофилетические клады неопределенного ранга.

Таблица 1. Коллекционные экземпляры и тканевые пробы *Lacerta strigata*, использованные при молекулярно-генетическом анализе

Номера локалитетов на Рис. 1	Локалитеты	Коллекционные номера	Номера в Genbank		Клады <i>cytb</i>	Номера гаплотипа <i>cytb</i>	Даты сбора	Коллекторы	Источники информации	Географические координаты	Высоты, м над ур. м.
			<i>cytb</i>	β - <i>fib</i>							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Россия, Калмыкия, Черно- земельский р-н, Сур-ша Охотничье	ZISP TS3028	OQ914981	—	A	Нар 1	22.05.2021	Р.А. Горелов	Данная пу- бликация	46.4442, 44.9392	—20
2	Россия, Ставропольский кр., Кировский р-н, ст-ца Старопапловская	ZISP 29867	OQ914982	—	A	Нар 1	14.05.2018	И.В. Доронин, М.А. Доронина	»	43.6398, 43.8458	330
		ZISP 29868	OQ914983	—		Нар 1					
		ZISP 29869	OQ914984	OQ915466		Нар 1					
		ZISP TS2980	OQ914985	—		Нар 17	27.06.2020	М.А. Доронина			
		ZISP TS2932	OQ914986	—		Нар 1	24.06.2020				
3	Россия, Ставропольский кр., Курский р-н, окр. пос. Балтийский, у пруда	ZISP TS2933	OQ914987	—		Нар 1					
		ZISP 30275	OQ914988	—	A	Нар 7	13.08.2018	И.В. Доронин	»	44.3407, 43.8862	190
4	Россия, Ставропольский кр., Буденновский р-н, бе- рег оз. Буйвола	ZISP 30276	OQ914989	—		Нар 1					
		ZISP TS2912	OQ914990	OQ915467	A	Нар 1	30.05.2017	»	»	44.1986, 44.7935	90
5	Россия, Ставропольский кр., Буденновский р-н, с. Орловка	—	MW592674	—	A	Нар 1	—	—	Saberi-Pirooz et al., 2021	44.1746, 44.6915	110
6	Россия, Ставропольский кр., г. Пятигорск, пгт Горя- чеводский	—	MW592673	MW591732	A	Нар 1	—	—	»	43.0921, 44.0235	500
7	Россия, Ставропольский кр., Александровский р-н, с. Александровское	ZISP 31115	OQ914991	—	A	Нар 1	11.08.2020	И.В. Доронин	Данная пу- бликация	43.0149, 44.6985	350
8	Россия, Ставропольский край, Георгиевский р-н, г. Георгиевск	ZISP TS2910	OQ914992	OQ915468	A	Нар 9	29.05.2019	»	»	43.4401, 44.1701	330
9	Россия, Ставропольский кр., Кировский р-он, СВ ст-цы Зольская, русло р. Золка	ZISP 31093	OQ914993	—	A	Нар 8	31.07.2020	И.В. Доронин, М.А. Доронина	»	43.3246, 43.9080	505
10	Россия, Ставропольский кр., Буденновский р-н, с. Прасковья	ZISP TS2929	OQ914994	—	A	Нар 1	14.07.2020	К.Ю. Лотиев, К.Д. Мильто	»	44.2004, 44.7184	160
11	Россия, Ставропольский кр., Курский р-н, ст-ца Стедереvская	ZISP TS2921 ZISP TS2922	OQ914995 OQ914996	— —	A	Нар 10 Нар 1	02.07.2020	»	»	44.8356, 43.7215	120

Продолжение таблицы 1.

Номера локалитетов на Рис. 1	Локалитеты	Коллекционные номера	Номера в Genbank		Клады <i>cytb</i>	Номера гаплотипа <i>cytb</i>	Даты сбора	Коллекторы	Источники информации	Географические координаты	Высоты, м над ур. м.
			<i>cytb</i>	<i>β-fib</i>							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
12	Россия, Северная Осетия – Алания, Моздокский р-н, ст-ца Новосетинская	ZISP TS2923	OQ914997	–	A	Нар 11	03.07.2020	»	»	44.3951, 43.7034	150
13	Россия, Северная Осетия – Алания, Моздокский р-н, окр. пос. Малгобек	ZISP TS2924	OQ914998	–	A	Нар 12	04.07.2020	»	»	44.4510, 43.6198	210
14	Россия, Чечня, Шелков- ский р-н, ур-ще Киссык	ZISP 24667	OQ914999	OQ915469	A	Нар 3	29.06– 01.07.2008	К.Ю. Лотиев	»	46.0339, 43.7224	40
15	Россия, Дагестан, г. Ма- хачкала, окр. пос. Тарки, склон горы Тарки-Тау	ZISP 30280 ZISP 30283	OQ915000 OQ915001	– –	A	Нар 1 Нар 18	10.09.2018	Л.Ф. Мазана- ева	»	47.4769, 42.9396	400
16	Россия, Дагестан, Кизи- лортовский р-н, окр. с. Новое Гадари	ZISP 22036	OQ915002	OQ915470	A	Нар 1	22.04.2001	З.С. Исмаи- лова	»	46.7688, 43.1880	130
17	Россия, Дагестан, Карабу- дахкентский р-н, хр. Чон- катау	ZISP TS2981	OQ915003	–	A	Нар 1	17.07.2020	Л.Ф. Мазана- ева	»	47.4498, 42.5393	910
18	Россия, Дагестан, Буйнак- ский р-н, с. Буглен	ZISP TS2988	OQ915005	–	A	Нар 13	14.07.2020	»	»	47.2025, 42.7468	530
19	Россия, Дагестан, Буйнак- ский р-н, окр. с. Буглен	ZISP TS2984	OQ915004	–	A	Нар 13	14.07.2020	»	»	47.1946, 42.7587	580
20	Россия, Дагестан, Бабаюр- товский р-н, кутан Ургула (= Ургулай, Ургалай) Цума- динского р-на	ZISP TS2985 ZISP TS2986 ZISP TS2987	OQ915006 OQ915007 OQ915008	– – –	A	Нар 16 Нар 14 Нар 1	19– 22.06.2020	»	»	46.4590, 43.6058	0
21	Россия, Дагестан, Казбе- ковский р-н, пгт Дубки	ZISP TS2990	OQ915009	–	A	Нар 1	14.07.2020	»	»	46.8265, 43.0249	860
22	Абхазия, г. Сухум (= Суху- ми), устье р. Келасури	ZISP 23570	OQ915010	–	B	Нар 2	19.04.2006	К.Д. Мильго, М.В. Пестов	»	41.0644, 42.9718	0
23	Грузия, г. Тбилиси	–	LN835024	–	B	Нар 4		С. Kehlmaier	Marzahn et al., 2016	44.7867, 41.7087	720
24	Грузия, Мхета-Мтианети, г. Мхета	ZISP 28770	OQ915011	OQ915471	B	Нар 4	06.05.2014	И.В. Доронин	Данная пу- бликация	44.7187, 41.8468	480

Продолжение таблицы 1

Номера локалитетов на Рис. 1	Локалитеты	Коллекционные номера	Номера в Genbank		Клады <i>clade</i>	Номера таплогипа <i>clade</i>	Даты сбора	Коллекторы	Источники информации	Географические координаты	Высоты, м над ур. м.
			<i>clade</i>	<i>β-fib</i>							
25	Грузия, Мхета-Мтианети, пгт Тианети	ZISP 29872	OQ915012	OQ915472	B	Нар 5	18–19.05.2018	И.В. Доронин, М.А. Доронина	»	44.9756, 42.1165	1110
		ZISP 29873	OQ915013	OQ915473							
		ZISP 29874	–	OQ915474	–	–					
		ZISP 29875	–	OQ915475	–	–					
26	Грузия, Мхета-Мтианети, окр. пгт Тианети	ZISP 29876	OQ915014	–	B	Нар 6				44.9683, 42.1298	1190
		ZISP 29877	OQ915015	–		Нар 15					
27	Грузия, Кахетия, окр. с. Ахашени	–	MN974536	–	B	Нар 30	–	–	Saberi-Pirooz et al., 2021	45.7616, 41.7972	370
28	Грузия, Квемо-Картли, с. Асурети	–	MN974535	MW591723	B	Нар 29	–	–	»	44.6654, 41.5940	760
29	Армения, Тавушская обл., г. Дилижан	–	MN974527	–	B	Нар 24	–	–	»	44.8863, 40.7587	1200
30	Армения, Котайкская обл., окр. с. Горгоч	–	MN974530	–	B	Нар 36	–	–	»	44.6089, 40.6094	1870
31	Армения, Гехаркуникская, окр. с. Норатуз (= Норатус, Норатуз)	–	MW592672	–	B	Нар 4	–	–	»	45.2092, 40.3881	1920
32	Азербайджан, Ленкоранский р-н, пгт Истису (= Исти-су, Кировск)	ZISP 22085	–	OQ915476	–	–	2001	С.Н. Литвинчук	Данная публикация	48.7406, 38.7961	0
33	Азербайджан, Кельбаджарский р-н, с. Гетаван		MN974520	MW591731	A	Нар 21	–	–	Saberi-Pirooz et al., 2021	46.4645, 40.1309	810
34	Иран, Ардебиль, Талышский хребет, окр. д. Фетх-мексуд	–	MN974524 MN974525	MW591724	C	Нар 23	–	–	»	48.4428, 38.6124	2330
35	Иран, Гилян, окр. д. Диарджан	ZISP TS3036	OQ915016	OQ915477	C	Нар 20	25.06.2022	К.Д. Мильто	Данная публикация	50.0120, 36.8799	1388
36	Иран, Гилян, национальный парк Буджаг	–	MN974521	MW591727	C	Нар 22	–	–	Saberi-Pirooz et al., 2021	49.9115, 37.4421	–20
37	Иран, Гилян, окр. д. Ширин Ниса (= Шир Неса, Ширнеса)	–	MN974522	–	C	Нар 20	–	–	»	50.0607, 37.1422	90
38	Иран, Гилян, окр. д. Халифе Махалле	–	MN974523	–	C	Нар 20	–	–	»	50.2256, 37.1294	–10
39	Иран, Гилян, г. Астара	–	MN974533 MW592675	MW591725	A	Нар 28 Нар 21	–	–	»	48.8666, 38.4333	–20

Окончание таблицы 1

Номера локалитетов на Рис. 1	Локалитеты	Коллекционные номера	Номера в Genbank		Клады <i>cytb</i>	Номера гаплотипа <i>cytb</i>	Даты сбора	Коллекторы	Источники информации	Географические координаты	Высоты, м над ур. м.
			<i>cytb</i>	<i>β-fib</i>							
40	Иран, Гилян, г. Фуман (= Фуман, Фауман)	—	MN974537	—	C	Нар 20	—	—	»	49.3183, 37.2313	30
41	Иран, Гилян, в окр. водопада Лоунек (= Лоунек)	—	MN974539	—	C	Нар 19	—	—	»	49.8513, 37.0160	970
42	Иран, Гилян, окр. д. Баладе (Бала Дех)	—	MW592676 MW592677	— —	C	Нар 33 Нар 34	— —	— —	»	48.9396, 37.7459	20
43	Иран, Гилян, 5 км С д. Омам	—	MW592678 MW592679	— —	C	Нар 20	— —	— —	»	50.0749, 36.9375	1860
44	Иран, Голестан, окр. д. Тамер-э Кара Кузи (= Тамер, Темир)	—	MN974531 MW592690	MW591736 MW591737	D	Нар 27 Нар 32	— —	— —	»	55.5043, 37.4868	110
45	Иран, Голестан, окр. д. Карасу	—	MN974532	MW591729	C	Нар 22	—	—	»	54.0498, 36.8162	—30
46	Иран, Голестан, окр. д. Агалар, вхр. на р. Горган	—	MN974538	MW591735	D	Нар 31	—	—	»	55.3195, 37.3652	60
47	Иран, Голестан, окр. г. Анбар Олум (= Анбаролом, Эмбаролом)	—	MW592686	MW591726	C	Нар 22	—	—	»	54.6066, 37.1350	0
48	Иран, Голестан, берег оз. Уллоголь (=Алмаголь)	—	MW592680	—	C	Нар 25	—	—	»	54.6387, 37.4281	10
49	Иран, Голестан, окр. д. Кушкорпи	—	MW592681 MW592683	— —	D	Нар 31	— —	— —	»	54.8547, 36.9839	60
50	Иран, Голестан, окр. с. Пашмак Панаде	—	MW592682	—	D	Нар 31	—	—	»	55.2612, 37.2177	60
51	Иран, Голестан, трасса между д. Учтеле (= Уш-Теле) и д. Хивали (= Хейвали)	—	MW592684 MW592685	MW591733 —	D	Нар 31	—	—	»	54.6909, 37.0620	10
52	Иран, Голестан, окр. д. Сакар Йелки	—	MW592687	—	C	Нар 26	—	—	»	54.5277, 37.0136	—10
53	Иран, Голестан, окр. д. Йолме Салиан, вхр. Вошмгер	—	MW592688 MW592689	MW591734 —	D	Нар 35 Нар 31	— —	— —	»	54.7287, 37.1949	10
54	Иран, Мазендеран, окр. г. Феридункенар	—	MN974526	—	C	Нар 22	—	—	»	52.5314, 36.6612	—20
55	Иран, Мазендеран, г. Ноушехр	—	MN974528	MW591730	C	Нар 26	—	—	»	51.5009, 36.6516	20
56	Иран, Мазендеран, окр. заказника Семесканде	—	MN974529	MW591728	C	Нар 22	—	—	»	53.1322, 36.5477	60
57	Иран, Мазендеран, д. Зарринабаде Софла	—	MN974534	—	C	Нар 22	—	—	»	53.1864, 36.5314	160

Анализ проводили с использованием следующих параметров: $P_{\min}$ (минимальная априорная дистанция) = 0.01, $P_{\max}$ (максимальная априорная дистанция) = 0.1, X (относительная ширина интервала) = 0.5; была использована матрица попарных K80-дистанций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Все новые последовательности депонированы в GenBank (NCBI) под номерами OQ914981–OQ915016 и OQ915467–OQ915477.

76 последовательностей гена *cytb* образуют 36 гаплотипов. Выявлены 49 (4.3% от общей длины фрагмента) вариабельных позиций, из них 29 (2.5%) — парсимониинформативные. Соотношение транзиций к трансверсиям составило 6.96. Показатели генетического разнообразия в выборке даны в табл. 2.

27 последовательностей гена β -*fib* *L. strigata* образуют 7 гаплотипов. Выявлены 7 (1% от общей длины фрагмента) вариабельных позиций, из них — 5 (0.71%) парсимониинформативные. Соотношение транзиций к трансверсиям составило 1.37. Показатели генетического разнообразия в выборке: $S = 7$, $\eta = 9$, $h = 0.42 (\pm 0.08)$, $\pi = 0.002 (\pm 0.001)$, $K = 0.917$, Tajima's $D = -1.48$ ($p > 0.1$), Fu's $F_s = -1.33$ ($p > 0.1$).

По результатам реконструкции филогенетических взаимоотношений представителей этого вида (*cytb* и *cytb* + β -*fib*) были получены дендрограммы с идентичной топологией, на которых можно выделить четыре поддержанные клады (рис. 2, 3). Минимальная величина некорректированных генетических дистанций (p -distance) выявлена меж-

иерархический подход¹, то в нашем случае мы также получим деление на две клады, одна из которых образована тремя субкладами.

На полученной медианной сети гаплотипов *cytb* (рис. 4) можно обозначить четыре гаплогруппы (кластера). Наиболее удалена от всех прочих гаплогруппа IV: от I она отдалена на 23 нуклеотидные замены, от II — на 24, от III — на 16. В отличие от сети по *cytb* различия между гаплотипами β -*fib* представлены в основном одномутационными переходами, при этом предсказанные гаплотипы практически отсутствуют (рис. 5). Сеть показала консервативный характер данного маркера вследствие его относительно низкой изменчивости.

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 недостаточное для того, чтобы накопились значительные различия между нуклеотидными последовательностями (Абрамсон, 2007). О возможном недавнем расселении полосатой ящерицы могут свидетельствовать также низкие значения других показателей генетического разнообразия (S , η , K). Минимальные показатели гаплотипического и нуклеотидного разнообразия выявлены в кладе D. Отрицательные значения тестов на нейтральность Tajima's D и Fu's F_s (хотя они не являются статистически значимыми) также могут свидетельствовать об экспансивном росте популяции в прошлом и/или положительном отборе (Fu, 1997; Grant, 2015).

В нашем исследовании изменчивости фрагмента митохондриального гена первой субъединицы

Таблица 2. Показатели генетического разнообразия в изученной выборке *Lacerta strigata* по данным анализа последовательностей фрагмента гена *cytb* (1143 п.н.)

Клады	n	S/η	h	π	K	Tajima's D	Fu's F_s
A	34	16/16	0.62 ± 0.10	0.002 ± 0.0004	1.32	-2.20 ($p < 0.01$)	-3.11 ($p < 0.05$)
B	12	8/8	0.77 ± 0.13	0.002 ± 0.0005	1.61	-1.57 ($p > 0.1$)	-1.49 ($p > 0.1$)
C	20	11/11	0.83 ± 0.06	0.002 ± 0.0005	2.13	-1.11 ($p > 0.1$)	-1.20 ($p > 0.1$)
D	10	3/3	0.38 ± 0.18	0.001 ± 0.0004	0.6	-1.56 ($0.1 > p > 0.05$)	-1.78 ($p > 0.1$)
Общее	76	49/49	0.90 ± 0.02	0.01 ± 0.001	7.83	-0.71 ($p > 0.1$)	-2.04 ($0.1 > p > 0.05$)

Примечания. n — объем выборки, S — общее количество полиморфных позиций, η — общее количество замен, h — разнообразие гаплотипов, π — разнообразие нуклеотидов на сайт, K — среднее количество нуклеотидных замен, Tajima's D — значение теста Таджимы, Fu's F_s — значение теста на нейтральность Фу.

ду клдами A и B (0.53%), максимальная — между A и D (2.95%) (табл. 3). Как было сказано выше, ранее для *L. strigata* было известно две клады с двумя субкладами (Saber-Pirooz et al., 2021); если применить использованный данными авторами

¹ В настоящее время нет единого подхода при описании филогенетических деревьев. Так, термины “клада” и “подклада” (к этому перечню необходимо добавить и термин “линия”) обозначают монофилетическую группу организмов, содержащую общего предка и всех его прямых потомков, т.е. всю ту же “кладу” (Cracraft, Donoghue, 2004).

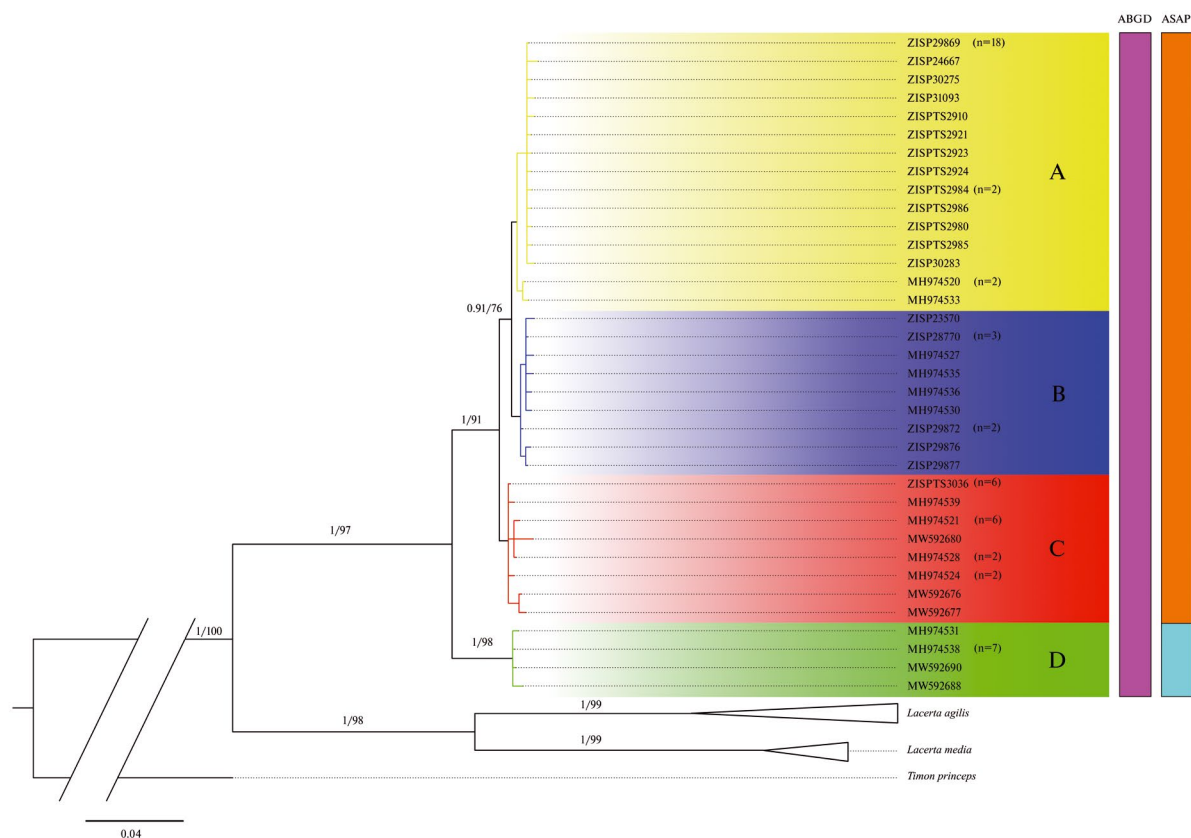


Рис. 2. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta strigata* по результатам анализа гена *cytb* (1143 п. н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстреп-поддержки (BA/BS). Буквенные обозначения клад соответствуют таковым в табл. 1 и 2. В двух столбцах разными цветами указаны выделенные молекулярные операционные таксономические единицы (MOTU).

Таблица 3. Средние генетические *p*-дистанции (%) (под диагональю) и их стандартные отклонения (над диагональю) между кладами *Lacerta strigata* по данным анализа последовательностей фрагмента гена *cytb* (1143 п. н.)

Клады	A	B	C	D
A		0.22	0.30	0.60
B	0.53		0.26	0.58
C	0.84	0.72		0.53
D	2.95	2.80	2.33	

цитохром оксидазы (*COI*) для *L. strigata* также были получены минимальные среди зеленых ящериц Кавказа и сопредельных территорий показатели генетического разнообразия (Доронина и др., 2023).

Анализ ASAP/ABGD показал наличие четкого разрыва между значениями популяционной изменчивости (threshold distance = 1.40%, barcoding gap = 3.40%). Применение данных алгоритмов позволило выявить в объеме *L. strigata* соответственно

две и одну монофилетическую MOTU (рис. 2). В первом случае была делимитирована клада D.

В семи изученных синтопичных и симпатричных популяциях *L. agilis* и *L. strigata* (Абхазия: г. Сухум; Россия: с. Александровское, станица Зольская, г. Махачкала, г. Пятигорск, станица Старопавловская; Грузия: поселок городского типа Тианети) генетические признаки межвидовой гибридизации (заимствование мтДНК, гетерозиготность по яДНК) не обнаружены. Это подтверждает выводы Ройтберга (1982), сделанные на основе изучения внешней морфологии, об отсутствии скрещивания данной пары видов в природе.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании анализа филогенетических дендрограмм и медианной сети гаплотипов *cytb*, на которых клада D или IV группа гаплотипов занимает базальное положение, можно предположить, что обособление вида связано с областью в юго-восточном Прикаспии, прилегающей к Копетдагу, либо с Туркмено-Хорасанскими горами в более широком

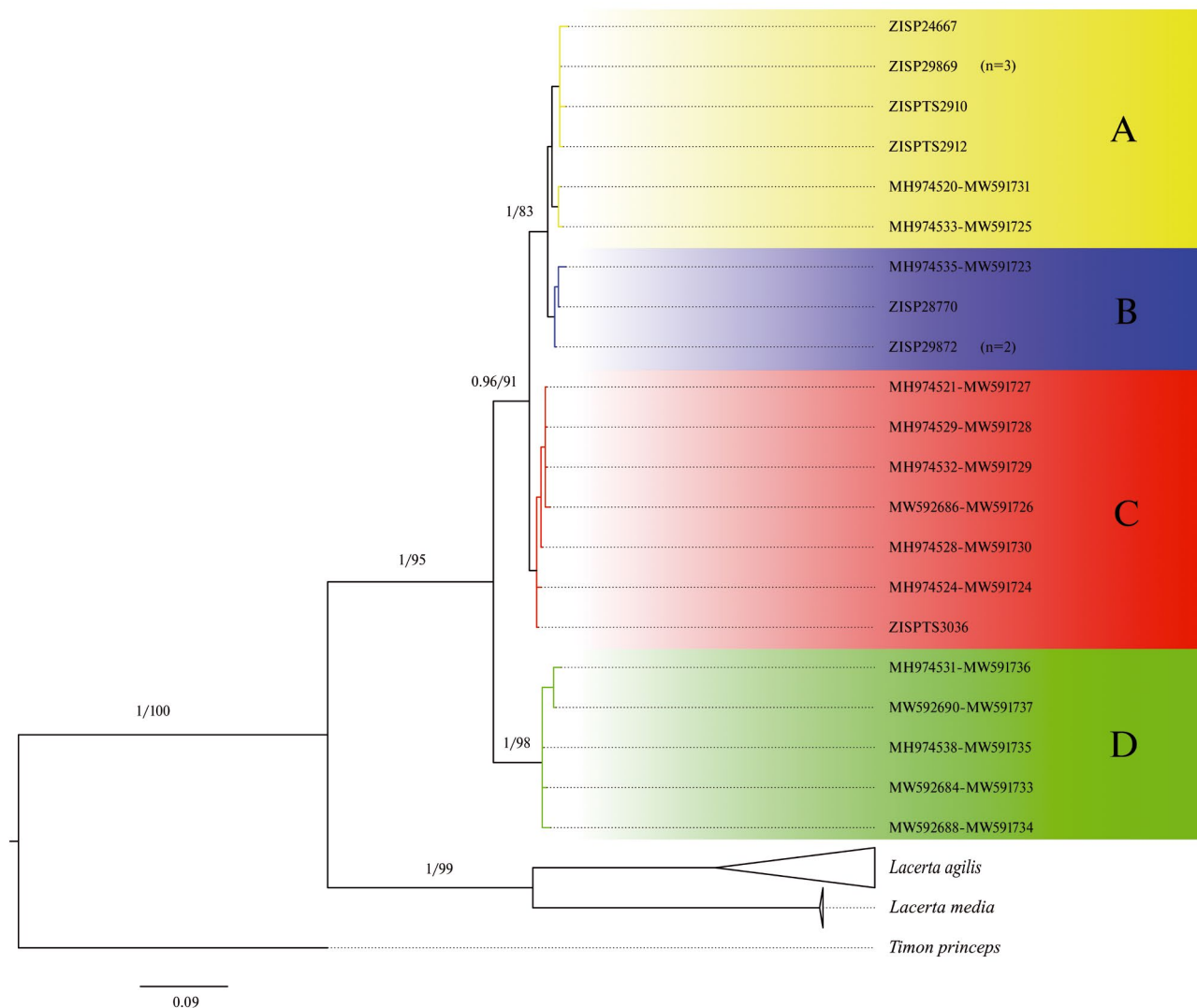


Рис. 3. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta strigata* по результатам анализа *cytb* + *β-fib* (1626 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстрэп-поддержки (BA/BS). Буквенные обозначения клад соответствуют таковым в табл. 1 и 2.

смысле. Начало формирования этих гор относят к позднему миоцену (9.75–7.65 млн лет) — к эпохе альпийского орогенеза (Sborshchikov et al., 1981). В это время происходила и дивергенция филогенетической линии *L. strigata* (Kornilios et al., 2019; Saberi-Pirooz et al., 2021). Эта датировка также соответствует ранней дивергенции ряда других групп рептилий в Западной и Центральной Азии и предполагает параллелизм в эволюции региональной биоты, обусловленный изменениями окружающей среды (Guo et al., 2004; Jablonski et al., 2023).

Наряду с орогенезом, значительные по своему масштабу и притом частые колебания уровня Восточного Паратетиса в позднем миоцене, захватывающие и территории современного юго-восточного

Прикаспия (Palcu et al., 2021), также могли быть причиной обособления вида. Обозначенная территория формирования вида не подвергалась полному затоплению водами Акчагыльского и Апшеронского трансгрессивных бассейнов (Popov et al., 2004, 2006; Свиточ, 2015, 2016), а горное оледенение в горах Копетдага в плейстоцене и позже имело незначительный масштаб (Думитрашко, 1982; Селиванов, 1984). Вероятно, это позволило сохраниться наиболее генетически обособленной кладе вида. Известно, что Копетдаг характеризуется выраженным эндемизмом пресмыкающихся (Даревский, 1981; Shcherbak, 1994). На примере филогении и филогеографии скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1999 (Ahmadzadeh et al., 2013)

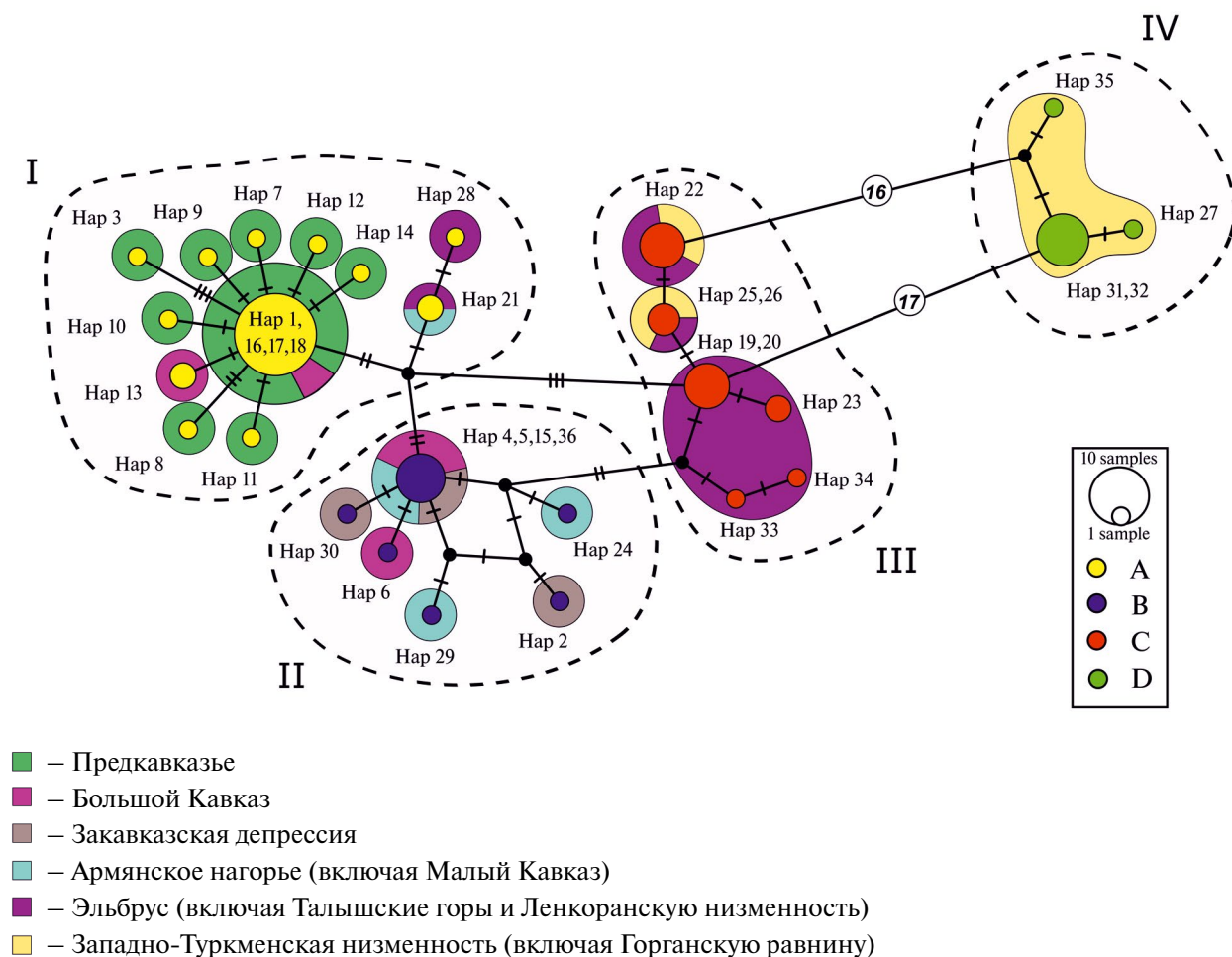


Рис. 4. Медианная сеть гаплотипов *cytb* представителей *Lacerta strigata* (1143 п.н.). Каждый цветной кружок — уникальный гаплотип; размер значка пропорционален встречаемости в выборке, его цвет соответствует цвету клады на Рис. 1 и 2. Соединительные линии — вероятные эволюционные связи, засечки — нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий — предсказанные гаплотипы. Цветной заливкой обозначены географические регионы. Пунктирной линией ограничены группы гаплотипов. Римские цифры — номера гаплогрупп.

и кавказского щитомордника, *Gloydus caucasicus* (Nikolsky, 1916) (Asadi et al., 2019) было показано значение восточной части Эльбурса и Копетдага как центра видообразования и рефугиума. По-видимому, с данной территории в плейстоцене полосатая ящерица по горной цепи Эльбурса (клада С / гаплогруппа III) проникла на Кавказ, что было показано в предшествующей публикации (Saber-Pirooz et al., 2021). Это противоречит гипотезе о кавказском происхождении вида, т.е. его расселении с запада на восток.

По нашему мнению, одним из ведущих факторов внутривидовой дифференциации полосатой ящерицы (наряду с климатическими флуктуациями (Saber-Pirooz et al., 2021)) стали изменения бассейна Каспия (т.е. наличие/отсутствие географических преград), в частности — тюркская

регрессия. Ее начало (0.78 млн лет назад, ранний неоплейстоцен) (Янина, 2012) хронологически совпадает с расхождением клад по данным молекулярных часов (Saber-Pirooz et al., 2021). До этого в период существования акчагыльского бассейна расселение вида могло препятствовать затоплению современной территории Южного и Западного Прикаспия (Popov et al., 2006; Van Baak et al., 2019).

Клады А и В, судя по сети гаплотипов, произошли от клады С. Скорее всего, их дивергенция началась на юго-западном побережье Каспийского моря. Два из найденных в этом районе гаплотипов (Hap 19 и 20) выступают вероятными предками для них. В пользу этого предположения говорит как моделирование области распространения вида в последний ледниковый максимум (Last Glacial Maximum, около 21 тыс. лет назад)

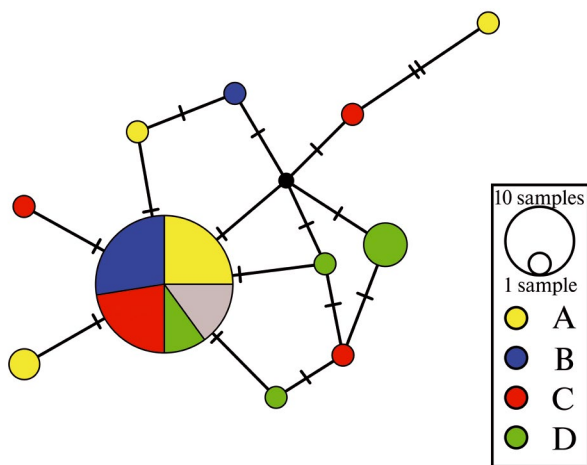


Рис. 5. Медианная сеть гаплотипов β -*fib* представителей *Lacerta strigata* (483 п. н.). Каждый цветной кружок — уникальный гаплотип; размер значка пропорционален встречаемости в выборке, его цвет соответствует цвету клады на Рис. 1 и 2. Соединительные линии — вероятные эволюционные связи, засечки — нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий — предсказанные гаплотипы.

(Saber-Pirooz et al., 2021), так и его высотные предпочтения (Доронина и др., 2022a).

Можно предполагать, что параллельно с заселением Армянского нагорья, Закавказской депрессии и южного макросклона Большого Кавказа (В/II), через Восточный Кавказ шло вселение вида в Предкавказье и на северный склон Большого Кавказа (А/І). Последний путь миграции был неоднократно показан для ряда таксонов и отдельных эволюционных линий рептилий (Мазанаева, Орлова, 2009; Мазанаева, Туниев, 2011; Jablonski et al., 2023). Расширению ареала полосатой ящерицы на Северном Кавказе могла способствовать аридизация климата раннего голоцена (около 11.7–7.8 тыс. лет), когда происходила обширная инвазия ксерофитов с Северо-Восточного Кавказа (Тайсумов и др., 2018). На быстрый темп этого процесса указывает наличие выраженного звездообразного кластера сети гаплотипов, состоящего из выборок с территории Предкавказья и северного макросклона Большого Кавказа. Вероятно, источником колонизации в данном случае были ксерофильные рефугиумы Дагестана — первый сохранился на Каспийском побережье предгорного Дагестана, второй включает в себя семиаридные среднегорные котловины между Боковым и Скалистым хребтами, часть которых расположена в Дагестане (Гунибская и Ботлихская); в настоящее время *L. strigata* населяет оба рефугиума, а распространенные в пределах Северо-Восточного Кавказа

гаплотипы (Нар 1, 16–18) формируют ядро звездообразного кластера сети гаплотипов.

Появление *L. strigata* на Черноморском побережье (В/II) мы связываем с ксеротермическим периодом голоцена (около 4.5–2.5 тыс. лет), когда, по мнению Туниева с соавторами (Tuniyev et al., 2019), в условиях сухого и теплого климата произошло расширение ареалов средиземноморских видов флоры и фауны в пределах Черноморского рефугиума; в этот период полосатая ящерица могла заселить отроги южного макросклона Большого Кавказа вплоть до района современного Сухума, откуда по побережью достигла Пицундского мыса. Дальнейшее похолодание и рост количества осадков (Векуа и др., 1991) должны были привести к вымиранию популяций этого ксерофильного и термофильного вида в Западном Закавказье, за исключением абхазского анклава.

Наибольшее распространение в ареале получили представители клады А (гаплогруппа І), обнаруженные в Предкавказье, на северо-востоке Большого Кавказа, востоке Армянского нагорья и северо-западной оконечности Эльбурса (рис. 1, 4). Для нее свойственны минимальные значения теста Таджимы и теста на нейтральность Фу (табл. 2). Отдельную подгруппу на сети внутри гаплогруппы І образовали Нар 21 и 28 (Астара, Иран). В целом мы наблюдаем слабо выраженную внутреннюю структурированность кавказских популяций, где практически все группировки, так или иначе, оказываются связанными гипотетическими гаплотипами. Наименьшую по площади область занимает клада D (IV), локализованная в пределах одного физико-географического выдела.

Сравнение географического и гаплотипического распределения (рис. 1, 4) выявило следующие зоны совместного обитания представителей разных клад/гаплогрупп (контактные зоны): Большой Кавказ (А/І на его северном макросклоне и В/II — на южном), северо-восточная часть Армянского нагорья (А/І и В/II), северо-западная часть Эльбурса (А/І и С/III) и Западно-Туркменская низменность (С/III и D/IV). Только в пределах Предкавказья и Закавказской депрессии на данный момент выявлено присутствие одной клады/гаплогруппы — А/І и В/II соответственно. Примечательно, что ранее на Армянском нагорье нами была обнаружено присутствие двух клад/гаплогрупп для другого вида зеленых ящериц — *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920 (Доронина и др., 2022).

В дальнейшем необходимо включить в анализ особей с территорий, неохваченных пунктами отбора проб (в том числе из “транзитных зон” между областями распространения эволюционных линий), что позволит детализировать историю формирования ареала. Северная граница

распространения С/III и восточная граница В/II в настоящее время не могут быть установлены по причине слабой изученности территории Азербайджана, где, предположительно, наибольшее распространение получили представители А/I.

По всей видимости, открытым останется вопрос о происхождении популяции *L. strigata*, предположительно обитавшей в районе Красноводска (на берегах Красноводского или Балханского заливов в Туркменистане), откуда вид был описан Эйхвальдом: единственная находка была сделана в 1823 г., после чего полосатую ящерицу здесь больше никогда не находили (Доронин и др., 2017). Можно предположить, что заселение восточного побережья Каспия происходило либо по предгорьям Копетдага и Большого Балхана, либо вдоль морского побережья. В пользу возможного обитания *L. strigata* в этой части Туркменистана в историческом прошлом говорят археологические свидетельства большего увлажнения восточного берега Каспийского моря (Лисицина, 1973; Кесь и др., 1980). Учитывая, что полосатая ящерица часто встречается в антропогенных ландшафтах (в частности, вдоль мелиоративных каналов, по берегам водохранилищ, в садах и т.п.), существование здесь в Средневековье разветвленной сети каналов могло способствовать ее расселению на юге Туркмении в условиях субтропического пустынного климата. Отметим, что вторая находка вида в Туркменистане после Эйхвальда была сделана на возделываемом участке – в гранатовой роще с. Акяйла в долине р. Атрек на границе с Ираном (Богданов, 1956). Дискуссионно и время появления полосатой ящерицы на Апшеронском полуострове в Азербайджане: по мнению Алекперова (1971, 1973), это произошло только после обводнения территории в 1960-х гг., однако нельзя исключать обитание здесь реликтовой популяции.

Возможен еще один сценарий хорогенеза: в период многочисленных регрессий Каспия (см. Свиточ, 2016) и образования в районе Апшеро-Прибалханской зоны поднятия сухопутного моста напрямую соединявшего район Красноводского залива и Апшеронский полуостров (Апшеронский порог) (Кленова, 1954), эта территория могла быть заселена полосатой ящерицей с запада при условии существования в этот период популяции на Апшероне. Данный коридор неоднократно указывали как один из возможных путей проникновения среднеазиатских (туранских) видов пресмыкающихся на территорию Кавказа (Даревский, 1957; Ахмедов, 1977; Тертышников, 1992). Остается вероятность и случайной интродукции ящериц в район Красноводска. Потеря голотипа и отсутствие других экземпляров с восточного берега Каспия не позволяют дать ответ на эти вопросы.

В настоящее время на Кавказе и прилегающих территориях продолжается расселение полосатой ящерицы. На вероятное современное расширение ареала вида в долине р. Кубань (Краснодарский край, вероятнее всего – А/I) указал Островских (1998). Ее проникновение в лесной пояс Талышских гор в Азербайджане в результате вырубок стали фиксировать с 1980-х гг. (Бережной, 1984); этот процесс интенсивно продолжается и в настоящее время (Кидов, Матушкина, 2016). Нами отмечены подвижки ареала в Восточной Грузии: Мусхелишвили (1966, 1970) установил, что вид был распространен в верховьях р. Иори до с. Бочорма ($h \approx 950$ м над ур. м.), при этом выше по течению в поселке городского типа Тианети ($h \approx 1140$ м над ур. м.), расположенном между Кахетинским и Картлинским хребтами на южном склоне Большого Кавказа, *L. strigata* не была отмечена (для этого локалитета автор привел только *L. agilis*). В мае 2018 г. на территории и в окрестностях Тианети полосатая ящерица (В/II) оказалась самым многочисленным видом рептилий (Doronin et al., 2019). Расселение вида, вероятно, проходило по долине р. Иори и/или по обочинам построенных вдоль русла этой реки автодорог. На Северном Кавказе за период 1982–2018 гг. полосатая ящерица (А/I) широко распространилась в пределах Терского песчаного массива вследствие зарастания песков (Лотиева, Батхиев, 2019); ранее для этой территории были известны только изолированные популяции вида (Тертышников и др., 1984). Показательно, что образец из урочища Киссык в Чечне (ZISP 24667, Нар 3) продемонстрировал на гаплотипической сети наибольшую дистанцию (три нуклеотидные замены от центрального пула) в звездообразном кластере I гаплогруппы, что свидетельствует об изоляции популяции в прошлом.

Можно предположить, что появление полосатой ящерицы в самой северной точке обнаружения в пределах Астраханской области (окрестности поселка городского типа Лиман) (Доронин и др., 2018) (вероятно, А/I) также произошло в течение последних десятилетий. Этот процесс может быть частью современного общеевропейского тренда расширения ареалов термофильных видов лацертид в северном направлении (Maier et al., 2022). Аналогичный процесс был зафиксирован на Северном Кавказе для луговых ящериц комплекса *Darevskia (praticola)* (Доронин, 2015; Доронин, Смирнова, 2022), симпатричных и синтопичных с *L. strigata* на значительной части ареала. Можно ожидать дальнейшее расселение вида на западе Прикаспийской низменности в административных границах Астраханской области и на Кубано-Приазовской низменности в Краснодарском крае.

Для обозначенных на Кавказе ксерофильных рефугиумов герпетофауны (Tuniyev, 1995; Tuniyev et al., 2019) мы не обнаружили уникальных с генетической точки зрения (значительно дивергированных внутри своей клады/гаплогруппы) популяций *L. strigata*: Предгорно-Дагестанский рефугиум, как и весь Северный Кавказ, населен представителями А/І (вероятнее всего, это относится и к рефугиумам Северо-Восточного Кавказа); Черноморский – В/ІІ, широко распространенной в Закавказье; Куро-Араксинский – А/І и В/ІІ. Аналогичную картину мы видим и при сопоставлении географического распределения клад/гаплогрупп со схемой расположения рефугиумов Гиркании (Кидов, 2022): Западно-Гирканский (Талышские горы и прилегающие западные участки Эльбурса, а также Ленкоранская низменность в пределах юго-восточного Азербайджана и иранских провинций Ардебиль и Гилян) и Центральнo-Гирканский (восточный Гилян и Мазендеран в Иране) населяют представители С/ІІІ, с незначительным присутствием на западе А/І; исключение составляет Восточно-Гирканский рефугиум (Голестан, Копетдаг в Туркменистане и Северном Хорасане), населенный представителями наиболее дистанцированной клады/гаплогруппы D/ІV.

По совокупности полученных данных можно сделать вывод о низком уровне генетического разнообразия полосатой ящерицы и об отсутствии популяций, которые можно было бы рассматривать в ранге подвидов. Для сравнения *p*-дистанции по *cytb* между признаваемыми подвидами зеленой ящерицы, *L. viridis* (Laurenti, 1768), составляет 5.3–6.9% (Marzahn et al., 2016). Генетические дистанции, как и время дивергенции клад, максимально совпадают у *L. strigata* с *L. m. media* – 1.39–2.07% и около 1 млн лет назад (Ahmadzadeh et al., 2013a; Доронина и др., 2022). Здесь мы не рассматриваем подвиды *L. agilis*, т.к. ее внутривидовая систематика нуждается в ревизии (Доронина и др., 2023).

Говоря о зоогеографическом статусе *L. strigata*, отметим, что в предшествующих публикациях ее относили к западноазиатской (Соболевский, 1929), малоазиатской (Даревский, 1957; Мухелишвили, 1966; Алекперов, 1978), средиземноморской (Anderson, 1968; Tuck, 1971; Бережной, 1984), кавказско-малоазиатской (Rustamov, Shammaikov, 1982; Шаммаиков, 2008), восточно-средиземноморской (Джафаров, 1949; Тертышников, 1977; Tuniyev, 1990) и переднеазиатской (Лотиев, Туниев, 2017) зоогеографической группе. Энгельман с соавторами (Engelmann et al., 1985) неявно связали полосатую ящерицу с Восточнокавказским рефугиумом и указали на широкое распространение вида в пределах Ближнего Востока. Киреев (1984, 1987) рассматривал ее как восточно-средиземноморский элемент и включал в группу видов кавказского

происхождения. Синдако и Еремченко (Sindaco, Jeremchenko, 2008) связали вид с европейско-средиземноморско-иранской (ирано-кавказской) переходной зоной (хоротипом). Если придерживаться подхода, согласно которому зоогеографическую идентичность таксона следует оценивать по типу (расположению) ареала, происхождению и его филогенетическому положению (Hoffmann, 2001; Боркин, Литвинчук, 2013), то полосатую ящерицу следует относить к гиркано-кавказской зоогеографической группе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Р.А. Горелову и У.А. Гичихановой за помощь в проведении исследования, О.А. Ермакову, О.В. Кукушкину и Б.С. Туниеву за продуктивное обсуждение полученных результатов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках гостемы ЗИН РАН № 122031100282-2.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспериментальные протоколы одобрены Комиссией по биоэтике ЗИН РАН (заключение № 1-3/15-06-2021).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. Т. 11. № 2. С. 307–331.
- Алекперов А.М., 1971. О распространении полосатой ящерицы на Апшеронском полуострове // Ученые записки Азербайджанского государственного университета. Серия биологических наук. № 3. С. 104–105.
- Алекперов А.М., 1973. Изменение герпетофауны Апшеронского полуострова и его основные причины // Ученые записки Азербайджанского государственного университета. Серия биологических наук. № 4. С. 46–49.
- Алекперов А.М., 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Изд-во “ЭЛМ”. 264 с.
- Ахмедов М., 1977. Азиатский гологлаз на о. Жилой Урнунс, Каспийское море // Четвертая Всесоюзная герпетологическая конференция. Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 19.

- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Шербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Бережной О. А., 1984. Ландшафтное распределение рептилий Талыша и его изменение под влиянием антропогенной нагрузки // VIII Всесоюзная зоогеографическая конференция. Ленинград, 6–8 февраля 1985 г. Тезисы докладов. М. С. 10–11.
- Богданов О. П., 1956. О нахождении полосатой ящерицы *Lacerta strigata* в Туркмении // Известия Академии наук Туркменской ССР. Т. 6. С. 87–88.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., 2013. Амфибии Палеарктики: таксономический состав // Труды Зоологического института РАН. Т. 317. № 4. С. 494–541.
- Векуа А. К., Габуния Л. К., Гогичайшвили Л. К., Джигаури Д. Г., Имнадзе З. А., Китовани Т. Г., Мамацашвили Н. С., Маруашвили Л. И., Торозов Р. И., Тушабрамишвили Д. М., Хазарадзе Р. Д., Чочиева К. И., 1991. Грузия в антропогене. Развитие компонентов ландшафта и палеогеографические реконструкции. Тбилиси: Изд-во Сакартвело. 608 с.
- Даревский И. С., 1959. Зоогеографические особенности герпетофауны бассейна оз. Севан и вероятные причины их возникновения // Известия Академии наук Армянской ССР. Биологические и сельскохозяйственные науки. Т. 12. № 10. С. 15–22.
- Даревский И. С., 1957. Туранские элементы в герпетофауне Закавказья и вероятные пути их проникновения из Средней Азии // Известия Академии наук Армянской ССР. Биологические и сельскохозяйственные науки. Т. 10. № 12. С. 69–77.
- Даревский И. С., 1977. Расширение ареалов или колебания численности? (О нахождении на юге Средней Азии ряда новых для фауны СССР видов пресмыкающихся) // Четвертая Всесоюзная герпетологическая конференция. Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов, Ленинград, 1–3 февраля 1977 г. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 77–79.
- Даревский И. С., 1981. Копет-Дагский очаг эндемичной герпетофауны и вероятные причины его формирования // Пятая Всесоюзная герпетологическая конференция. Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов, Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 47–48.
- Даревский И. С., 1990. Ящерицы рода *Lacerta* из средне-сарматских озерных отложений северного Кавказа // Рептилии горных и аридных территорий: систематика и распространение. Л.: ЗИН АН СССР. С. 139–142. (Труды Зоологического института АН СССР, т. 207.).
- Джафаров Р. Д., 1949. Пресмыкающиеся Азербайджанской ССР (*Herpetologia Azerbajdhanica*) // Труды Естественно-исторического музея им. Г. Зардаби. Вып. 3. С. 3–85.
- Доронин И. В., 2015. Материалы по распространению скальных ящериц комплекса *Darevskia (praticola)* (Sauria: Lacertidae) // Современная герпетология. Т. 15. Вып. 1/2. С. 3–38.
- Доронин И. В., Ананьева Н. Б., Барабанов А. В., Мильто К. Д., Хайрутдинов И. З., 2017. К вопросу о типовых экземплярах амфибий и рептилий из коллекции Эдуарда Эйхвальда // Материалы юбилейной отчетной научной сессии, посвященной 185-летию Зоологического Института РАН. Санкт-Петербург, Россия 13–16 ноября 2017. СПб.: ЗИН РАН. С. 77–80.
- Доронин И. В., Доронина М. А., Мильто К. Д., 2018. 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.: ЗИН РАН. С. 14–16.
- Доронин И. В., Смирнова Н. Г., 2022. О северной границе ареала *Darevskia pontica* (Lantz et Cyrén, 1918) (Sauria: Lacertidae) // Современная герпетология. Т. 22. Вып. 1–2. С. 59–64.
- Доронина М. А., Доронин И. В., Луконина С. А., Мазанова Л. Ф., Барабанов А. В., 2022. Филогеография *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920 (Lacertidae: Sauria) по результатам анализа митохондриального гена цитохрома *b* // Генетика. Т. 58. № 2. С. 177–186.
- Доронина М. А., Мазанова Л. Ф., Доронин И. В., 2022а. Анализ распространения ящериц рода *Lacerta* на северо-востоке Кавказа (Дагестан, Россия) с использованием ГИС-технологий и методов моделирования пространственного распределения // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 23–36.
- Доронина М. А., Доронин И. В., Луконина С. А., Мазанова Л. Ф., Лотиев К. Ю., Ананьева Н. Б., 2023. Применение ДНК-штрихкодирования для изучения зеленых ящериц (Sauria: Lacertidae: *Lacerta*) // Генетика. Т. 59. № 3. С. 345–355.
- Думитрашко Н. В., 1982. Проблемы палеогеографических реконструкций позднелайстенового горного оледенения (на примере горной зоны юга СССР). Отв. ред.: Величко А. А., Спасская И. И., Хотинский Н. А. Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука. С. 41–45.
- Ждокова М. К., 2013. Полосатая ящерица *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 // Красная книга республики Калмыкия. В 2-х томах. Т. 1. Животные. Элиста: ЗАО НПП “Джангар”. С. 97–98.
- Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б., 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertida, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*). СПб. 108 с. (Труды Зоологического института РАН, т. 302).
- Кесь А. С., Костюченко В. П., Лисицина Г. Н., 1980. История заселения и древнее орошение Юго-Западной Туркмении. М.: Наука. 128 с.

- Кидов А.А., 2022. Фауна, экология и охрана земноводных и пресмыкающихся Юго-Западного Прикаспия. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. М. 49 с.
- Кидов А.А., Матушкина К.А., 2016. Изменения ареалов настоящих ящериц в юго-западном Прикаспии // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология. Вып. 3. С. 50–53.
- Киреев В.А., 1984. Некоторые зоогеографические особенности герпетофауны Калмыкии // Фауна и экология животных Калмыкии и сопредельных районов. Межвузовский сборник научных трудов. Элиста: Калмыцкий государственный университет. С. 37–42.
- Киреев В.А., 1987. История формирования герпетофауны Калмыкии и ее зоогеографические особенности // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Сборник научных трудов. Ставрополь: СГПИ. С. 59–64.
- Кленова М.В., 1954. Геологическое строение Апшеронского порога Каспийского моря // Доклады Академии наук СССР. Т. 94. № 2. С. 311–314.
- 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., 2020. 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. Т. 324. № 1. С. 56–99.
- Лисицина Г.Н., 1973. Загадка Мисрианской равнины // Природа. № 7. С. 40–47.
- Лотиев К.Ю., Батхиев А.М., 2019. О деградации Туранского герпетофаунистического комплекса в Терском песчаном массиве (Восточное Предкавказье) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 2 (26). С. 115–128.
- Лотиев К.Ю., Туниев Б.С., 2017. Возможные пути и этапы формирования герпетофауны Южной Осетии // Горные системы и их компоненты: Материалы VI Всероссийской конференции с международным участием, посвященной Году экологии в России и 100-летию заповедного дела в России (Нальчик, 11–16 сентября 2017 г.). Махачкала: АЛЕФ (ИП Овчинников). С. 159–160.
- Лэйстер А.Ф., 1930. К вопросу об иранском влиянии на фауну южного Закавказья // Закавказский краеведческий сборник. Серия А. Естествознание. № 1. С. 76–92.
- Мазанова Л.Ф., Орлова В.Ф., 2009. Новые находки ящериц (Sauria: Lacertidae, Scincidae) в Дагестане // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 114. № 4. С. 63–66.
- Мазанова Л.Ф., Туниев Б.С., 2011. Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Современная герпетология. Т. 11. Вып. 1/2. С. 55–76.
- Мухелишвили Т.А., 1966. О распространении полосатой ящерицы (*Lacerta strigata* Eichwald) и средней ящерицы (*Lacerta trilineata media* Lantz et Cyren) в Восточной Грузии // Сообщения Академии наук Грузинской ССР. Т. XLIII. № 3. С. 753–756.
- Мухелишвили Т.А., 1970. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: “Мецниереба”. 235 с.
- Орлова В.Ф., Орлов В.Н., 1969. Хромосомные наборы и некоторые вопросы систематики ящериц рода *Lacerta* // Зоологический журнал. Т. XLVIII. Вып. 7. С. 1056–1060.
- Островских С.В., 1998. Расширение ареала полосатой ящерицы // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Тезисы докладов XI межреспубликанской научно-практической конференции. Краснодар, 14 апреля 1998. Краснодар: Кубанский государственный университет. С. 119.
- Островских С.В., 2017. Ящерица полосатая *Lacerta strigata* Eichwald, 1831. Отв. ред.: Замотайлов А.С., Лохман Ю.В., Вольфов Б.И. Красная книга Краснодарского края. Животные. Адм. Краснодар. края. 3-е изд. Краснодар. С. 493–494.
- Ройтберг Е.С., 1982. Оценка возможности гибридизации *Lacerta agilis* и *Lacerta strigata* (Sauria, Lacertidae) на территории Дагестана // Зоологический журнал. Т. LXI. Вып. 2. С. 249–253.
- Рудик А.М., 1986. О находке полосатой ящерицы (*Lacerta strigata* Eichwald) на Черноморском побережье Кавказа // Герпетологические исследования на Кавказе. Л.: ЗИН АН СССР. С. 187–188. (Труды ЗИН АН СССР, т. 158).
- Свиточ А.А., 2015. Палеогеография Большого Каспия // Вестник Московского университета. Серия 5. География. № 5. С. 69–80.
- Свиточ А.А., 2016. Регрессивные эпохи Большого Каспия // Водные ресурсы. Т. 43. № 2. С. 134–148.
- Селиванов Е.И., 1984. Древние морены Большого Балхана, Копетдага и средневысотных гор Центрального Ирана // Антропоген Евразии. М.: Наука. С. 136–141.
- Соболевский Н.И., 1929. Герпетофауна Талыша и Ленкоранской низменности. Опыт зоогеографической монографии // Мемуары Зоологического отделения Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Вып. 5. С. 1–143.
- Тайсумов М.А., Магомадова Р.С., Умаров М.У., Астамирова М.А.М., Абдурзакова А.С., Исраилова С.А., Халидова Х.Р., Хасуева Б.А., 2018. Условия и этапы флорогенеза ксерофильной флоры Российского Кавказа // Ботанический журнал. Т. 103. № S8. С. 10–29.

- Тертышников М.Ф., 1977. Эколого-географическая характеристика батрахо- и герпетофауны Северного Кавказа // Фауна Ставрополя. Вып. II. С. 3–25.
- Тертышников М.Ф., 1992. Пресмыкающиеся Предкавказья (фауна, систематика, экология, значение, охрана, генезис). Дис. ... докт. биол. наук. Ставрополь. 383 с.
- Тертышников М.Ф., Бадмаева В.И., Горовая В.И., Иванов В.Б., 1984. Материалы о распространении и экологии ящерицы полосатой на Северном Кавказе // Фауна и экология животных Калмыкии и сопредельных районов. Межвузовский сборник научных трудов. Элиста: Калмыцкий государственный университет. С. 85–92.
- Тертышников М.Ф., Высотин А.Г., 1986. Пресмыкающиеся Кумских песков Дагестанской АССР // Проблемы региональной зоологии. Сборник научных трудов. Ставрополь: СГПИ. С. 68–73.
- Шаммаков С.[М.], 2008. Пресмыкающиеся пустынь Туркменистана // Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 32–34.
- Шестопал А.А., Рустамов Э.А., 2018. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся Туркменистана, версия 2018 г. // Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005). СПб. – М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 31–42.
- Шмальгаузен И.И., 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е издание, переработанное и дополненное. М.: Наука. 451 с.
- Янина Т.А., 2012. Неоплейстоцен Понто-Каспия: биостратиграфия, палеогеография, корреляция. М.: Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова. 264 с.
- Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero M.A., Mozaffari O., Böhme W., Harris D.J., Freitas S., Rödder D., 2013. Cryptic speciation patterns in Iranian Rock Lizards uncovered by integrative taxonomy // PLoS ONE. V. 8. Iss.12. e80563.
- Ahmadzadeh F., Flecks M., Rödder D., Böhme W., Ilgaz Ç., Harris D.J., Engler J.O., Üzümlü N., Carretero M.A., 2013a. Multiple dispersal out of Anatolia: Biogeography and evolution of oriental green lizards // Biological Journal of the Linnean Society. V. 110. № 2. P. 398–408.
- Aljanabi S.M., Martinez I., 1997. Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. V. 25. № 22. P. 4692–4693.
- Altekar G., Dwarkadas S., Huelsenbeck J.P., Ronquist F., 2004. Parallel metropolis coupled markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference // Bioinformatics. V. 20. № 3. P. 407–415.
- Anderson S.C., 1968. Zoogeographic analysis of the lizard fauna of Iran. The Cambridge History of Iran. V. I: The Land of Iran. P. 305–371.
- Asadi A., Montgelard C., Nazarizadeh M., Moghaddasi A., Fatemizadeh F., Simonov E., Kami H.G., Kaboli M., 2019. Evolutionary history and postglacial colonization of an Asian pit viper (*Gloydius halys caucasicus*) into Transcaucasia revealed by phylogenetic and phylogeographic analyses // Scientific Reports. V. 9. № 1224. P. 1–16.
- Cracraft J., Donoghue M.J. (eds), 2004. Introduction. Assembling the Tree of Life. New York: Oxford University Press. P. 1–4.
- Cyrén O., 1924. Klima und Eidechsenverbreitung. Eine Studie der geographischen Variation und Entwicklung einiger Lacerten, insbesondere unter Berücksichtigung der klimatischen Faktoren // Meddelanden från Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning. Bd. 29. S. 1–97.
- Cyrén O., 1933. Lacertiden der Südöstlichen Balkanhalbinsel // Izvestiia na Tsarskitia prirodnauchni instituti v Sofia = Mitteilungen aus den Konigl. naturwissenschaftlichen Instituten in Sofia, Bulgarien = Bulletin des Institutions royales d'histoire naturelle à Sofia, Bulgarie. Bd. 6. S. 219–240.
- Darevskij I.S., 1984. *Lacerta strigata* Eichwald 1831 – Kaspische Smaragdeidechse. Ed.: Böhme W. Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 2/I. Echten (Sauria) II. (Lacertidae II: *Lacerta*). Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft. S. 82–99.
- Doronin I.V., Doronina M.A., Bekoshvili D., 2019. New data on the distribution of lizards in Caucasus // Herpetozoa. Iss. 32. P. 87–90.
- Engelmann W.-E., Fritzsche J., Günther R., Obst F.J., 1985. Lurche und Kriechtiere Europas (Serie Beobachten und Bestimmen). Leipzig–Radebeul: NeumannVerlag. 420 s.
- Felsenstein J., 2004. Inferring Phylogenies. Sunderland: Sinauer Associates. xx + 664 p.
- Fu Y.-X., 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. V. 147. P. 915–925.
- Godinho R., Crespo E., Ferrand N., Harris D.J., 2005. Phylogeny and evolution of the green lizards, *Lacerta* spp. (Squamata: Lacertidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences // Amphibia-Reptilia. V. 26. № 3. P. 271–285.
- Grant W.S., 2015. Problems and cautions with sequence mismatch analysis and bayesian skyline plots to infer historical demography // Journal of Heredity. V. 106. Iss. 4. P. 333–346.
- Guo Z., Peng S., Hao Q., Biscaye P.E., An Z., Liu T., 2004. Late Miocene-Pliocene development of Asian aridification as recorded in the Red-Earth formation in northern China // Glob Planet Change. V. 41. Iss. 3–4. P. 135–145.
- Hoffmann R.S., 2001. The southern boundary of the Palearctic Realm in China and adjacent countries // Acta Zoologica Sinica. V. 47. № 2. P. 121–131.

- Huelsenbeck J., Ronquist F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // *Bioinformatics*. V. 17. № 8. P. 754–755.
- Jablonski D., Mebert K., Masroor R., Simonov E., Kukushkin O., Abduraupov T., Hofmann S., 2023. The Silk Roads: phylogeography of Central Asian dice snakes (Serpentes: Natricidae) shaped by rivers in desert and mountain valleys // *Current Zoology*: zoad008. P. 1–13.
- Kornilios P., Thanou E., Lymberakis P., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Leaché A., 2019. Genome-wide markers untangle the green-lizard radiation in the Aegean Sea and support a rare biogeographical pattern // *Journal of Biogeography*. V. 46. Iss. 3. P. 552–567.
- Larsson A., 2014. AliView: A fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets // *Bioinformatics*. V. 30. № 22. P. 3276–3278.
- Maier A.-R.-M., Cupşa D., Ferentî S., Cadar A.-M., 2022. New records of *Darevskia praticola* at the northern limit of its distribution range in Romania // *Herpetozoa*. Iss. 35. P. 45–50.
- Marzahn E., Mayer W., Joger U., Ilgaz Ç., Jablonski D., Kindler C., Kumlutaş Y., Nistri A., Schneeweiss N., Vamberger M., Žagar A., Fritz U., 2016. Phylogeography of the *Lacerta viridis* complex: mitochondrial and nuclear markers provide taxonomic insights // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 54. № 2. P. 85–105.
- Miller M.A., Pfeiffer W., Schwartz T., 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees // *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, New Orleans, LA, USA. P. 1–8.
- Palcu D.V., Patina I.S., Şandric I., Lazarev S., Vasiliev I., Stoica M., Krijgsman W., 2021. Late Miocene megalake regressions in Eurasia // *Scientific Reports*. V. 11. № 1. 11471.
- Popov S.V., Rogl F., Rozanov A.Y., Steininger F.F., Shcherba I.G., Kovac M. (Eds), 2004. Lithological-paleogeographic maps of Paratethys. 10 maps late Eocene to Pliocene. Scale: 1:5000000. Stuttgart: Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 46 p.
- Popov S.V., Shcherba I.G., Ilyina L.B., Nevesskaya L.A., Paramonova N.P., Khondkarian S.O., Magyar I., 2006. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 238. Iss. 1–4. P. 91–106.
- Prychitko T.M., Moore W.S., 1997. The utility of DNA sequences of an intron from the β -fibrinogen gene in phylogenetic analysis of woodpeckers (Aves: Picidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 8. № 2. P. 193–204.
- Ronquist F., Huelsenbeck J. Ph. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. V. 19. № 12. P. 1572–1574.
- Roytberg E.S., 1994. A comparative study of intra- and inter-population variation in two sympatric lizards, *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* in Daghestan // *Russian Journal of Herpetology*. V. 1. № 1. P. 77–85.
- Rustamov A.K., Shammakov S.M., 1982. On the herpetofauna of Turkmenistan // *Vertebrata Hungarica*. V. 21. P. 215–226.
- Rykena S., 1996. Experimental interspecific hybridization in the genus *Lacerta* // *Israel Journal of Zoology*. V. 42. P. 171–184.
- Saberi-Pirooz R., Rajabi-Maham H., Ahmadzadeh F., Kia-bi B.H., Javidkar M., Carretero M.A., 2021. 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*. V. 11, Iss. 11. P. 6927–6940.
- Sborshchikov I.M., Savostin L.A., Zonenshan L.P., 1981. Present plate tectonics between Turkey and Tibet // *Tectonophysics*. V. 79. Iss. 1–2. P. 45–73.
- Schmidtler J.F., 1986. Orientalische Smaragdeidechsen: 1. Zur Systematik und Verbreitung von *Lacerta viridis* in der Türkei // *Salamandra*. V. 22. № 1. P. 29–46.
- Sindaco R., Jeremčenko V.K., 2008. The Reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated Checklist and Distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Latina (Italy): Edizioni Belvedere. 579 p.
- Shcherbak [Szczerbak] N.N., 1994. Zoogeographic analysis of the reptiles of Turkmenistan. In: Fet V., Atamuradov K.I. (eds). *Biogeography and Ecology of Turkmenistan*. Monographiae Biologicae. Dordrecht: Springer. P. 307–328.
- Tuck R.J., jun., 1971. Amphibians and reptiles from Iran in the United States National Museum collection // *Bulletin Maryland Herpetological Society*. V. 7. № 3. P. 48–85.
- Tuniyev B., Ananjeva N., Agasyan A., Orlov N., Tuniyev S., Anderson S. 2009. *Lacerta strigata* (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T157287A114558813. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T157287A5070727.en>. Accessed on 09 October 2022.
- Tuniyev B.S., 1990. On the Independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile Speciation // *Asiatic Herpetological Research*. V. 3. P. 67–84.
- Tuniyev B.S., 1995. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian isthmus and its main xerophilous refugia // *Russian Journal of Herpetology*. V. 2. № 2. P. 95–119.
- Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Aghasyan A.L., 2019. Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution, conservation. St. Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press. 276 p.
- Van Baak C.G.C., Grothe A., Richards K., Stoica M., Aliyeva E., Davies G.R., Kuiper K.F., Krijgsman W., 2019. Flooding of the Caspian Sea at the intensification of Northern Hemisphere Glaciations // *Global and Planetary Change*. V. 174. P. 153–163.

**GENETIC VARIATION AND PHYLOGEOGRAPHY
OF *LACERTA STRIGATA* EICHWALD, 1831 (LACERTIDAE, SAURIA)****I. V. Doronin^{1, *}, M. A. Doronina¹, K. Yu. Lotiev^{2,3},
S. A. Lukonina⁴, L. F. Mazanaeva⁵, K. D. Milto¹**¹*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 199034 Russia*²*Sochi National Park, Sochi, 354002 Russia*³*Ibragimov Complex Institute, Russian Academy of Sciences, Grozny, 364051 Russia*⁴*Penza State University, Penza, 440026 Russia*⁵*Dagestan State University, Makhachkala, Dagestan, 367025 Russia***e-mail: igor.doronin@zin.ru*

Seventy-six sequences of the *cytb* gene region of mitochondrial DNA (1143 bp) and 27 sequences of *β-fib* nuclear DNA (483 bp) of *Lacerta strigata* from 57 localities in Abkhazia, Azerbaijan, Armenia, Georgia, Iran, and Russia were analyzed. A large number of new samples were included in analysis with special focus to the species' range at the Caucasus Isthmus. An identical topology and four supported clades (lineages) resulted for both mtDNA and sequences combined with nucleDNA (Bayesian and Maximum Likelihood). Four haplogroups (clusters) have been identified in the median *cytb* haplotype network. The lizards of clade A (haplogroup I) are widespread throughout the species range, while lizards of clade D (haplogroup IV) show the most limited distribution. No genetically unique populations of *L. strigata* were detected in the Caucasian xerophilous refugia. Also, no genetically distinct populations of the species were recorded in the Hyrcanian climatic refugium (Southern Caspian region). An exception is the East Hyrcanian refugium, that is characterized by the most distant clade D (IV). The territory of Ciscaucasia and the Transcaucasian depression are occupied by a single clade each: A (I) and B (II), respectively. We detected several clades distributed in the four geographic areas (contact zones): in the Greater Caucasus, Alborz, Armenian Highland, and West Turkmenian Lowland. We associate the divergence of the *L. strigata* phylogenetic lineage with the Turkmen-Khorasan and, in particular, the Kopet Dag orogeny, as well as with the Late Miocene fluctuations in the level of the Eastern Paratethys, while the leading factor of intraspecific differentiation is the Pleistocene regressions and transgressions of the Caspian Sea. According to the current distribution pattern and species evolutionary history, *L. strigata* should be assigned to the Hyrcano-Caucasian zoogeographic group.

Keywords: green lizards, Caspian Sea, Caucasus, Kopet Dag

УДК 599.322.2; 574.38

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРА ГЕНОМА У ДИПЛОИДНЫХ И ПОЛИПЛОИДНЫХ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA* (LACERTIDAE, SQUAMATA)

© 2024 г. С. Н. Литвинчук^{a, b} *, Н. Д. Аксенов^a, Л. Я. Боркин^c, И. В. Доронин^c,
В. О. Ерашкин^d, А. А. Кидов^d

^aИнститут цитологии РАН, Санкт-Петербург, 194064 Россия

^bДагестанский государственный университет, Махачкала, 367025 Республика Дагестан, Россия

^cЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^dРоссийский государственный аграрный университет — Московская сельскохозяйственная академия имени
К.А. Тимирязева, Москва, 127550 Россия

*e-mail: litvinchukspartak@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.06.2024 г.

После доработки 23.07.2024 г.

Принята к публикации 23.07.2024 г.

Измерение размера генома в клетках позвоночных животных с помощью прецизионного метода проточной ДНК-цитометрии позволяет безошибочно определять полиплоидных особей, что крайне важно при изучении процессов гибридогенного видообразования. Кроме того, во многих группах позвоночных животных близкородственные виды часто различаются по количеству ядерной ДНК. Поэтому целью нашего исследования было изучение с помощью этого метода изменчивости размера генома и плоидности в популяциях скальных ящериц рода *Darevskia*, а также их гибридов. В ходе исследования 29 видов и подвидов установлено, что размах изменчивости у особей с разной плоидностью (91% диплоидных и 9% триплоидных особей) не перекрывался. Среди диплоидных видов связи между количеством ядерной ДНК и филогенетическими взаимоотношениями, географическими координатами, высотой, среднегодовыми температурами и количеством осадков выявлено не было. Представители всех изученных комплексов видов (за исключением *D. adjarica*) имели примерно одинаковые пределы изменчивости. У ряда видов (*D. derjugini* и *D. saxicola*) отмечена существенная внутривидовая изменчивость. Сравнение размера генома у партеногенетических и бисексуальных видов в целом не выявило заметных различий между ними. Изучение триплоидных гибридов показало, что их размер генома, как правило, примерно соответствует сумме среднего диплоидного размера генома материнского партеногенетического вида и гаплоидного генома отцовского вида. Изменчивость по размеру генома внутри выборки триплоидных гибридов в среднем была несколько выше, чем у большинства партеногенетических видов, но чуть ниже, чем у бисексуальных видов. В статье обсуждаются особенности гибридогенного видообразования в данной группе животных.

Ключевые слова: количество ядерной ДНК, проточная ДНК-цитометрия, полиплоидия, сетчатое видообразование, пресмыкающиеся

DOI: 10.31857/S0044513424110032, **EDN:** tldbai

Полиплоидия — это малоизученное явление, изредка встречающееся у позвоночных животных, при котором отмечается увеличение набора хромосом, кратное гаплоидному (Mason, Pires, 2015; Dar, Rehman, 2017). Обычно выделяют две категории полиплоидов: аллополиплоиды — это гибриды, а также автополиплоиды — особи, имеющие несколько наборов хромосом одного вида (Borkin et al., 1996). Среди рептилий полиплоидия встречается относительно часто: триплоидные линии

идентифицированы примерно в 20 комплексах видов из семи семейств (Bogart, 1980; Kearney et al., 2009; Trifonov et al., 2015; Abdala et al., 2016; Stöck et al., 2021). Происхождение этих триплоидных линий обычно связывают с межвидовой гибридизацией и партеногенетическим размножением (Kearney et al., 2009). Иногда триплоидные партеногенетические самки скрещиваются с самцами диплоидных обоеполых синтопических видов, в результате чего могут появляться тетраплоидные

особи. Подобные случаи отмечены у американских ящериц рода *Aspidoscelis* Fitzinger 1843 из семейства Teiidae Gray 1827 (Hardy, Cole, 1998; Lutes et al., 2011; Cole et al., 2014, 2017).

Кроме триплоидных партеногенетических линий, у пресмыкающихся изредка встречаются негибридная миксоплоидия и случайная спонтанная автотриплоидия. Так, диплоидно-триплоидный мозаицизм наблюдается в популяциях красноглавой плоской черепахи (*Platemys platycephala* (Schneider 1792)) из семейства Chelidae Grey 1831 и у чилийской ящерицы *Liolaemus chiliensis* (Lesson 1830) из семейства Liolaemidae Frost et Etheridge 1989. Возможно, мозаицизм играет важную роль в определении пола у этих животных (Bickham et al., 1985; Lamborot et al., 2006; Bickham, Hanks, 2009). Также смесь диплоидных и триплоидных соматических клеток была выявлена у партеногенетической самки центрально-американской ящерицы *Lepidophyma flavimaculatum* Duméril 1851 из семейства Xantusiidae Baird 1858 (Bezy, 1972), а спонтанная автотриплоидия у австралийского листохвостого геккона *Saltuarius cornutus* (Ogilby 1892) из семейства Carphodactylidae Kluge 1967 (Pensabene et al., 2024).

Скальные ящерицы рода *Darevskia* Arribas 1999 (семейство Lacertidae Bonaparte 1831) представлены на сегодняшний день 41 видом, среди которых семь — партеногенетических (Arakelyan et al., 2023; Uetz, 2024). Это мелкие лацертиды, населяющие преимущественно горные лесные, травянистые и скальные биотопы в западной Азии и юго-восточной Европе от Балкан до Копетдага. Большинство видов имеет сравнительно небольшие ареалы (<https://www.lacerta.de/AS/Home.php>).

Различными методами доказано, что партеногенетические виды возникли путем гибридизации между двуполыми “родительскими” видами (Аззелл, Даревский, 1974; Uzzell, Darevsky, 1975; Боркин, Даревский, 1980; Moritz et al., 1992; Murphy et al., 2000; Girnyk et al., 2018). Разные авторы относят время их появления к плейстоцену или даже к голоцену (Darevsky et al., 1985; Moritz et al., 1992; Freitas et al., 2016; Yanchukov et al., 2022). В местах перекрытия ареалов обоеполюх и партеногенетических видов скальных ящериц Кавказа может происходить гибридизация, в результате которой иногда появляются триплоидные особи (Darevsky et al., 1978). Они, как правило, стерильны и могут быть представлены самками, самцами и гермафродитами (Darevsky et al., 1989). Иногда эти триплоиды способны давать потомство, что может приводить к появлению крайне редких тетраплоидных гибридов (Danielyan et al., 2008; Freitas et al., 2019; Arakelyan et al., 2023).

Для определения плоидности у эукариотических организмов, как правило, используются кариологические методики. Однако они достаточно трудоемки. Поэтому в последние десятилетия широкое распространение получила прецизионная проточная ДНК-цитометрия (Розанов, Виноградов, 1998). Она позволяет за одно измерение определять количество ядерной ДНК (= размер генома) в огромном количестве клеток. Заметим, что во многих группах позвоночных животных близкородственные виды часто различаются по количеству ядерной ДНК, что дает возможность с помощью этого метода легко производить видовую идентификацию у каждой особи (Biriuk et al., 2016; Dufresnes et al., 2019, 2019a; Боркин, Литвинчук, 2022).

Нам известны несколько статей (Чилингарян, Павлов, 1961; Darevsky, Kupriyanova, 1982; Darevsky et al., 1989; Даревский и др., 1991; Ochkalova et al., 2022), содержащих сведения о количестве ядерной ДНК у некоторых видов рода *Darevskia*. Однако приведенные в них результаты получены с использованием различных методов и поэтому плохо сопоставимы. Измерение размера генома в клетках позвоночных животных с помощью прецизионного метода проточной ДНК-цитометрии позволяет безошибочно определять полиплоидных особей (Litvinchuk et al., 2010; Biriuk et al., 2016; Литвинчук и др., 2018, 2019), что крайне важно при изучении процессов гибридогенного видообразования.

За 40 лет у нас накопилось большое количество данных по размеру генома из разных популяций и видов рода *Darevskia*. Поэтому целью нашего исследования было изучение изменчивости количества ядерной ДНК и плоидности в популяциях скальных ящериц, а также их гибридов с помощью метода проточной ДНК-цитометрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 1984–2024 гг. нами была изучена изменчивость размера генома у 273 особей 29 видов и подвидов, а также их гибридов из 82 местонахождений, находящихся на территории Абхазии, Армении, Азербайджана, Грузии, Ирана, России, Турции, Южной Осетии, а также у трех лабораторных гибридов *D. chlorogaster* × *D. caspica* (табл. 1 и рис. 1). Избирательный отлов и предварительное определение триплоидных гибридов в полевых условиях производились И.С. Даревским. Деление рода *Darevskia* на комплексы видов производилось согласно данным филогенетических работ (Arribas, 1999; Ahmadzadeh et al., 2013; Доронин, 2015; Tarkhnishvili et al., 2020). Однако важно отметить, что меж- и внутривидовая структура у представителей этого рода разработана еще недостаточно. Поэтому отнесение нами некоторых популяций

Таблица 1. Места сбора материала, координаты, высота, размер выборки (*n*) и изменчивость размера генома у скальных ящериц рода *Darevskia*

№	Таксон	Местонахождение	Координаты, градусы с.ш., в.д.	Высота, м над ур. м.	n	Размер генома, пг	
						Среднее ± σ (CV)	Размах
Комплекс <i>D. caucasica</i>							
1	<i>alpina</i>	Гора Дзыхва, Абхазия	43.217, 41.150	1500	1	3.21	—
2	<i>alpina</i>	Камышаная Поляна, Ады- гея, Россия	44.105, 40.017	1450	1	3.25	—
3	<i>alpina</i>	Гора Закан, Карачаево- Черкессия, Россия	43.708, 40.800	2000	1	3.31	—
Общее для вида <i>D. alpina</i>					3	3.26±0.05 (1.4)	3.21—3.31
4	<i>caucasica caucasica</i>	Лечинкай, Кабардино- Балкария, Россия	43.533, 43.367	800	1	3.24	—
5	<i>caucasica caucasica</i>	Ущелье р. Тамиск, Се- верная Осетия-Алания, Россия	42.917, 44.183	950	12	3.20±0.02 (0.7)	3.18—3.26
Общее для подвида <i>D. c. caucasica</i>					13	3.21±0.02 (0.8)	3.18—3.26
6	<i>caucasica vedenica</i>	Харачой, Чечня, Россия	42.883, 46.117	1500	3	3.32±0.04 (1.3)	3.28—3.36
Общее для вида <i>D. caucasica</i>					16	3.23±0.05 (1.7)	3.18—3.36
7	<i>daghestanica</i>	Хупри, Дагестан, Россия	42.203, 45.845	1758	4	3.23±0.07 (2.1)	3.17—3.33
8	<i>derjugini abchasica</i>	Сухум, Абхазия	43.000, 41.044	20	1	3.47	—
9	<i>derjugini abchasica</i>	Ущелье р. Верхняя Гу- миста, Абхазия	43.183, 41.017	550	7	3.42±0.03 (1.0)	3.37—3.47
10	<i>derjugini abchasica</i>	Хр. Буру, Абхазия	43.233, 41.100	1400	2	3.38±0.02	3.37—3.39
Общее для подвида <i>D. d. abchasica</i>					10	3.42±0.04 (1.1)	3.37—3.47
11	<i>derjugini derjugini</i>	Бакуриани, Грузия	41.733, 43.533	1660	1	3.25	—
12	<i>derjugini derjugini</i>	Чобисхеви, Грузия	41.768, 43.318	1225	2	3.21±0.00	3.21—3.21
Общее для подвида <i>D. d. derjugini</i>					3	3.22±0.03 (0.8)	3.21—3.25
Общее для вида <i>D. derjugini</i>					13	3.37±0.09 (2.7)	3.21—3.47
13	<i>mixta</i>	Ахалдаба, Грузия	41.925, 43.486	800	1	3.31	—
14	<i>mixta</i>	Оз. Эрцо, Южная Осетия	42.467, 43.751	1720	5	3.28±0.03 (0.9)	3.25—3.33
Общее для вида <i>D. mixta</i>					6	3.28±0.03 (1.0)	3.25—3.33
Комплекс <i>D. chlorogaster</i>							
15	<i>caspica</i>	Кандован, Иран	36.590, 51.390	205	5	3.34±0.03 (0.9)	3.31—3.37
16	<i>chlorogaster</i>	Пиран, Азербайджан	38.683, 48.633	602	2	3.43±0.03	3.41—3.44
17	<i>chlorogaster</i>	Сиаку, Азербайджан	38.594, 48.788	30	4	3.40±0.03 (1.0)	3.37—3.45
18	<i>chlorogaster</i>	Сым, Азербайджан	38.500, 48.650	500	2	3.26±0.00	3.26—3.27
19	<i>chlorogaster</i>	Ущелье р. Виляш-чай, Азербайджан	38.969, 48.532	230	2	3.27±0.03	3.25—3.29
Общее для вида <i>D. chlorogaster</i>					10	3.35±0.08 (2.4)	3.25—3.45
Комплекс <i>D. parvula</i>							
20	<i>adjarica</i>	Ахалдаба, Грузия	41.925, 43.486	800	1	3.64	—
Комплекс <i>D. praticola</i>							
21	<i>pontica</i>	Старошербиновская, Краснодарский край, Рос- сия	46.644, 38.657	10	1	3.25	—
22	<i>pontica</i>	Крепостная, Краснода- рский край, Россия	44.703, 38.693	74	10	3.22±0.02 (0.7)	3.19—3.28
23	<i>pontica</i>	Псебай, Краснодарский край, Россия	44.098, 40.771	685	1	3.23	—

Продолжение таблицы 1

№	Таксон	Местонахождение	Координаты, градусы с.ш., в.д.	Высота, м над ур. м.	n	Размер генома, пг	
						Среднее $\pm \sigma$ (CV)	Размах
24	<i>pontica</i>	Хаджох, Адыгея, Россия	44.309, 40.189	407	2	3.22 $\pm$ 0.01	3.21–3.22
25	<i>pontica</i>	Камышаная Поляна, Адыгея, Россия	44.168, 40.041	1200	1	3.30	—
26	<i>pontica</i>	Совхозный, Адыгея, Россия	44.545, 40.150	255	1	3.22	—
27	<i>pontica</i>	Гора Стрижамент, Ставропольский край, Россия	44.808, 42.068	500	2	3.33 $\pm$ 0.00	3.33–3.34
Общее для вида <i>D. pontica</i>					18	3.24 $\pm$ 0.04 (1.4)	3.19–3.34
28	<i>praticola hyrcanica</i>	Ур. Гадазыдахи, Азербайджан	38.467, 48.583	1510	1	3.25	—
29	<i>praticola loriensis</i>	Дилижан, Армения	40.738, 44.837	1316	2	3.37 $\pm$ 0.00	3.37–3.38
30	<i>praticola praticola</i>	Старопавловская, Ставропольский край, Россия	43.833, 43.617	330	3	3.28 $\pm$ 0.04 (1.1)	3.24–3.31
31	<i>praticola praticola</i>	Краснокумское, Ставропольский край, Россия	44.184, 43.507	250	3	3.31 $\pm$ 0.04 (1.2)	3.27–3.33
32	<i>praticola praticola</i>	Шаумянский, Ставропольский край, Россия	44.161, 43.523	254	1	3.29	—
33	<i>praticola praticola</i>	Владикавказ, Северная Осетия-Алания, Россия	42.995, 44.690	780	1	3.30	—
Общее для подвида <i>D. p. praticola</i>					8	3.30 $\pm$ 0.03 (0.9)	3.24–3.33
Общее для вида <i>D. praticola</i>					11	3.31 $\pm$ 0.04 (1.3)	3.24–3.38
Комплекс <i>D. raddei</i>							
34	<i>raddei nairensis</i>	Гора Атис, Армения	40.217, 44.650	1550	8	3.27 $\pm$ 0.01 (0.4)	3.25–3.30
35	<i>raddei nairensis</i>	Ереван, Армения	40.167, 44.483	950	3	3.27 $\pm$ 0.04 (1.1)	3.23–3.30
36	<i>raddei nairensis</i>	Бжни, Армения	40.448, 44.624	1641	3	3.37 $\pm$ 0.02 (0.6)	3.36–3.40
37	<i>raddei nairensis</i>	Лчашен, Армения	40.511, 44.951	1916	3	3.33 $\pm$ 0.04 (1.1)	3.29–3.37
Общее для подвида <i>D. r. nairensis</i>					17	3.30 $\pm$ 0.05 (1.4)	3.23–3.40
38	<i>raddei raddei</i>	Севкар, Армения	41.017, 45.133	940	7	3.30 $\pm$ 0.05 (1.4)	3.25–3.37
39	<i>raddei raddei</i>	Тилякент, Азербайджан	38.950, 48.500	460	2	3.28 $\pm$ 0.00	3.28–3.28
40	<i>raddei raddei</i>	Сым, Азербайджан	38.489, 48.641	480	2	3.20 $\pm$ 0.04	3.17–3.23
Общее для подвида <i>D. r. raddei</i>					11	3.28 $\pm$ 0.06 (1.7)	3.17–3.37
Общее для вида <i>D. raddei</i>					28	3.29 $\pm$ 0.05 (1.5)	3.17–3.40
Комплекс <i>D. rudis</i>							
41	<i>bithynica tristis</i>	Оз. Абант, Турция	40.609, 31.289	1331	6	3.38 $\pm$ 0.02 (0.5)	3.36–3.41
42	<i>portschinskii nigrita</i>	Степанован, Армения	41.014, 44.383	1357	4	3.48 $\pm$ 0.06 (1.7)	3.40–3.54
43	<i>rudis chechenica</i>	Верхний Ларс, Северная Осетия-Алания, Россия	42.750, 44.617	1600	1	3.36	—
44	<i>rudis chechenica</i>	Ущелье р. Паца, Южная Осетия	42.366, 43.889	1100	5	3.41 $\pm$ 0.01 (0.3)	3.40–3.43
Общее для подвида <i>D. r. chechenica</i>					6	3.40 $\pm$ 0.02 (0.7)	3.36–3.43
45	<i>rudis obscura</i>	Дабадзвели, Грузия	41.768, 43.332	1522	1	3.18	—
46	<i>rudis obscura</i>	Ахалдаба, Грузия	41.925, 43.486	800	1	3.40	—
Общее для подвида <i>D. r. obscura</i>					2	3.29 $\pm$ 0.15	3.18–3.40
Общее для вида <i>D. rudis</i>					8	3.37 $\pm$ 0.08 (2.3)	3.18–3.43
47	<i>valentini</i>	Гора Атис, Армения	40.217, 44.650	1550	4	3.34 $\pm$ 0.05 (1.6)	3.31–3.42
Комплекс <i>D. saxicola</i>							
48	<i>arribasi</i>	Оз. Эрцо, Южная Осетия	42.467, 43.751	1720	8	3.37 $\pm$ 0.10 (2.9)	3.27–3.51

Продолжение таблицы 1

№	Таксон	Местонахождение	Координаты, градусы с. ш., в. д.	Высота, м над ур. м.	n	Размер генома, пг	
						Среднее $\pm \sigma$ (CV)	Размах
49	<i>brauneri brauneri</i>	Ущелье р. Верхняя Гумиста, Абхазия	43.183, 41.017	550	5	3.19 $\pm$ 0.11 (3.4)	3.01–3.28
50	<i>brauneri brauneri</i>	Хр. Буру, Абхазия	43.233, 41.100	1400	1	3.24	—
51	<i>brauneri brauneri</i>	Ущелье р. Бзыбь, Абхазия	43.241, 40.396	80	1	3.22	—
52	<i>brauneri brauneri</i>	Хр. Очамчира, Абхазия	42.920, 41.554	220	3	3.27 $\pm$ 0.01 (0.4)	3.25–3.28
53	<i>brauneri brauneri</i>	Туапсе, Краснодарский край, Россия	44.100, 39.050	100	1	3.15	—
54	<i>brauneri brauneri</i>	Новомихайловский, Краснодарский край, Россия	44.250, 38.850	60	5	3.26 $\pm$ 0.02 (0.5)	3.23–3.27
55	<i>brauneri brauneri</i>	Сочи, Краснодарский край, Россия	43.563, 39.761	80	1	3.18	—
Общее для вида <i>D. brauneri</i>					17	3.23 $\pm$ 0.07 (2.1)	3.01–3.28
56	<i>lindholmi</i>	Мыс Фиолент, Севастополь, Россия	44.516, 33.474	25	4	3.44 $\pm$ 0.05 (1.4)	3.37–3.47
57	<i>lindholmi</i>	Пер. Ангарский, Крым, Россия	44.717, 34.344	490	1	3.41	—
Общее для вида <i>D. lindholmi</i>					5	3.43 $\pm$ 0.04 (1.3)	3.37–3.47
58	<i>saxicola</i>	Нижняя Ермоловка, Карачаево-Черкессия, Россия	43.741, 41.503	1128	2	3.28 $\pm$ 0.03	3.26–3.30
59	<i>saxicola</i>	Нижняя Теберда, Карачаево-Черкессия, Россия	43.630, 41.868	1058	3	3.32 $\pm$ 0.01 (0.4)	3.30–3.33
60	<i>saxicola</i>	Ущелье р. Чегем, Кабардино-Балкария, Россия	43.383, 43.183	1200	1	3.03	—
61	<i>saxicola</i>	Кисловодск, Ставропольский край, Россия	43.950, 42.733	800	4	3.55 $\pm$ 0.02 (0.5)	3.53–3.56
62	<i>saxicola</i>	Никитино, Краснодарский край, Россия	43.959, 40.676	1400	7	3.18 $\pm$ 0.03 (0.9)	3.13–3.21
Общее для вида <i>D. saxicola</i>					17	3.29 $\pm$ 0.16 (4.9)	3.03–3.56
Партеногенетические виды гибридного происхождения							
63	<i>armeniaca</i> (<i>mixta</i> $\checkmark$ <i>valentini</i> $\checkmark$)	Анкаван, Армения	40.633, 44.483	1980	1	3.31	—
64	<i>armeniaca</i> (<i>mixta</i> $\checkmark$ <i>valentini</i> $\checkmark$)	Севкар, Армения	41.017, 45.133	940	15	3.39 $\pm$ 0.04 (1.3)	3.31–3.44
65	<i>armeniaca</i> (<i>mixta</i> $\checkmark$ <i>valentini</i> $\checkmark$)	Привольное, Армения	41.139, 44.395	1771	4	3.28 $\pm$ 0.01 (0.4)	3.26–3.29
66	<i>armeniaca</i> (<i>mixta</i> $\checkmark$ <i>valentini</i> $\checkmark$)	Дилижан, Армения	40.739 °C44.846	1264	5	3.36 $\pm$ 0.04 (1.1)	3.31–3.41
Общее для вида <i>D. armeniaca</i>					25	3.36 $\pm$ 0.06 (1.7)	3.26–3.44
67	<i>dahli</i> (<i>mixta</i> $\checkmark$ <i>portschinskii</i> $\checkmark$)	Севкар, Армения	41.017, 45.133	940	2	3.35 $\pm$ 0.00	3.35–3.35
68	<i>dahli</i> (<i>mixta</i> $\checkmark$ <i>portschinskii</i> $\checkmark$)	Степанован, Армения	41.014, 44.383	1357	7	3.39 $\pm$ 0.03 (0.8)	3.36–3.43

Окончание таблицы 1

№	Таксон	Местонахождение	Координаты, градусы с.ш., в.д.	Высота, м над ур. м.	n	Размер генома, пг	
						Среднее $\pm \sigma$ (CV)	Размах
69	<i>dahli</i> (<i>mixta</i> ♀ × <i>portschinskii</i> ♀)	Туманян, Армения	41.000, 44.650	850	3	3.35±0.00 (0.1)	3.35–3.35
70	<i>dahli</i> (<i>mixta</i> ♀ × <i>portschinskii</i> ♀)	Дилижан, Армения	40.739 °С44.846	1264	2	3.37±0.07	3.33–3.42
Общее для вида <i>D. dahli</i>					14	3.38±0.03 (1.0)	3.33–3.43
71	<i>rostombekowi</i> (<i>r. raddei</i> ♀ × <i>portschinskii</i> ♀)	Севкар, Армения	41.017, 45.133	940	3	3.35±0.01 (0.2)	3.34–3.35
72	<i>unisexualis</i> (<i>r. nairensis</i> ♀ × <i>valentini</i> ♀)	Гора Атис, Армения	40.217, 44.650	1550	12	3.33±0.01 (0.2)	3.32–3.35
73	<i>unisexualis</i> (<i>r. nairensis</i> ♀ × <i>valentini</i> ♀)	Кучак, Армения	40.520, 44.381	1880	1	3.37	—
74	<i>unisexualis</i> (<i>r. nairensis</i> ♀ × <i>valentini</i> ♀)	Неизвестное местонахождение, Армения			9	3.34±0.04 (1.3)	3.27–3.43
Общее для вида <i>D. unisexualis</i>					22	3.34±0.03 (0.9)	3.27–3.43
Природные гибридные триплоиды							
75	<i>armeniaca</i> × <i>r. nairensis</i>	Раздан, Армения	40.500, 44.767	1750	1	4.99	—
76	<i>armeniaca</i> × <i>valentini</i>	Гора Теж, Армения	40.617, 44.467	1950	4	5.04±0.12 (2.4)	4.94–5.20
77	<i>dahli</i> × <i>portschinskii</i>	Степанован, Армения	41.014, 44.383	1357	1	5.08	—
78	<i>dahli</i> × <i>r. nairensis</i>	Коджори, Грузия	41.667, 44.700	1410	1	5.02	—
79	<i>rostombekovi</i> × <i>r. raddei</i>	Гош, Армения	40.717, 45.000	1300	2	5.18±0.08	5.12–5.24
80	<i>unisexualis</i> × <i>r. nairensis</i>	Лтап, Армения	40.450, 45.067	1970	1	4.97	—
81	<i>unisexualis</i> × <i>r. nairensis</i>	Раздан, Армения	40.500, 44.767	1750	7	4.97±0.02 (0.3)	4.95–4.99
Общее для <i>D. unisexualis</i> × <i>D. r. nairensis</i>					8	4.97±0.02 (0.3)	4.95–4.99
82	<i>unisexualis</i> × <i>valentini</i>	Кучак, Армения	40.520, 44.381	1880	8	5.05±0.10 (2.1)	4.95–5.22
Лабораторные диплоидные гибриды							
83	<i>chlorogaster</i> × <i>caspica</i>	Хане-ха-е-Асиаб, Иран Кандован, Иран	38.380, 48.760 36.590, 51.390	160 205	3	3.40±0.01 (0.4)	3.38–3.41

к определенным подвидам (например, у *D. derjugini* (Nikolsky 1898)) требует дополнительного подтверждения.

Измерение количества ядерной ДНК проводили методом проточной ДНК-цитометрии. Из аутомированного ящерицей кончика хвоста брали кровь в раствор Версена (фосфатный буфер, содержащий 0.7 мМ ЭДТА, pH = 7.3–7.7; Биолот, Санкт-Петербург, Россия). Клетки хранились при 4–6°C. Тестируемые клетки крови смешивались

с клетками репера, в качестве которых были взяты спиноциты самцов домового мыши (*Mus musculus* Linnaeus 1758) (лабораторная линия C57B1; по: Bianchi et al., 1983 средний размер генома равен 6.80 pg) или клетки крови травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus 1758) из Ленинградской области России (10.32 пг по: Borkin et al., 2001). Общая концентрация клеток во взвеси составляла примерно 10⁶ клеток/мл. К 500 мкл смеси клеток репера и 500 мкл смеси клеток тестируемого вида

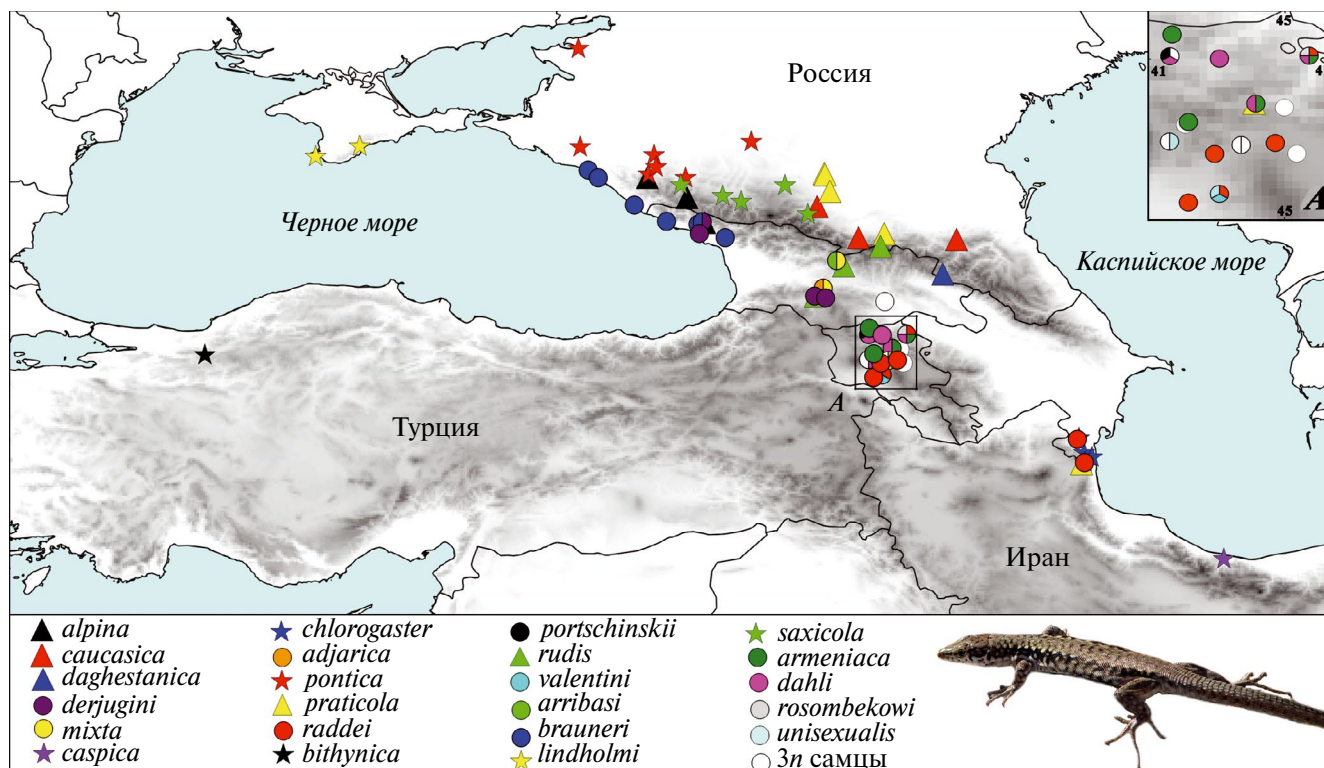


Рис. 1. Карта мест сбора скальных ящериц рода *Darevskia*. Вставка в правом верхнем углу (А) охватывает территорию северной Армении. В правом нижнем углу фотография *D. lindholmi* с мыса Фиолент (Севастополь).

добавляли последовательно 5.5 мкл 0.3 М водного раствора $MgCl_2$, 5.0 мкл 1%-ного водного раствора Тритона X-100 и 5.0 мкл 1%-ного водного раствора бромистого этидия (ЭБ; для измерения на CytoFLEX) или смеси из 2.5 мкл 1%-ного водного раствора оливомицина и 5.0 мкл 1%-ного водного раствора бромистого этидия (ЭБ+ОМ; для измерения на лабораторной модели проточного цитометра). Стандартная продолжительность окрашивания составляла от 10 до 60 мин при комнатной температуре ($\sim 21^\circ C$).

Проточную ДНК-цитометрию проводили, используя проточный цитометр CytoFLEX, Beckman Coulter, Inc., CA (ЭБ) и/или лабораторную модель проточного цитометра (ЭБ+ОМ), разработанную в Институте цитологии Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия; <https://patents.google.com/patent/SU1056008A1/ru>) на основе флуоресцентного микроскопа Люмам-И1 (Ломо, Санкт-Петербург, Россия) с ртутной лампой в качестве источника света.

Размер генома в относительных единицах определяли для каждой особи как отношение среднего значения пика исследуемых клеток на ДНК-гистограмме к пику для вида-репера. Для анализа результатов измерений были использованы программы CytExpert 2.0 (Beckman Coulter) и BARS

(Институт цитологии РАН). Из-за ГЦ-специфичности оливомицина значения размера генома, полученные при окрашивании ядер смесью этого красителя с бромистым этидием, были завышены. Поэтому мы умножали их на экспериментально вычисленный коэффициент, который в среднем для ящериц этого рода был равен 0.871. Некоторые другие детали метода были описаны ранее (Розанов, Виноградов, 1998; Borkin et al., 2001).

Для оценки влияния климатических условий на размер генома среди популяций диплоидных видов скальных ящериц мы использовали среднегодовые температуры и количество осадков (климатические данные за ~ 1950 – 2000 гг.) из базы данных WorldClim 2.1 (Fick, Hijmans, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При изучении размера генома у скальных ящериц нами было выявлено 251 (91%) диплоидных и 25 (9%) триплоидных особей (табл. 1). Размах изменчивости у особей с разной плоидностью не перекрывался (3.01–3.64 и 4.94–5.24 пг соответственно; рис. 2). Среди диплоидных видов мы не выявили половых различий. Достоверной корреляции между количеством ядерной ДНК в популяциях и географической широтой ($r^2 = 0.0002$, $df = 1.60$,

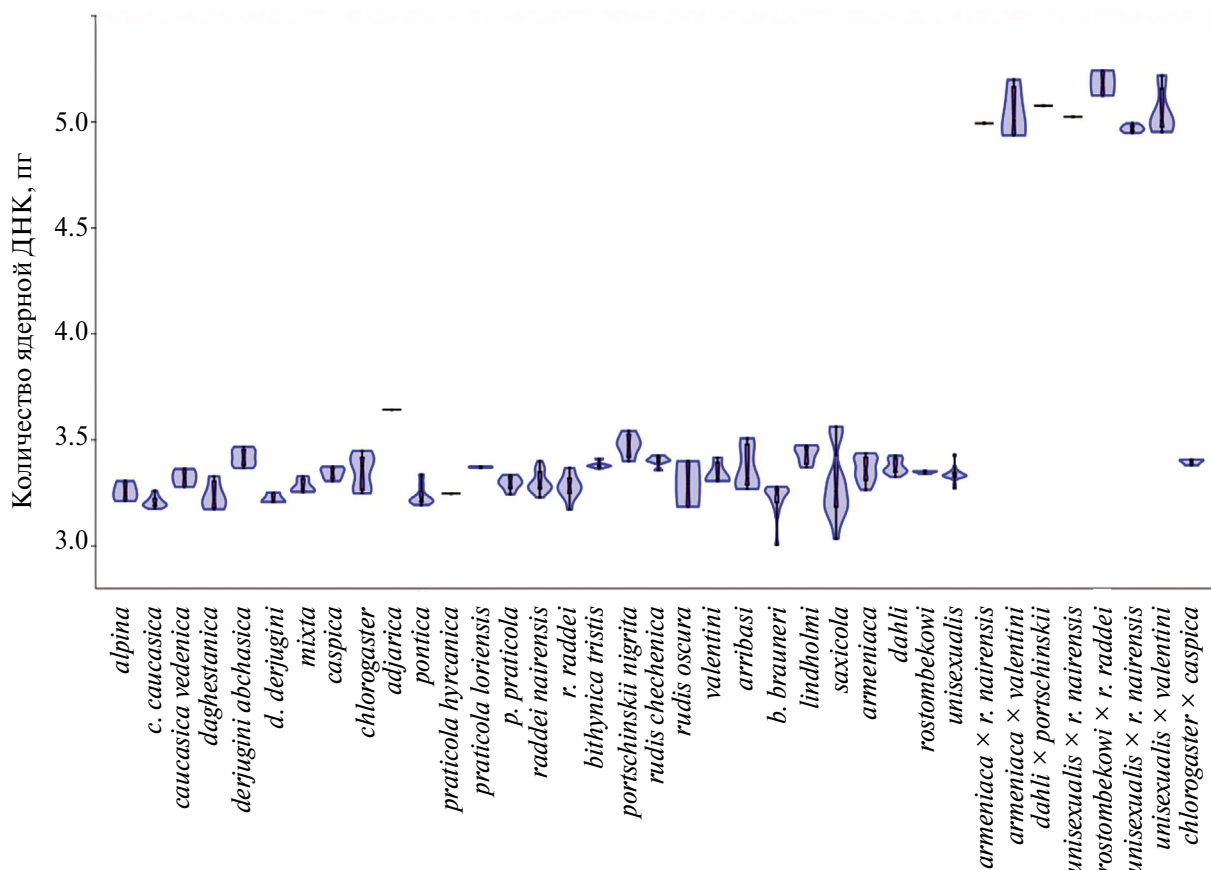


Рис. 2. Изменчивость (виолин-плоты) количества ядерной ДНК у разных видов, подвидов и межвидовых гибридов скальных ящериц рода *Darevskia*.

$p = 0.92$), долготой ($r^2 = 0.21$, $df = 1.60$, $p = 0.26$), высотой ($r^2 = 0.00001$, $df = 1.60$, $p = 0.98$), среднегодовыми температурами ($r^2 = 0.002$, $df = 1.60$, $p = 0.71$) и количеством осадков ($r^2 = 0.04$, $df = 1.60$, $p = 0.11$) выявлено не было. По размеру генома самый высокогорный вид рода *D. alpina* (Darevsky 1967) практически не отличался от равнинных *D. pontica* (Lantz et Cyrén 1918) и *D. praticola* (Eversmann 1834). Не было различий и у видов, обитающих в местах с разными условиями увлажнения.

Не отмечено связи между размером генома и филогенетическими взаимоотношениями видов. Представители всех изученных комплексов имели примерно одинаковые пределы изменчивости (3.01–3.56 пг). Исключение составляла только *D. adjarica* (Darevsky et Eiselt 1980) (3.64 пг; рис. 2). У ряда видов была отмечена существенная внутривидовая изменчивость. Так, повышенными значениями размера генома характеризовались все изученные нами выборки, относящиеся к подвиду *D. derjugini abchasica* (Bischoff 1982) (3.37–3.47 пг). Они резко отличались не только от номинативного подвида (3.21–3.25 пг), но и от других

видов комплекса (табл. 1; рис. 2). Также повышенная внутривидовая изменчивость была отмечена в пределах *D. saxicola* (Eversmann 1834). Популяция из Кисловодска (3.53–3.56 пг) достоверно отличалась повышенными значениями от других популяций этого вида (3.03–3.33 пг; рис. 2).

Все три лабораторных гибрида между близкородственными видами *D. chlorogaster* (Boulenger 1908) и *D. caspica* Ahmadzadeh, Flecks, Carretero, Mozaffari, Böhme, Harris, Freitas et Rödder 2013 оказались диплоидными. Их средний размер генома (3.40 пг) был чуть выше, чем таковой у их родительских видов (3.34 и 3.35 пг). Такое небольшое отклонение (1.6%) может быть связано с тем, что измерение количества ядерной ДНК у гибридов и их родительских видов производилось в разное время и с разными особями реперных видов. Это могло заметно повлиять на результаты наших измерений, так как размер генома, например у *Rana temporaria* из Ленинградской области, используемой в качестве репера, может варьировать от 10.0 до 10.5 пг (наши неопубликованные данные).

Сравнение размера генома у диплоидных партеногенетических видов гибридного происхождения с бисексуальными видами этого рода в целом не выявило заметных различий между ними. Количество ядерной ДНК у партеногенетических видов, как правило, не выходило за пределы изменчивости у родительских видов (3.26–3.44 пг и 3.17–3.54, соответственно; табл. 1). Однако если сравнивать средние значения, то размер генома у партеногенетических видов иногда совпадал со средними, полученными для родительских видов, а иногда несколько отличался от них. Так средний размер генома у *D. dahli* (Darevsky 1957) был равен 3.38 пг, а у родительских *D. mixta* и *D. portschinskii* (Kessler 1878) – 3.28 и 3.48 пг соответственно; *D. rostombekowi* (Darevsky 1957) – 3.35 пг, а у *D. r. raddei* (Boettger 1892) и *D. portschinskii* – 3.28 и 3.48 пг; *D. unisexualis* (Darevsky 1966) – 3.34 пг, а у *D. raddei nairensis* (Darevsky 1967) и *D. valentini* – 3.30 и 3.34 пг; *D. armeniaca* (Méhely, 1909) – 3.36 пг, а у *D. mixta* и *D. valentini* – 3.28 и 3.34 пг. Важно отметить, что измерение количества ядерной ДНК у партеногенетических и родительских видов производилось в разное время и с разными особями реперных видов, что могло повлиять на появление таких сравнительно небольших отличий от среднего, как, например, у *D. armeniaca* (до 1.5%).

Изучение триплоидных гибридов показало, что размер их генома примерно соответствует сумме среднего диплоидного размера генома материнского партеногенетического вида и гаплоидного генома отцовского вида. Так, триплоидный гибрид *D. armeniaca* × *D. r. nairensis* имел средний размер генома 4.99 пг, а сумма родительских геномов была равна 5.01 пг; у гибрида *D. armeniaca* × *D. valentini* 5.04 при расчетном 5.03 пг, соответственно; *D. dahli* × *D. portschinskii* (5.08 и 5.12 пг); *D. dahli* × *D. r. nairensis* (5.02 и 4.99 пг); *D. unisexualis* × *D. r. nairensis* (4.97 и 4.99 пг); *D. unisexualis* × *D. valentini* (5.05 и 5.01 пг). Единственное исключение составляли гибридные триплоиды *D. rostombekovi* × *D. r. raddei*, у которых количество ядерной ДНК было заметно (на 3.7%) выше расчётных значений (5.18 против 4.99 пг).

Изменчивость по размеру генома внутри выборок триплоидных гибридов (CV = 0.3–2.4%) в среднем была несколько выше, чем у большинства диплоидных партеногенетических видов (0.2–1.7%), но чуть ниже, чем у бисексуальных видов (0.5–4.9%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение полученных нами результатов с данными других авторов показало, что использование разных методов может давать сильно различающиеся результаты. Так, Чилингарян и Павлов (1961) определяли размер генома в клетках крови у скальных ящериц (относимых тогда к роду *Lacerta* Linnaeus 1758)

по методу Дише (Dische, 1931). Они установили, что среднее количество ядерной ДНК у партеногенетической *D. armeniaca* равно 6.05 пг, обоеполой *D. valentini* (“*Lecarta saxicola terentijevi*”) – 6.30 пг, и у их триплоидного гибрида – 13.29 пг. Эти значения оказались намного выше оценок, полученных нами в данной работе (среднее для *D. armeniaca* 3.36 пг, *D. valentini* – 3.34 пг, и их триплоидный гибрид – 5.04 пг). Большая разница между результатами может быть объяснена несовершенством метода Дише, использованного этими авторами.

Даревский и Куприянова (Darevsky, Kupriyanova, 1982) измеряли размер генома в эритроцитах трех особей скальных ящериц (Степанован, Армения) с использованием реакции Фёлгена (Feulgen, Rossenbeck, 1924). Среднее количество ядерной ДНК у партеногенетической *D. armeniaca* было равно 106.3 условным единицам, у обоеполой *D. portschinskii* – 108.2 и у триплоидного гибрида *D. dahli* × *D. portschinskii* – 140.0. Если пересчитать эти единицы на полученные нами средний размер генома у *D. armeniaca* (3.36 пг), то количество ядерной ДНК у *D. portschinskii* будет равно 3.42 пг и у триплоидного гибрида – 4.43 пг. Эти значения оказались достаточно близки к полученным нами данным для первого вида (3.48 пг), но сильно (на 14%) отличались от таковых полученных нами для этих гибридов (5.08 пг). Вероятно, это связано с тем, что измерения проводились при разных условиях окрашивания (клетки каждой особи окрашивались на отдельном слайде) и без сравнения с клетками реперного вида. При таком дизайне эксперимента результаты измерений количества ядерной ДНК, как правило, получаются неточными.

Позднее исследование размера генома с помощью проточной ДНК-цитометрии у скальных ящериц было проведено у четырех особей скальных ящериц из долины р. Мармарик в Армении (Darevsky et al., 1989). Была изучена одна особь партеногенетической *D. armeniaca*, два триплоидных гибрида *D. unisexualis* × *D. valentini* и один предполагаемый гибрид между партеногенетическими видами *D. unisexualis* и *D. armeniaca* (у партеногенетических видов изредка могут появляться фертильные самцы; Darevsky, Kupriyanova, 1982). Все изученные особи были собраны в одном локалитете, в который ранее была искусственно интродуцирована *D. valentini* (Darevsky, Danielyan, 1968). Позднее эти же авторы (Даревский и др., 1991) дополнительно изучили размер генома у одной особи *D. unisexualis* из этого же местонахождения. Все измерения были сделаны на той же приборной базе (лабораторная модель цитометра) и с использованием тех же реактивов, что и в нашей работе. Поэтому полученные в этой работе данные ($D. armeniaca$ – $0.57 \times 0.871 \times 6.8 = 3.38$ пг; *D. unisexualis* – 3.38 пг; триплоидные гибриды *D. unisexualis* × *D. valentini* – 5.21 пг) очень близки к нашим результатам (табл. 1).

Недавно Очкалова с соавторами (Ochkalova et al., 2022) представила данные по секвенированию ядерного генома *D. valentini* и оценила размер гаплоидного генома этого вида в 1.46 Гб. Эта оценка несколько отличается от наших результатов, так как, если использовать формулу, предложенную Дозелом с соавторами (Dolezel et al., 2003), то диплоидный размер генома у этого вида должен быть равен 2.99 пг, что несколько (на 11.1%) ниже нашей оценки (3.34 пг). Такая заметная разница может быть обусловлена рядом причин, но в качестве основных могут быть предложены две.

Во-первых, оценочное количество ядерной ДНК у использованных в нашем исследовании реперных видов может быть завышено. Например, мы считаем, что средний размер генома самца *Mus musculus* 6.8 пг (Bianchi et al., 1983). Но некоторые авторы оценивали размер гаплоидного генома этого вида в 2.5 Гб (т.е. $2n = 5.11$ пг; https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_029233825.1/), что существенно ниже (на 28.4%) нашей оценки.

Во-вторых, оценки размера генома по данным секвенирования могут существенно различаться у различных авторов. Например, количество ядерной ДНК в гаплоидном геноме у трёх секвенированных на данный момент особей травяной лягушки оценивалось в 3.7 Гб (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_905171725.1/), 4.1 Гб (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_905171775.1/) и 4.3 Гб (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_009802015.1/). Эти значительные различия (до 15%), вероятно, связаны со сложностями учёта количества повторяющихся последовательностей и с использованием различного программного обеспечения.

Важно отметить, что при использовании проточной ДНК-цитометрии и бромистого этидия в качестве красителя можно избежать тех сложностей, которые возникают при сравнении данных, полученных разными методами. Наши исследования подтвердили, что использование этого метода позволяет надёжно определить плоидность у каждой из изученных особей скальных ящериц. Такие же результаты ранее нами были получены при изучении диплоидно-полиплоидных комплексов, например, у амфибий (Borkin et al., 2004; Litvinchuk et al., 2010; Biriuk et al., 2016; Литвинчук и др., 2018, 2019).

Обращает на себя внимание гомогенность в вариабельности размера генома у диплоидных подвидов и видов скальных ящериц: 3.01–3.64 пг у обоеполых таксонов и 3.26–3.44 пг у партеногенетических гибридных видов. Нет больших различий между подвидами, видами и даже видовыми комплексами, как и между двуполовыми и партеногенетическими видами.

Не удалось обнаружить географической изменчивости (корреляцию размера генома с географическими координатами), несмотря на большую территорию, покрываемую изученными нами выборками,

включая весь Кавказский регион, Крым, Турцию и Иран (табл. 1; Рис. 1). Для примера укажем, что такая корреляция существует, например, у хвостатых земноводных в семействе Salamadridae Goldfuss 1820 (Litvinchuk et al., 2007).

Также мы не нашли корреляции с высотой мест обитания, хотя диапазон высот, откуда происходили выборки, простирался от уровня моря до 2000 м. Нет явной зависимости размера генома и от эколого-географических условий; например, от степени влажности климата, хотя одни виды явно тяготеют к более влажным, а другие к более сухим местам своего обитания. В литературе обсуждается возможная связь между размером генома и температурой среды у позвоночных животных (Canara et al., 2020), а также температурой и влажностью среды у насекомых (Gregory et al., 2013).

Изучение эволюционных взаимоотношений между видами скальных ящериц послужило основой для выработки универсальной теории сетчатого (= гибридогенного) видообразования (Боркин, Даревский, 1980). Эта теория объясняет происхождение полиплоидных видов животных за счёт гибридизации. Согласно ей появление диплоидных партеногенетических линий в результате естественной межвидовой гибридизации между близкородственными обоеполыми видами — это первый этап сетчатого видообразования. Второй этап — это возникновение аллотриплоидных форм как результат гибридизации материнских диплоидных партеногенетических и отцовских обоеполых видов. На третьем этапе плодовые триплоидные самки спариваются с самцами обоеполых видов и, в конце концов, дают начало новому обоеполему тетраплоидному виду.

Действительно, современные исследования подтверждают, что межвидовая гибридизация — широко распространенное явление во многих группах животных (Боркин, Литвинчук, 2013). Но, как правило, гибридизация между близкородственными видами наземных позвоночных животных на границах ареалов (парапатрия) или в зонах их перекрытия (симпатрия) не приводит к образованию ни партеногенетических линий, ни полиплоидных особей. Например, у амфибий находки полиплоидных особей в зонах межвидовой гибридизации диплоидных видов крайне редки (Литвинчук и др., 2016). У рептилий полиплоидные особи в зонах гибридизации диплоидных обоеполых видов пока вообще не были обнаружены.

Тем не менее большинство изученных полиплоидных линий среди позвоночных животных имеют гибридное происхождение (Литвинчук и др., 2016; Stöck et al., 2021). Объясняется это, по-видимому, тем, что они появляются только в том случае, если гибридизация происходит между филогенетически удалёнными видами (Dufresnes et al., 2019, 2021). Репродуктивная изоляция между видами

развивается постепенно за счет накопления множества “барьерных генов”, каждый из которых оказывает лишь небольшой эффект. Когда виды молодые, их геномы могут легко смешиваться без полиплоидизации. Однако, если время дивергенции между ними сравнительно большое, то поток генов между ними становится чрезвычайно ограниченным, так как многие из генов уже не могут нормально функционировать у гибридов (Dufresnes et al., 2021).

В этом случае единственный выход для таких гибридов — это переход к одному из типов клонального размножения, таким как партеногенез, гиногенез, кредитогенез и др. (Литвинчук, 2021). Однако при таких способах размножения происходит быстрое накопление вредных мутаций (“хрупковик Мюллера”; Muller, 1932), что может привести к значительным затруднениям в размножении и в итоге к вымиранию вида. Выход из этой ситуации — это переход к полиплоидии (увеличения количества геномов приводит к уменьшению влияния вредных мутаций). Например, у зеленых лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger 1843 аномалии семенников у триплоидных гибридов встречаются значительно реже, чем у диплоидных (Litvinchuk, 2018).

Однако, в отличие от многих других групп рептилий, у скальных ящериц облигатных триплоидных линий не обнаружено. Лишь изредка в зонах контакта партеногенетических и обоеполюх видов могут появляться единичные полиплоидные особи, которые, как правило, стерильны (Danielyan et al., 2008). Вероятно, такая ситуация связана с тем, что этот процесс находится только в начале своего эволюционного пути (Arakelyan et al., 2023). Однако важно отметить, что, в отличие от рыб и амфибий, среди рептилий в природных условиях пока вообще не выявлено ни одного тетраплоидного вида. Исходя из этого, можно сделать вывод, что пресмыкающиеся (как и в целом амниоты) имеют какие-то внутренние (вероятно генетические) ограничения, препятствующие переходу к третьему последнему этапу сетчатого видообразования.

БЛАГОДАРНОСТИ

В статье использованы полевые сборы и лабораторные измерения И.С. Даревского (1924–2009), Ф.Д. Даниеляна (1938–2021) и Ю.М. Розанова (1938–2021), без которых эту работу невозможно было бы выполнить. Также мы очень благодарны К.Д. Мильто, К.Ю. Лотиеву, М.С. Аракелян, А.А. Иванову и К.А. Матушкиной за неоценимую помощь при проведении полевых и лабораторных исследований, а также Д.В. Скоринову и И.А. Мартиросян за ценные комментарии и рецензирование этой статьи.

ВКЛАД АВТОРОВ

Авторы внесли равный вклад в написание статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы ЗИН РАН № 122031100282-2 (Л.Я. Боркин, И.В. Доронин) и частично (А.А. Кидов, В.О. Ерашкин) за счет средств Программы развития РГАУ — МСХА имени К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030».

СОБЛЮДЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией Российского государственного аграрного университета — МСХА имени К.А. Тимирязева по биоэтике (протокол № 1 от 06.09.2019).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аззелл Т.М., Даревский И.С., 1974. Доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов кавказских скальных ящериц рода *Lacerta* // Журнал общей биологии. Т. 35. № 4. С. 553–561.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. Т. 16. № 4. С. 485–507.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., 2013. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Труды Зоологического института РАН. Приложение 2. С. 83–139.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., 2022. Памяти Юрия Михайловича Розанова (1938–2021) // Современная герпетология. Т. 22. № 3/4. С. 166–182.
- Даревский И.С., Даниелян Ф.Д., Розанов Ю.М., Соколова Т.М., 1991. Внутриклональное спаривание и его вероятное эволюционное значение в группе партеногенетических видов скальных ящериц рода *Archaeolacerta* // Зоологический журнал. Т. 70. № 5. С. 63–74.
- Доронин И.В., 2015. Систематика, филогения и распространение скальных ящериц надвидовых комплексов *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*. Дис. ... канд. биол. наук. ЗИН РАН. 371 с.

- Литвинчук С.Н., 2021. Видообразование и гибридизация у амфибий Палеарктики. Дунаев Е.А., Поярков Н.А. (Ред.), Вопросы герпетологии. М.: КМК Scientific Press. С. 170–172.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., Пасынкова Р.А., Розанов Ю.М., 2016. Природная полиплоидия у амфибий // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Сер. 3. Биология. № 3. С. 77–86.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Мазена Г.А., Розанов Ю.М., 2018. Размер генома и распространение диплоидных и полиплоидных зелёных жаб рода *Bufo* в Узбекистане и Туркменистане // Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 88–101.
- Литвинчук С.Н., Скоринов Д.В., Пасынкова Р.А., Кидов А.А., Матушкина К.А., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М., 2019. Полиплоидное видообразование у азиатских зелёных жаб рода *Bufo* (Bufonidae) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Пенза. № 1 (25). С. 80–93.
- Розанов Ю.М., Виноградов А.Е., 1998. Прецизионная ДНК-цитометрия: исследование индивидуальной вариабельности размера генома животных // Цитология. Т. 40. № 8/9. С. 792–799.
- Чилингарян А.А., Павлов Е.Ф., 1961. Количественные измерения содержания ДНК в ядрах эритроцитов крови у межвидовых гибридов птиц и рептилий // Доклады академии наук Армянской ССР. Т. 32. № 1. С. 55–60.
- Abdala C.S., Baldo D., Juárez R.A., Espinoza R.E., 2016. The first parthenogenetic pleurodont iguanian: a new all-female *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from Western Argentina // Copeia. V. 104. № 2. P. 487–497.
- Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero M.A., Mozaffari O., Böhme W., Harris D.J., Freitas S., Rödder D., 2013. Cryptic speciation patterns in Iranian rock lizards uncovered by integrative taxonomy // PLoS ONE. V. 8. № 12. P. e80563.
- Arakelyan M., Spangenberg V., Petrosyan V., Ryskov A., Kolomiets O., Galoyan E., 2023. Evolution of parthenogenetic reproduction in Caucasian rock lizards: A review // Current Zoology. V. 69. P. 128–135.
- Arribas O.J., 1999. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and Near East (*Archaeolacerta* Mertens, 1921 sensu lato) and their relationships among the Eurasian lacertid radiation // Russian Journal of Herpetology. V. 6. № 1. P. 1–22.
- Bezy R.L., 1972. Karyotypic variation and evolution of the lizards in the family Xantusiidae // Contributions in Science. V. 227. P. 1–29.
- Bianchi N.O., Redi C., Garagna C., Capanna E., Manfredi-Romanini M.G., 1983. Evolution of the genome size in *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) // Journal of Molecular Evolution. V. 19. P. 362–370.
- Bickham J.W., Hanks B.G., 2009. Diploid-triploid mosaicism and tissue ploidy diversity within *Platemys platycephala* from Suriname // Cytogenetic and Genome Research. V. 127. P. 280–286.
- Bickham J.W., Tucker P.K., Legler J.M., 1985. Diploid-triploid mosaicism: an unusual phenomenon in side-necked turtles (*Platemys platycephala*) // Science. V. 227. P. 1591–1593.
- Biriuk O.V., Shabanov D.A., Korshunov A.V., Borkin L.J., Lada G.A., Pasynkova R.A., Rosanov J.M., Litvinchuk S.N., 2016. Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in north-eastern Ukraine // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 54. № 3. P. 215–225.
- Bogart J.P., 1980. Evolutionary implications of polyploidy in amphibians and reptiles. Lewis W.H. (ed.). Polyploidy: Biological Relevance. New York and London: Plenum Press. P. 341–378.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., 1996. Spontaneous triploidy in the crested newt, *Triturus cristatus* (Salamandridae) // Russian Journal of Herpetology. V. 3. № 2. P. 152–156.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Milto K.D., 2001. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia-Reptilia. V. 22. № 4. P. 387–396.
- Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Shabanov D.A., Zinenko A.I., 2004. Mass occurrence of polyploidy green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russian Journal of Herpetology. V. 11. № 3. P. 194–213.
- Canapa A., Biscotti M.A., Barucca M., Carducci F., Carotti E., Olmo E., 2020. Shedding light upon the complex net of genome size, genome composition and environment in chordates // The European Zoological Journal. V. 87. № 1. P. 192–202.
- Cole C.J., Taylor H.L., Baumann D.P., Baumann P., 2014. “Neaves’ whiptail lizard: the first known tetraploid parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae) // Breviora. V. 539. P. 1–19.
- Cole C.J., Taylor H.L., Neaves W.B., Baumann D.P., Newton A., Schnittker R., Baumann P., 2017. The second known tetraploid species of parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae): description, reproduction, comparisons with ancestral taxa, and origins of multiple clones // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. V. 161. № 8. P. 285–321.
- Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I., 2008. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // Amphibia-Reptilia. V. 29. P. 487–504.
- Dar T.-Ul.-H., Rehman R.-Ul. (eds.), 2017. Polyploidy: Recent Trends and Future Perspectives. Springer.

- Darevsky I.S., Danielyan F.D., 1968. Diploid and triploid progeny arising from natural mating of parthenogenetic *Lacerta armeniaca* and *L. unisexualis* with bisexual *L. saxicola valentini* // Journal of Herpetology. V. 2. № 3–4. P. 65–69.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., 1982. Rare males in parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely // Vertebrata Hungarica. V. 21. P. 69–75.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Bakradze M.A., 1978. Occasional males and intersexes in parthenogenetic species of Caucasian Rock Lizards (genus *Lacerta*) // Copeia. № 2. P. 201–207.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Uzzell T., 1985. Parthenogenesis in reptiles. Gans C., Billet F. (eds). Biology of Reptiles. V. 15. New York: Wiley J. and Sons. P. 411–526.
- Darevsky I.S., Danielyan F.D., Sokolova T.M., Rozanov Y.M., 1989. Intraclonal mating in the parthenogenetic lizard species *Lacerta unisexualis*. Dawley R.M., Bogart J.P. (eds). Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates. Bulletin of the NY State Museum, New York. P. 228–235.
- Dische Z., 1931. Nachweis und Bestimmung der Thymonukleinsäure. Abderhalden E., Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Wien. Abt. 5. T. 2. Hf. 16. P. 18–29.
- Dolezel J., Bartos J., Voglmayr H., Greilhuber J., 2003. Nuclear DNA content and genome size of trout and human // Cytometry A.V. 51. № 2. P. 127–128.
- Dufresnes C., Mazepa G., Jablonski D., Oliveira R.C., Wenseleers T., Shabanov D.A., Auer M., Ernst R., Koch C., Ramírez-Chaves H.E. Mulder K.P., Simonov E., Tiutenko A., Kryvokhyzha D., Wennekes P.L., Zinenko O.I., Korshunov O.V., Al-Johany A.M., Peregonsev E.A., Masroor R., Betto-Colliard C., Denoël M., Borkin L.J., Skorinov D.V., Pasynkova R.A., Mazanaeva L.F., Rosanov J.M., Dubey S., Litvinchuk S., 2019. Fifteen shades of green: The evolution of *Bufo* toads revisited // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 141. P. 106615.
- Dufresnes C., Strachinis I., Suriadna N., Mykitynets G., Cogălniceanu D., Székely P., Vukov T., Arntzen J.W., Wielstra B., Lymberakis P., Geffen E., Gafny S., Kumlutaş Y., Ilgaz Ç., Candan K., Mizsei E., Szabolcs M., Kolenda K., Smirnov N., Géniez P., Lukanov S., Crochet P.-A., Sylvain D., Perrin N., Litvinchuk S.N., Denoël M., 2019a. Phylogeography of a cryptic speciation continuum in Eurasian spadefoot toads (*Pelobates*) // Molecular Ecology. V. 28. № 13. P. 3257–3270.
- Dufresnes C., Brelsford A., Jeffries D.L., Mazepa G., Suchan T., Canestrelli D., Nieceza A., Fumagalli L., Dubey S., Martínez-Solano I., Litvinchuk S.N., Vences M., Perrin N., Crochet P.-A. 2021. Mass of genes rather than master genes underlie the genomic architecture of amphibian speciation // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 118. № 36. P. e2103963118.
- Feulgen R., Rossenbeck H., 1924. Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nukleinsäure vom Typus der Thymonukleinsäure und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten // Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie. V. 135. P. 203–248.
- Fick S.E., Hijmans R.J., 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. V. 37. № 12. P. 4302–4315.
- Freitas S., Rocha S., Campos J., Ahmadzadeh F., Corti C., Sillero N., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Arakelyan M., Harris D.J., Carretero M.A., 2016. Parthenogenesis through the ice ages: a biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 102. P. 117–127.
- Freitas S.N., Harris D.J., Sillero N., Arakelyan M., Butlin R.K., Carretero M.A., 2019. The role of hybridisation in the origin and evolutionary persistence of vertebrate parthenogens: a case study of *Darevskia* lizards // Heredity. V. 123. P. 795–808.
- Girnyk A.E., Vergun A.A., Semyenova S.K., Guliaev A.S., Arakelyan M.S., Danielyan F.D., Martirosyan I.A., Murphy R.W., Ryskov A.P., 2018. Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* // BMC Genomics. V. 19. № 1. P. 979.
- Gregory T.R., Nathwani P., Bonnett T.R., Huber D.P.W., 2013. Sizing up arthropod genomes: an evaluation of the impact of environmental variation on genome size estimates by flow cytometry and the use of qPCR as a method of estimation // Genome. V. 56. № 9. P. 505–510.
- Hardy L.M., Cole C.J., 1998. Morphology of a sterile, tetraploid, hybrid whiptail lizard (Squamata: Teiidae: *Cnemidophorus*) // American Museum Novitates. V. 3228. P. 1–16.
- Kearney M., Fujita M.K., Ridenour J., 2009. Lost sex in the reptiles: Constraints and correlations. I. Schön I., Martens K., Dijk P. (eds). Lost Sex. Springer. P. 447–474.
- Lamborot M.M., Manzur E., Alvarez-Sarret E., 2006. Triploidy and mosaicism in *Liolaemus chiliensis* (Sauria: Tropiduridae) // Genome. V. 49. P. 445–453.
- Litvinchuk S.N., 2018. Testicular anomalies in the hybridogenetic frog *Pelophylax esculentus* (Amphibia: Anura: Ranidae). Vershinin V.L., Vershinina S.D. (eds). The Second International Conference “Amphibians and Reptiles Anomalies and Pathology: Methodology, Evolutionary Significance, Monitoring and Environmental Health”. KnE Life Science. P. 92–96.
- Litvinchuk S.N., Kazakov V.I., Pasynkova R.A., Borkin L.J., Kuranova V.N., Rosanov J.M., 2010. Tetraploid green toad species (*Bufo pewzowi*) from the Altay Mountains: The first record for Russia // Russian Journal of Herpetology. V. 17. № 4. P. 290–298.

- Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J.*, 2007. Correlations of geographic distribution and temperature of embryonic development with the nuclear DNA content in the Salamandridae (Urodela, Amphibia) // *Genome*. V. 50. № 4. P. 333–342.
- Lutes A.A., Baumann D.P., Neaves W.B., Baumann P.*, 2011. Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 108. № 24. P. 9910–9915.
- Mason A.S., Pires J.C.*, 2015. Unreduced gametes: meiotic mishap or evolutionary mechanism? // *Trends in Genetics*. V. 31. № 1. P. 5–10.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Danielyan F.D.*, 1992. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // *Genetica*. V. 87. № 1. P. 53–62.
- Muller H.J.*, 1932. Some genetic aspects of sex // *American Naturalist*. V. 66. № 703. P. 118–138.
- Murphy R.W., Fu J., Macculloch R.D., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A.*, 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // *Zoological Journal of Linnean Society*. V. 130. P. 527–549.
- Ochkalova S., Korchagin V., Vergun A., Urin A., Zilov D., Ryakhovsky S., Girnyk A., Martirosyan I., Zhernakova D.V., Arakelyan M., Danielyan F., Kliver S., Brukhin V., Komissarov A., Ryskov A.*, 2022. First genome of rock lizard *Darevskia valentini* involved in formation of several parthenogenetic species // *Genes*. V. 13. P. 1569.
- Pensabene E., Augstenová B., Kratochvíl L., Rovatsos M.*, 2024. Differentiated sex chromosomes, karyotype evolution, and spontaneous triploidy in carphodactylid geckos // *Journal of Heredity*. V. 115. № 3. P. 262–276.
- Stöck M., Dedukh D., Reifová R., Lamatsch D.K., Starostová Z., Janko K.*, 2021. Sex chromosomes in meiotic, hemiclinal, clonal and polyploid hybrid vertebrates: along the ‘extended speciation continuum’ // *Philosophical Transactions of the Royal Society B.V.* 376. P. 20200103.
- Tarkhnishvili D., Gabelaia M., Adriaens D.*, 2020. Phenotypic divergence, convergence and evolution of Caucasian rock lizards (*Darevskia*) // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 130. P. 142–155.
- Trifonov V.A., Paoletti A., Caputo Barucchi V., Kalinina T., O’Brien P.C.M., Ferguson-Smith M.A., Giovannotti M.*, 2015. Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae) // *PLoS ONE*. V. 10. № 7. P. e0132380.
- Uzzell T., Darevsky I.S.*, 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications // *Copeia*. № 2. P. 204–222.
- Uetz P.* (ed.), 2024. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>. Accessed February 28, 2024.
- Yanchukov A., Tarkhnishvili D., Erdolu M., Şahin M.K., Candan K., Murtskhvaladze M., Gabelaia M., Iankoshvili G., Barateli N., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Matur F., Çolak F., Arakelyan M., Galoyan E.*, 2022. Precise paternal ancestry of hybrid unisexual ZW lizards (genus *Darevskia*: Lacertidae: Squamata) revealed by Z-linked genomic markers // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 136. P. 293–305.

GENOME SIZE VARIATION IN DIPLOID AND POLYPLOID MOUNTAIN LIZARDS OF THE GENUS *DAREVSKIA* (LACERTIDAE, SQUAMATA)

S. N. Litvinchuk^{1,2*}, N. D. Aksyonov¹, L. J. Borkin³, I. V. Doronin³, V. O. Erashkin⁴, A. A. Kidov⁴

¹*Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 196064 Russia*

²*Dagestan State University, Makhachkala, 367025 Republic of Dagestan, Russia*

³*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia*

⁴*Russian State Agrarian University – K.A. Timiryazev Moscow Agricultural Academy, Moscow, 127550 Russia*

*e-mail: litvinchukspartak@yandex.ru

The study of genome size variation in cells of vertebrates using the DNA flow cytometry makes it possible to precisely determine polyploid individuals, which is extremely important when studying the processes of reticulate speciation. In addition, in many groups of vertebrates, closely related species often differ in the nuclear DNA content. Therefore, the purpose of our study was to explore the variability of genome size and ploidy in populations of 29 species and subspecies of mountain lizards of the genus *Darevskia*, as well as their hybrids. As a result of the study, the range of variability in individuals of different ploidy (91% of diploid and 9% of triploid individuals) was established not to overlap. Among diploid species, no correlation was found between the nuclear DNA content and phylogenetic relationships, geographic coordinates, altitude, average annual temperatures and precipitation. Representatives of all studied species complexes (with the exception of *D. adjarica*) had approximately the same limits of variability. Two species (*D. derjugini* and *D. saxicola*) show significant intraspecific variability. Comparisons of the genome size of parthenogenetic and bisexual species generally revealed no noticeable differences between them. Studies of triploid hybrids have shown that their genome size as a whole roughly corresponds to the sum of the average size of the diploid genome of the maternal parthenogenetic species and the haploid genome of the paternal species. The variability of genome sizes within samples of triploid hybrids was on average slightly higher than in most parthenogenetic species, but some lower than in bisexual species. The paper discusses peculiarities of reticulate speciation in this group of animals.

Keywords: nuclear DNA content, flow DNA cytometry, polyploidy, reticulated speciation, reptiles

TAXONOMIC DIVERSITY AND BIOGEOGRAPHY OF THE SNAKES IN THE ARALO-CASPIAN BASIN

© 2024 K. D. Milto*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb., 1, St. Petersburg, 199034 Russia

**e-mail: coluber@zin.ru*

Received May 27, 2024

Revised June 17, 2024

Accepted July 10, 2024

Snake diversity of the Aralo-Caspian basin includes 61 species in 8 families, being composed of local faunas of the Northern Caspian Depression, the Greater Caucasus and Ciscaucasia, the Lesser Caucasus and Transcaucasia, the Alborz and Turkmeno-Khorasan mountains, the Aralo-Caspian Isthmus, the deserts and mountains of Middle Asia and the plains of the Aral Sea region. Regions with the richest snake diversity are Alborz, Turkmeno-Khorasanian Mountains and Transcaucasia. The snake fauna is composed of 25 biogeographic groups; all diversity of the distribution patterns is described by 10 main chorotype groups and 36 basic chorotypes. The most common element is Mediterranean (12 species), as well as Armeno-Iranian (7 species). Delta-diversity grows in the latitudinal direction, from the plains of the Aral Sea region and the North Caspian Lowland to the mountain systems of the Iranian Plateau. The level of species endemism is 25%. Six of the fourteen endemics live in the Alborz Mountains.

Keywords: Serpentes, biodiversity, zoogeography, chorotypes, faunistic element, Middle Asia, Western Asia

DOI: 10.31857/S0044513424110041, **EDN:** tkzrpu

The Aralo-Caspian region is a lowland depression in the Middle and partly Western Asia and surrounded by mountain ridges of the Great and Lesser Caucasus, Alborz, Turkmeno-Khorasan, Paropamisus, northern Hindu Kush, Tien-Shan and Pamiro-Alay. The Aralo-Caspian Depression is around of Aral and Caspian Sea and includes two unequal in size, Caspian and Turan depressions. The Caspian Depression encompassing the northern part of the Caspian Sea and bordered by the Caucasus in the west and Ustyurt Plateau in the east. The Turan Depression bordered in the north by Turgay Plateau and Mugodzhar Hills, by Kopet Dag and Paropamisus in the south, by Tien Shan and Pamiro-Alay in the south-east, and by Chu-Ily Mountains and Betpak-Dala in the east. In general, the snake fauna is composed by species of northern deserts and mountains of the Central Asia and the Eastern Mediterranean. The herpetofauna of these vast territory is relatively well studied, with the exception of its southernmost part. Further study of the biodiversity of mountain systems of the Paropamisus and Hindu Kush is required, which still remain underexplored and the species list is incomplete. The species diversity and biogeographic relations of ophidiofauna of the Aralo-Caspian basin within the Caspian and Turanian lowlands and adjacent mountainous regions will be considered here.

MATERIAL AND METHODS

The species diversity on of the snake fauna and their distribution have been described in numerous monographs on the herpetofauna of the USSR, Caucasus, Iran, Middle East and Western Palaearctic (Terentyev, Chernov, 1949; Chernov, 1959; Bannikov et al., 1977; Latifi, 1991; Tuniev et al., 2009, 2019; Sindaco et al., 2013; Rajabizadeh, 2018; Egan, 2022). Physiogeographic maps of the Caucasus, northern Iran, and Middle Asia were used to clarify the distribution and species list of each region. The previously proposed schemes of zoogeographic and herpetofaunistic zoning of the Northern Eurasia, territory of the USSR, Middle Asia with adjacent territories were also used to describe the ophidiofaunas of different zoogeographic provinces (Kryzhanovsky, 1965; Szczerbak, 1981, 1982, 2003; Bobrov, Aleshchenko, 2001, 2001a; Ravkin et al., 2010; Sindaco et al., 2013). Arealography was based on the analysis of the current distribution of each species, analyzing its entire range and presence/absence in certain regions of the Aralo-Caspian basin. Chorotypes were classified according to previously proposed (Gorodkov, 1984; Sindaco et al., 2000, 2013; Taglianti et al., 1999), or new combinations were used. The classification of biogeographic groups for this region was created based on those previously proposed for various groups of animals

with modifications (Darevsky, 1957, 1959, 1981; Anderson, 1968; Spitzenberger, Bauer, 1979; Tchernov, 1992; Ataev et al., 1994; Fet, 1994; Mikhailov, Fet, 1994; Tuniyev, 1995; Disi, Boehme, 1996; Borisov, 2009; Mazanayeva, Tuniyev, 2011). Comparison of species diversity from different units is estimated using a standard similarity index. Sørensen’s Quotient of Similarity: $2 \times \text{number of taxa common to both areas} / \text{sum of totals of taxa from both areas}$, expressed as a percentage (Sørensen, 1948).

RESULTS AND DISSCUSSION

Taxonomic diversity. Species diversity of snakes (Serpentes) of Aralo-Caspian basin are composed by 61 species from 8 families. Two species from two families of blind snakes (Scolophoridae): Leptotyphlopidae и Typhlopidae opposite to all others snakes (Alethinophidia) and number 59 species. Primitive recent snakes (Henophidia) represented only by 5 species from one family (Boidae), while the vast majority belong to advanced snakes (Caenophidia) who are 54 species from 5 families. The true colubrids (Colubridae) and vipers (Viperidae) are most diverse groups and represented by 31 and 16 species respectively. Three species of the sand snakes (Psammophiidae), two species of water snakes (Natricidae) and two species of elapids (Elapidae) rounding out the list.

Local faunas and gamma diversity. Eleven geographical units belonging to the Aralo-Caspian region and possessing characteristic ophidiofauna were identified.

The snake fauna of the Aral-Caspian Basin is composed of the faunas of the North Caspian Lowland (11 species), Great Caucasus and Ciscaucasia (23 species), Lesser Caucasus and Transcaucasia (29 species), Alborz (39 species), Turkmeno-Khorasanian Mountains (29 species), Paropamisus and Hindu Kush (23 species), Karakum Desert (19 species), Kyzylkum Desert (16 species), Aralo-Caspian Isthmus (13 species), North-East Aral Lowland (10 species), Tien-Shan and Pamiro-Alay (18 species). The most species-rich regions are the Alborz with piedmont plain, Turkmeno-Khorasanian Mountains and the Transcaucasia (Table 1).

Richness of species and genera. The higher richness of snakes in Aralo-Caspian basin was found primarily at the species level. Generic richness in three regions was identical (14 genera). In North Caspian Lowland and North-East Aral Lowland, there were fewer species. In Kyzylkum Desert were a lower average number of species per genera (1.14 species genus vs. 1.71 in Lesser Caucasus and Transcaucasia). The maximal richness is accounted for by two genera, *Eirenis* and *Vipera*, wich contain 6 of the 8 total species in the Alborz and 5 of the 7 total species in the Lesser Caucasia and Transcaucasia, respectively. 16 genera had single species per genus represented. Colubrids were the most speciose group in all subregions, whereas leptotyphlopids were most rare component in snake fauna. The North Caspian Lowland, Aralo-Caspian Isthmus and North-East Aral Lowland lacked leptotyphlopids, typhlopids and elapids, of which the others sites usually had 1–2 species (Table 2).

Table 1. Number of the snake species in subregions of Aralo-Caspian basin

Subregion	Family								Total
	Leptotyphlopidae	Typhlopidae	Boidae	Colubridae	Natricidae	Psammophiidae	Elapidae	Viperidae	
North Caspian Lowland	–	–	2	3	2	2	–	2	11
Great Caucasus and Ciscaucasia	–	1	2	12	2	1	–	5	23
Lesser Caucasus and Transcaucasia	–	1	1	15	2	2	–	8	29
Alborz	1	1	3	21	2	3	2	6	39
Turkmeno-Khorasanian Mountains	–	1	3	16	1	3	1	3	28
Paropamisus and Hindu Kush	–	1	3	11	1	2	1	4	23
Karakum Desert	–	1	2	10	1	2	1	2	19
Kyzylkum Desert	–	1	2	7	1	1	1	3	16
Aralo-Caspian Isthmus	–	–	2	5	2	1	–	3	13
North-East Aral Lowland	–	–	1	4	2	1	–	2	10
Tien-Shan and Pamiro-Alay	–	1	2	7	1	1	1	5	18

Table 2. Comparison of generis and species richness in the 11 subregions of study area

Subregion	Richness			
	species	genera	species/genera	endemic species
North Caspian Lowland	11	8	1.38	—
Great Caucasus and Ciscaucasia	23	14	1.64	2
Lesser Caucasus and Transcaucasia	29	17	1.71	3
Alborz	39	23	1.70	2
Turkmeno-Khorasanian Mountains	29	20	1.45	2
Paropamisus and Hindu Kush	23	17	1.35	?
Karakum Desert	19	15	1.27	—
Kyzylkum Desert	16	14	1.14	—
Aralo-Caspian Isthmus	13	10	1.30	—
North-East Aral Lowland	10	8	1.25	—
Tien-Shan and Pamiro-Alay	18	14	1.29	2

Zoogeographic zoning. Wide territory of Aralo-Caspian basin traditionally divided into seven zoogeographic provinces (after Kryzhanovsky, 1965): Caspian (20 snake species), Caucasian (24 species), Hyrcanian (20 species), Irano-Azerbaijani mountain (42 species), Turanian desert (19 species), Kazakh (13 species) and Afghano-Turkestanian (28 species). The Irano-Azerbaijani mountain province has the highest number of species in Aralo-Caspian basin. The diversity of the Afghano-Turkestanian province remains underestimated. The whole territory of Aralo-Caspian region, according to herpeto-geographical zoning data, belongs to the Arid Mediterranean-Central Asian subregion (Szczerbak, 1981), or is divided into four sub-regions (Bobrov, Aleshchenko, 2001), with the majority of the territory falling into the Saharo-Gobian subregion (39 species), the significant part — on the Eurasian steppe (13 species), and, to a lesser extent, on the Mediterranean mountain-forest (22 species), Central Asian desert (43 species) and Central Asian mountain (11 species). Nevertheless, the most significant contribution to diversity is made precisely by the West Asian desert subregion.

Chorotype classification. Five major groups of chorotypes emerged from this study: 1. species widely distributed in Palaearctic

2. species from Mediterranean region
3. species widely or strictly distributed in West Asia
4. species distributed or extending Central Asia
5. species distributed in Paleotropics and extending to Palaearctic

Distribution patterns of species with Paleotropical extension and mainly distributed in Paleotropics referred to same major group. Species widely distributed in the West Asia and locally distributed in Armenian Upland and Iranian Plateau merged to one group. Species distributed in countries of Eastern Mediterranean, Caucasus and

Transcaucasia referred to one big Mediterranean group. Small portion of species distributed mainly in regions of Central and Middle Asia provisionally referred to Central Asian group.

Palaearctic chorotypes

1. West Palaearctic. Chorotype of species wide distributed in the Europe, North Africa and South-West Asia.
2. East Palaearctic. Chorotype of species widespread in Middle and Central Asia and Siberia with penetration into Eastern Europe.

Mediterranean chorotypes

1. East Mediterranean. Chorotype of species distributed in the eastern part of Mediterranean including Anatolia, Armenian highland, Levant, Balkans and Caucasus.
2. Caucasian. Chorotype of species with Caucasian and Transcaucasian distribution.

West Asian chorotypes

1. Saharo-Sindian. Chorotype of species widespread from Sahara to the Sind through Arabia.
2. West Asian. Chorotype of species occurring in the Middle East including Levant, Hyrcania, Mesopotamia, Armenian and Iranian highlands with penetration into Turan and Afghanistan.

Central Asian chorotypes

1. Middle Asian. Chorotype of species distributed in the Middle Asia with extension to Iran and Central Asia.
2. Central Asian. Chorotype of species occurring in the Central Asia with extension to the Aralo-Caspian Depression.

Paleotropical chorotypes

1. South Asian. Chorotype of species distributed in the Indian subcontinent, Pakistan, Afghanistan with extension to the Aralo-Caspian Depression.

2. Afroasiatic. Chorotype of species widespread in East and North Africa, Middle East, Turan, Afghanistan and Pakistan.

Chorology and biogeographic groups. Snake diversity is unevenly distributed in the study area. The maximum diversity is recorded for Transcaucasia, Northern Iran and Afghanistan. The largest number of biogeographic groups of species is represented here. All diversity of distributional patterns is described by 10 main chorotype groups and 36 basic chorotypes (Table 3). Which, in turn, are formed into 25 faunistic elements, or biogeographic groups (Western Palaearctic, Eastern Palaearctic, Afro-Sindian, Saharo-Sindian, Irano-Sindian, Turano-Sindian, Mediterranean, Transcaucasian, Caucasian, West Asian, Mesopotamian, Armenian, Armeno-Iranian, Iranian, Hyrcanian, Hyrcano-Khorasanian, Turkmeno-Khorasanian, Irano-Afghanian, Turanian, Turano-Turkestanian, Hissaro-Zeravshanian, Hissaro-Alaian, Indo-Turanian, Indo-Oriental). Of these, 11 are West Asian chorotypes (27 species); 3 East Mediterranean (15 species); 3 South Asian (6 species); 3 Central Asian (3 species); 2 Middle Asian (2 species); 2 Palaearctic (6 species) and 1 Afroasiatic (2 species). The Mediterranean group included species that have a significant part of the range in the Eastern Mediterranean and a probable mediterranean origin. A new Armeno-Iranian group is also proposed for species that have a compact distribution in the Armenian and Iranian Highlands. Species widely distributed in the Middle Asia, Afghanistan and Pakistan are assigned to the West Asian, or South Palaearctic group. Wide distributed species of the deserted areas from Sahara to Southern Pakistan traditionally refer to Saharo-Sindian group. The most common element is Mediterranean (12 species), as well as Armeno-Iranian (7 species). The faunistic core is formed by West Asian and Mediterranean species. Wide distributed Palaearctic species are 6; species with South Asian distributional type are 6; the number of Caucasian (including Transcaucasian) species is 5, while the number of Central Asian species is insignificant.

Delta diversity. The similarity of local faunas is determined by the presence of common species in each unit. Zoogeographical similarity is determined by the presence of common faunal elements. The Caucasus, Transcaucasia and Alborz characterized by predominance of Mediterranean faunal element. Northern regions such as North Caspian Lowland, Aralo-Caspian Isthmus, North-East Aral Lowland and Caucasus have maximal percent of species with palaearctic distribution. Transcaucasia region and Alborz mountain system are characterized by higher number of Armeno-Iranian species. Hyrcano-Khorasanian element presents respectively in Alborz and Turkmeno-Khorasanian mountains. The real diversity of Paropamisus and northern Hindu Kush mountains still unknown, only 23 snake

species currently registered there. Snakes conform to the prediction that latitudinal position and attendant higher mean annual temperature, precipitation and primary productivity correlates with increasing species richness. Δ -diversity grows in the latitudinal direction, from the plains of the Aral Sea region and the North Caspian Lowland to the mountain systems of the Iranian Plateau. The broad latitudinal gradient is however disrupted by high percentage of species restricted to the Alborz and Turkmeno-Khorasanian Mountains. Furthermore, high levels of biodiversity are also recorded in the Eastern Transcaucasia.

Endemism. The study area has a moderate level of species endemism, which is 25%. Fifteen species from three families are endemic (*Eryx elegans*, *Eryx vittatus*, *Eirenis medus*, *Eirenis walteri*, *Oligodon transcaspicus*, *Platycephalus atayevi*, *Zamenis persicus*, *Montivipera latiffi*, *Montivipera wagneri*, *Vipera darevskii*, *Vipera dinniki*, *Vipera kaznakovi*, *Vipera pontica*, *Gloydus caucasicus*, *Gloydus rickmersi*). Eight groups of endemics identified from this study (Transcaucasian, Caucasian, Armenian, Hyrcanian, Hyrcano-Khorasanian, Turkmeno-Khorasanian, Hissaro-Zeravshanian and Hissaro-Alaian). The Alborz Mountains had substantially more endemic species than others sites. The Alborz Mountains, distinguished by the highest γ -diversity, are at the same time the center of endemism. Six of the fourteen endemics occur here, with two (*Zamenis persicus*, *Montivipera latiffi*) being strictly distributed in Alborz. In general, the endemism rate is not high, with only the southernmost regions having significant species diversity and endemics. The endemic species are mainly distributed along side three main mountain ranges. The Lesser Caucasus with Armenian Upland, Alborz and Turkmeno-Khorasanian Mountains located almost in the subtropical zone and climatically different from the cold deserts and mountains of the Middle and Central Asia. The importance of the mountain systems of Paropamisus and northern Hindu Kush cannot be assessed due to the poor knowledge. It is very likely, these two mountain ridges are also centers of species richness and endemism. At present their biodiversity is composed of widespread species of West and Middle Asia. In contrast, vast areas of the subboreal zone are characterized by noticeably less diversity and their importance is secondary. The proportion of narrow-ranged species is small (11 species), most of them relate to vipers (6 species) and colubrids (4 species). The previously proposed schemes of more fractional division into provinces are not always ensured by the originality of ophidiofauna and the presence of endemism.

Gamma diversity. The faunas are most similar: Karakum Desert and Kyzylkum Desert (86%); Paropamisus + Hindu Kush and Karakum Desert (82%); Tien Shan + Pamiro-Alay and Kyzylkum Desert (82%); Kyzylkum Desert and Paropamisus + Hindu Kush (82%);

Table 3. Chorotypes and biogeographic affinities of snake species in Aralo-Caspian basin

Species	Basic chorotype	Chorotype group	Biogeographic group
<i>Myriopholis macrorhyncha</i> (Jan 1860)	Afrotropical, Saharo-Sindian	Afroasiatic	Afro-Sindian
<i>Xerotyphlops vermicularis</i> (Merrem 1820)	East Mediterranean, Turano-Turkestanian, Armeno-Iranian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Eryx elegans</i> (Gray 1849)	Turkmeno-Khorasanian, Afghanian	West Asian	Turkmeno-Khorasanian endemic
<i>Eryx jaculus</i> (Linnaeus 1758)	Mediterranean, Levantine-Mesopotamian, Caucasian, Transcaucasian, Armeno-Iranian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Eryx miliaris</i> (Pallas 1773)	Irano-Turanian	Middle Asian	Turanian
<i>Eryx tataricus</i> (Lichtenstein 1823)	Turano-Turkestanian	Central Asian	Turkestanian
<i>Eryx vittatus</i> Chernov 1959	Pamiro-Alaian	Central Asian	Hissaro-Zeravshanian endemic
<i>Boiga trigonata</i> (Schneider 1802)	Turano-Sindian, Irano-Afghanian, Indo-Turanian	South Asian	Indo-Turanian
<i>Coronella austriaca</i> Laurenti 1768	Euro-Caucasian, Euro-Siberian	Palaearctic	Western Palaearctic
<i>Dolichophis caspius</i> (Gmelin 1789)	East Mediterranean, European, Balkano-Caucasian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Dolichophis schmidtii</i> (Nikolsky 1909)	Anatolian, Transcaucasian, Armeno-Iranian	West Asian	Armeno-Iranian
<i>Eirenis collaris</i> (Ménétries 1832)	Caucasian, Transcaucasian, Armeno-Iranian	West Asian	Armeno-Iranian
<i>Eirenis coronella</i> (Schlegel 1837)	Levantine-Mesopotamian, Irano-Arabian	West Asian	Mesopotamian
<i>Eirenis medus</i> Chernov 1949	Hyrcanian, Turkmeno-Khorasanian	West Asian	Hyrcano-Khorasanian endemic
<i>Eirenis modestus</i> (Martin 1838)	East Mediterranean, Anatolian, Caucasian, Transcaucasian, Armenian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Eirenis persicus</i> (Anderson 1872)	Levantine-Mesopotamian, Armeno-Iranian, Irano-Sindian	West Asian	Irano-Sindian
<i>Eirenis punctatolineatus</i> (Boettger 1892)	Armeno-Iranian, Transcaucasian	West Asian	Armeno-Iranian
<i>Eirenis walteri</i> Boettger 1888	Turkmeno-Khorasanian	West Asian	Turkmeno-Khorasanian endemic
<i>Elaphe dione</i> (Pallas 1773)	Euro-Siberian, Turano-Turkestanian	Palaearctic	Eastern Palaearctic
<i>Elaphe sauromates</i> (Pallas 1811)	East Mediterranean, Anatolian, Balkano-Caucasian, Armenian, Turanian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Hemorrhois nummifer</i> (Reuss 1834)	East Mediterranean, Armeno-Iranian, Turanian	West Asian	West Asian
<i>Hemorrhois ravergieri</i> (Ménétries 1832)	Levantine, Armeno-Iranian, Irano-Afghanian, Turano-Turkestanian	West Asian	West Asian
<i>Lycodon bicolor</i> (Nikolsky 1903)	Turano-Sindian	South Asian	Turano-Sindian
<i>Lytorhynchus ridgewayi</i> Boulenger 1887	Irano-Afghanian, Turano-Sindian	South Asian	Turano-Sindian
<i>Oligodon transcaspicus</i> (Nikolsky 1903)	Turkmeno-Khorasanian	West Asian	Turkmeno-Khorasanian endemic

Table 3. Continuation

Species	Basic chorotype	Chorotype group	Biogeographic group
<i>Platycephalus karelini</i> (Brandt 1838)	Levantine-Mesopotamian, Irano-Turanian, Irano-Afghanian, Turano-Sindian	West Asian	West Asian
<i>Platycephalus najadum</i> (Eichwald 1831)	East Mediterranean, Caucasian, Transcaucasian, Armeno-Iranian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Platycephalus atayevi</i> (Tuniyev et Shammakov 1993)	Turkmeno-Khorasanian	West Asian	Turkmeno-Khorasanian endemic
<i>Platycephalus rhodorachis</i> (Jan 1863)	Afrotropical, Arabian, Irano-Afghanian, Turano-Sindian	Afroasiatic	Afro-Sindian
<i>Ptyas mucosa</i> (Linnaeus 1758)	Turano-Sindian, Indo-Oriental	South Asian	Indo-Oriental
<i>Rhynchocalamus satunini</i> (Nikolsky 1899)	Levantine, Armeno-Iranian	West Asian	Armeno-Iranian
<i>Spalerosophis diadema</i> (Schlegel 1837)	Saharo-Arabian, Turano-Sindian, Saharo-Sindian	West Asia	Saharo-Sindian
<i>Telescopus fallax</i> Fleischmann 1831	East Mediterranean, Levantine, Caucasian, Transcaucasian, Armeno-Iranian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Telescopus rhinopoma</i> (Blanford 1874)	Irano-Afghanian	West Asian	Irano-Afghanian
<i>Telescopus tessellatus</i> (Wall 1908)	Iranian	West Asian	Iranian
<i>Zamenis hohenackeri</i> (Strauch 1873)	East Mediterranean, Caucasian, Armenian, Transcaucasian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Zamenis longissimus</i> (Laurenti 1768)	European, Mediterranean, Caucasian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Zamenis persicus</i> (Werner 1913)	Hyrceanian	West Asian	Hyrceanian endemic
<i>Natrix natrix</i> (Linnaeus 1758)	Euro-Siberian, Mediterranean	Palearctic	Western Palearctic
<i>Natrix tessellata</i> (Laurenti 1768)	European, Mediterranean-Turkestanian, Irano-Turanian	Palearctic	Western Palearctic
<i>Malpolon insignitus</i> (Geoffroy 1827)	East Mediterranean, Caucasian, Transcaucasian, Armeno-Iranian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Psammophis lineolatus</i> (Brandt 1838)	Irano-Turanian, Turkestanian	Middle Asian	Turano-Turkestanian
<i>Psammophis schokari</i> (Forskål 1775)	Saharo-Arabian, Irano-Afghanian, Saharo-Sindian	West Asian	Saharo-Sindian
<i>Naja oxiana</i> (Eichwald 1831)	Irano-Turanian, Turano-Sindian	South Asian	Turano-Sindian
<i>Walterinnesia morgani</i> (Mocquard 1905)	Levantine-Mesopotamian, Irano-Arabian	West Asian	Mesopotamian
<i>Echis carinatus</i> (Schneider 1801)	Irano-Arabian, Turano-Sindian, Indian	South Asian	Indo-Turanian
<i>Macrovipera lebetina</i> (Linnaeus 1758)	East Mediterranean, Caucasian, Levantine-Mesopotamian, Transcaucasian, Armeno-Iranian, Turano-Sindian	West Asian	West Asian
<i>Montivipera latifii</i> (Mertens, Darevsky et Klemmer 1967)	Hyrceanian	West Asian	Hyrceanian endemic
<i>Montivipera raddei</i> (Boettger 1890)	Armeno-Iranian	West Asian	Armeno-Iranian
<i>Montivipera wagneri</i> (Nilson et Andrén 1984)	Armenian	West Asian	Armenian endemic
<i>Vipera ammodytes</i> (Linnaeus 1758)	East Mediterranean, Balkano-Caucasian, Transcaucasian	Mediterranean	Mediterranean
<i>Vipera darevskii</i> Vedmederja, Orlov et Tuniyev 1986	Armenian, Transcaucasian	Mediterranean	Transcaucasian endemic

Table 3. End

Species	Basic chorotype	Chorotype group	Biogeographic group
<i>Vipera dinnikii</i> Nikolsky 1913	Caucasian	Mediterranean	Caucasian endemic
<i>Vipera eriwanensis</i> (Reuss 1933)	Transcaucasian, Armenian, Hyrcanian	West Asian	Armeno-Iranian
<i>Vipera kaznakovi</i> Nikolsky 1909	Caucasian, Transcaucasian	Mediterranean	Caucasian
<i>Vipera pontica</i> Billing, Nilson et Sattler 1990	Transcaucasian	Mediterranean	Transcaucasian endemic
<i>Vipera renardi</i> (Christoph 1861)	European, Caucasian, Turkestanian	Palaeartic	Western Palaeartic
<i>Pseudocerastes persicus</i> (Duméril, Bibron et Duméril 1854)	Armeno-Iranian, Iranian	West Asian	Armeno-Iranian
<i>Gloydius caucasicus</i> (Nikolsky 1916)	Hyrcanian, Turkmeno-Khorasanian	West Asian	Hyrcano- Khorasanian endemic
<i>Gloydius halys</i> (Pallas 1776)	Turano-Turkestanian, Siberian	Palaeartic	Eastern Palaeartic
<i>Gloydius rickmersi</i> Wagner, Tiutenko, Borkin et Simonov 2015	Pamiro-Alaian	Central Asian	Hissaro-Alaian endemic

Table 4. Quotients (%) of similarity obtained from comparing total Aralo-Caspian subregion assemblages between eleven units, gamma diversity in each case

Natural region	North Caspian Lowland	Great Caucasus and Ciscaucasia	Lesser Caucasus and Transcaucasia	Alborz	Turkmeno-Khorasanian Mountains	Paropamisus and Hindu Kush	Karakum Desert	Kyzylkum Desert	Aralo-Caspian Isthmus	North-East Aral Lowland	Tien-Shan and Pamiro-Alay
North Caspian Lowland		53	35	32	25	29	27	37	67	67	28
Great Caucasus and Ciscaucasia	53		73	48	27	26	29	31	33	36	24
Lesser Caucasus and Transcaucasia	35	73		65	38	31	29	27	24	31	26
Alborz	32	48	65		65	45	41	36	27	29	32
Turkmeno-Khorasanian Mountains	25	27	38	65		69	63	58	33	21	55
Paropamisus and Hindu Kush	29	26	31	45	69		90	82	56	42	73
Karakum Desert	27	29	29	41	63	90		86	56	41	76
Kyzylkum Desert	37	31	27	36	58	82	86		62	54	82
Aralo-Caspian Isthmus	67	33	24	27	33	56	56	62		78	45
North-East Aral Lowland	67	36	31	29	21	42	41	54	78		50
Tien-Shan and Pamiro-Alay	28	24	26	32	55	73	76	82	45	50	

The highest values are in bold.

Aralo-Caspian Isthmus and North-East Aral Lowland (78%); Tien Shan + Pamiro-Alay and Karakum Desert (76%); Tien Shan + Pamiro-Alay and Paropamisus + Hindu Kush (73%); Great Caucasus + Ciscaucasia and Lesser Caucasus + Transcaucasia (73%); Turkmeno-Khorasan Mountains and Paropamisus and Hindu

Kush (69%); North-East Aral Lowland and North Caspian Lowland (67%); Lesser Caucasus + Transcaucasia and Alborz (65%); Turkmeno-Khorasan Mountains and Alborz (65%). Neighboring regions usually have the greatest similarity, while at the same time there is a low percentage of similarity between Lesser Caucasus

+ Transcaucasia and Alborz and Turkmeno-Khorasan Mountains and Alborz. The lowest similarity indices are characterized by remote regions, such as Great Caucasus and Tien Shan or Aralo-Caspian Isthmus and Lesser Caucasus (Table 4). The similarity of faunas in such cases is formed by wide-distributed and palaearctic species.

CONCLUSION

The Aralo-Caspian snake fauna is more likely to be West Asian-Mediterranean than Middle Asian. The contribution of Central Asian and South Asian biogeographic elements is insignificant. The proportion of Palaearctic species is also low, and the proportion of Turanian species is minimal. Endemism of the species level is associated exclusively with the mountainous regions bordering the Aralo-Caspian Depression to the south. There are no endemic or even sub-endemic species of the vast plains of the Ciscaucasia, North Caspian and Aral Sea depressions, Ustyurt Plateau, Karakum and Kyzylkum deserts. The lack of endemics and the high level of similarity between the faunas of the northern deserts suggest that the above characteristics reflect the fauna's youthfulness, which would limit the amount of time available for adaptive diversification. Considering the high level of biodiversity and a significant percentage of endemic species in the Alborz-Turkmeno-Khorasanian Mountains, it is possible to assume a West Asian origin of the Turanian ophidiofauna. The contribution and importance of the fauna of the vast mountain systems of Paropamisus and northern Hindu Kush are still unclear, further faunistic study of these regions will lead to the discovery of new biodiversity hotspots.

FUNDING

The study was carried out in the framework of the State Theme of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences (№ 122031100282-2).

CONFLICT OF INTEREST

The author declares that he has no conflict of interest.

REFERENCES

- Anderson S.C., 1968. Zoogeographic analysis of the lizard fauna of Iran // The Cambridge History of Iran I. Fisher W.B. (Ed.). Cambridge: Cambridge University Press. P. 305–371.
- Ataev Ch., Rustamov A.K., Shammakov S., 1994. Reptiles of Kopetdagh // Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Fet V., Atamuradov K.I. (Eds.). Dordrecht–Boston–London: Kluwer Academic Publishers. P. 329–350.
- Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov E.A., Szczerbak N.N., 1977. A guide to amphibians and reptiles of the fauna of USSR. Moscow: Prosveshchenie. 414 p. [in Russian]
- Bobrov V.V., Aleshchenko G.M., 2001. Scheme of herpetogeographic zoning of Russia and neighboring countries // The Problems of Herpetology. Proceedings of the 1th Meeting of the Nikolsky Herpetological Society 4–7 December 2000. Pushchino–Moscow: MSU. P. 31–34 [in Russian]
- Bobrov V.V., Aleshchenko G.M., 2001a. Herpetogeographical regionalization of the Russia and adjacent countries // Russian Journal of Herpetology. V. 8. № 3. P. 223–238.
- Borisov S.N., 2009. Pattern of dragonfly (Odonata) distribution in Central Asia // Zoologicheskii Zhurnal. V. 88. № 1. P. 11–17. [In Russian].
- Chernov S.A., 1959. Reptiles. Fauna of Tajik SSR. V. 18. Stalinabad: Publishing House of the Academy of Sciences of the Tajik SSR. 202 p. [In Russian].
- Darevsky I.S., 1957. Turanian elements in the herpetofauna of Transcaucasia and probable ways of their migration from Middle Asia // Bulletin of the Academy of Sciences of the Armenian SSR. Biological and Agricultural Sciences. V. 10. № 12. P. 69–77. [In Russian].
- Darevsky I.S., 1959. Zoogeographical peculiarities of the herpetofauna of Lake Sevan basin and probable reasons for their occurrence // Bulletin of the Academy of Sciences of the Armenian SSR. Biological and Agricultural Sciences. V. 12. № 10. P. 15–22. [In Russian].
- Darevsky I.S., 1981. Kopet-Dagh hotspot of endemic herpetofauna and probable reasons for its formation // The Problems of Herpetology. Proceedings of the 5th Herpetological Conference of the USSR, Ashkhabad. 22–24 September 1981. Leningrad: Nauka. P. 47–48. [In Russian].
- Disi A.M., Boehme W., 1996. Zoogeography of the amphibians and reptiles of Syria, with additional new records // Herpetozoa. V. 9. № 1/2. P. 63–70.
- Egan D., 2022. Snakes of the Middle East. London: Bloomsbury Publishing. 240 p.
- Fet V., 1994. Biogeographic position of the Khorassan-Kopetdagh // Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Fet V., Atamuradov K.I. (Eds.). Dordrecht–Boston–London: Kluwer Academic Publishers. P. 197–204.
- Gorodkov K.B., 1984. Ranges types of insects of tundra and forests zones of European part of U.S.S.R. // Provisional atlas of the insects of the European part of U.S.S.R. Gorodkov K.B. (Ed.) Leningrad: Nauka. P. 3–20. [in Russian].
- Kryzhanovskiy O.L., 1965. Composition and origin of the terrestrial fauna of Middle Asia. Leningrad: Nauka. 420 p. [in Russian].
- Latifi M., 1991. The snakes of Iran. Contributions to Herpetology. № 7. Oxford: Soc. Stud. Amph. Rept. 160 p.
- Mazanayeva L.F., Tuniyev B.S., 2011. Zoogeographical analysis of the Daghestan herpetofauna // Current Studies in Herpetology. V. 11. № 1/2. P. 55–76. [in Russian].
- Mikhailov K.G., Fet V., 1994. Zoogeography of spiders (Aranei) of Turkmenistan // Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Fet V., Atamuradov K.I. (Eds.). Dordrecht–Boston–London: Kluwer Academic Publishers. P. 499–524.

- Rajabizadeh M.*, 2018. Snakes of Iran. Tehran: Iranshensai Publishing. 496 p. [in Farsi]
- Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Yudkin V.A.*, 2010. Herpetofaunistic zonation of Northern Eurasia // Contemporary Problems of Ecology. V. 3. № 1. P. 63–75.
- Sindaco R., Venchi A., Carpaneto G.M., Bologna M.A.*, 2000. The reptiles of Anatolia: a checklist and zoogeographical analysis // Biogeographia. V. 21. P. 441–554.
- Sindaco R., Venchi A., Grieco C.*, 2013. The Reptiles of the Western Palearctic. V. 2. Annotated checklist and distributional atlas of the snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an update to Vol. 1. Latina: Edizioni Belvedere. 543 p.
- Sorensen T.*, 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons // Biologiske Skrifter. № 5. P. 1–34.
- Spitzenberger V.F., Bauer K.*, 1979. Die Säugetierfauna Zyperns Teil II: Chiroptera, Lagomorpha, Carnivora und Artiodactyla // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Bd. 82. S. 439–465.
- Szczerbak N.N.*, 1981. Base of herpetogeographic zoning of the USSR // The Problems of Herpetology. Abstracts. Fifth herpetological Conference. Ashkhabad, 22–24 September 1981. P. 157–158. [In Russian].
- Szczerbak N.N.*, 1982. Grundzüge einer herpetogeographischen Gliederung der Paläarktis // Vertebrata Hungarica. T. 23. S. 227–239.
- Szczerbak N.N.*, 2003. Guide to the reptiles of the Eastern Palearctic. Malabar: Krieger Publishing Company. 260 p.
- Taglianti A.N., Audisio P.A., Biondi M., Bologna M.A., Carpaneto G.M., De Biase A., Fattorini S., Piattella E., Sindaco R., Venchi A., Zapparoli M.*, 1999. A proposal for a chorotype classification of the Near East fauna, in the framework of the Western Palearctic region // Biogeographia. V. 20. P. 31–59.
- Terentyev P.V., Chernov A.S.*, 1949. A guide to reptiles and amphibians. Moscow: Sovetskaya Nauka. 340 p. [in Russian].
- Tchernov E.*, 1992. The Afro-Arabian component in the Levantine mammalian fauna — a short biogeographical review // Israel Journal of Zoology. V. 38. P. 155–192.
- Tuniyev B.S.*, 1995. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and its main xerophylous refugia // Russian Journal of Herpetology. V. 2. № 2. P. 95–119.
- Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Aghasyan A.L.*, 2009. Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution, conservation. St. Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press. 223 p. [in Russian].
- Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Aghasyan A.L.*, 2019. Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution, conservation. St. Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press. 276 p.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И БИОГЕОГРАФИЯ ЗМЕЙ АРАЛО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА

К. Д. Мильто*

Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: coluber@zin.ru

Фауна змей Арало-Каспийского бассейна включает 61 вид, относящийся к восьми семействам, и складывается из локальных фаун Северного Прикаспия, Большого Кавказа и Предкавказья, Малого Кавказа и Закавказья, Эльбурса, Туркмено-Хорасанских гор, Арало-Каспийского перешейка, пустынь и гор Средней Азии и равнин Приаралья. Наибольшим разнообразием обладают регионы Эльбурса и Приэльбурсы, Туркмено-Хорасанских гор и Закавказья. Описано 10 основных типов ареалов и выделено 25 биогеографических групп. Самые распространённые фаунистические элементы — Средиземноморский (12 видов) и Армяно-Иранский (7 видов). Δ-разнообразие растёт в широтном направлении, от равнин Приаралья и Северо-Каспийской низменности — к горным системам Иранского плато. Уровень видового эндемизма составляет 25%. Шесть из пятнадцати эндемиков обитают в Эльбурских горах.

Ключевые слова: serpentes, биоразнообразие, зоогеография, ареалы, фаунистические элементы, Средняя Азия, Ближний Восток

УДК 597.8:574.23

СТРАТЕГИЯ ЗИМОВКИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ЖЕРЛЯНКИ *BOMBINA ORIENTALIS* F. SYLVATICA (AMPHIBIA, ANURA)

© 2024 г. Н. А. Булахова^{a, b, *}, Е. Н. Мещерякова^{a, **}

^aИнститут биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

^bИнститут цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: sigma44@mail.ru

**e-mail: kameshky@mail.ru

Поступила в редакцию 20.07.2024 г.

После доработки 25.07.2024 г.

Принята к публикации 05.08.2024 г.

Изучены холодостойкость, отношение к дефициту растворенного в воде кислорода и стратегия зимовки особей одной из выделенных на юге Приморья форм дальневосточной жерлянки *Bombina orientalis* f. *sylvatica*. Установлено, что в исследованной популяции жерлянка не переносит снижения уровня растворенного в воде кислорода ниже 6 мг/л и мало устойчива к отрицательным температурам — способна выживать лишь в течение 1–4 суток при $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Подтверждено мнение, что основной стереотип переживания холодного времени года особями *Bombina orientalis* f. *sylvatica* — наземная гибернация. Аналогичные исследования на второй форме вида — *Bombina orientalis* f. *praticola* — перспективны для подтверждения обоснованности выделения двух этих экологических форм в пределах *B. orientalis*.

Ключевые слова: амфибия, условия зимовки, гипоксия, холодостойкость

DOI: 10.31857/S0044513424110058, **EDN:** tkzhmj

Дальневосточная жерлянка (*Bombina orientalis* (Boulenger 1890)) — один из двух представителей семейства Bombinatoridae, обитающих на территории России. Всего в мировой фауне насчитывается восемь видов семейства, пять из которых населяют юго-восточную Азию и только *B. orientalis* встречается на Дальнем Востоке России. Ареал *B. orientalis* включает острова Цусима и Кюсю в Южной Японии, изолированный участок на Шаньдунском полуострове, весь Корейский полуостров и прилегающую территорию Северо-Восточного Китая, Приморский и частично — Хабаровский края России (<https://amphibiaweb.org/species/2045>). К северу от г. Хабаровска известно считанное число находок, и наиболее северные популяции располагаются у 49° с.ш. в бассейне оз. Гасси (в среднем течение рек Картанга и Пихца) и р. Анюй (пойма р. Моади близ пос. Арсеньев) (Adnagulov, Oleinikov, 2006; Тагирова и др., 2020).

Считается, что современный ареал *B. orientalis* сложился в результате постепенного естественного расселения особей после последнего ледникового максимума из рефугиумов на юге Корейского полуострова и некоторых горных участков Северо-Восточного Китая, что подтверждает анализ

генетического разнообразия популяций на юге и в центре ареала (Fong et al., 2016; Yu et al., 2021). На этих территориях дальневосточная жерлянка один из самых обычных и многочисленных видов герпетофауны. Она заселяет разнообразные биотопы — леса, равнинные луга, долины рек, берега ручьев и стоячих водоемов, залитые водой болота и рисовые поля (Шалдыбин, 1981; Емельянов, 2018; Fei et al., 2012). На севере ареала (в российской его части) на основании различий распространения, биотопического распределения, морфологии и некоторых черт экологии выделяют две недифференцируемые генетически формы *B. orientalis*, считавшиеся ранее даже подвидами: луговую (f. *praticola*) и лесную (f. *sylvatica*). По мнению Кузьмина с соавторами (2010), f. *praticola* распространена только на крайнем юге Приморья (юг Хасанского и частично Лазовский административные районы) и заселяет исключительно осоково-тростниковые и разнотравные луга без древесной и кустарниковой растительности, а f. *sylvatica* встречается в остальной части Приморья и в Хабаровском крае и, в отличие от f. *praticola*, обитает и в лесах различного типа (Коротков, 1972; Коротков, Короткова, 1981; Кузьмин, Маслова, 2005; Кузьмин и др., 2010).

Еще одно фундаментальное различие указанных форм — стратегия зимовки. Считается, что *f. praticola* зимует в воде, а *f. sylvatica*, напротив, круглогодично (за исключением сезона размножения) обитает на суше, где также и зимует (Кузьмин и др., 2010). Эти экологические особенности могут свидетельствовать о коренных различиях физиологии, подтверждающих обоснованность выделения указанных форм *B. orientalis*. Предполагается, что зимующие в холодных зимой регионах в наземных убежищах виды земноводных в той или иной мере холодостойки, а виды, не переносящие отрицательные температуры, переживают зиму в водоемах или глубоко в почве и грунтах (Voituron et al., 2005; Берман и др., 2017; Storey, Storey, 2017). При этом зимовка в водоемах сопряжена с возможным воздействием еще одного критического фактора среды — дефицита кислорода в воде (Bradford, 1983; Tattersall, Boutilier, 1997; Bickler, Buck, 2007; Tattersall, Ultsch, 2008; Берман и др., 2017a; Берман, Булахова, 2019; Berman et al., 2019). Однако ни для одной из форм дальневосточной жерлянки до настоящего времени ни устойчивость к отрицательным температурам, ни к дефициту кислорода в воде не были изучены.

Цель нашего исследования — в лабораторных экспериментах определить устойчивость особей одной из форм *B. orientalis* к отрицательным температурам, выяснить роль холодостойкости в заселении наиболее северных в ареале территорий и проверить стереотипность выбора зимовки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов и содержание животных до экспериментов

Bombina orientalis (55 половозрелых и 18 ювенильных особей) были отловлены в середине августа в окрестностях пос. Тигровой Партизанского района Приморского края (около 43° с.ш., 132° в.д.) во временных водоемах. В соответствии с данными о географическом распространении двух форм вида, животные относятся к *B. orientalis f. sylvatica* (Кузьмин, Маслова, 2005; Кузьмин и др., 2010). Животные были перевезены в ИБПС ДВО РАН, где проведены все исследования. В лаборатории жерлянок рассадили по две особи в 0.2-литровые пластиковые контейнеры, на 2/3 заполненные субстратом из почвы и влажного опада, и провели ступенчатую акклимацию в охлаждающих термостатах ТСО-1/80 (СПУ, Россия) по схеме: при 14...17°C — 4 сут, при 12°C — 4 сут, 10°C — 10 сут, 5°C — 20 сут, 3°C — 20 сут. Перед экспериментами по определению холодостойкости животных дополнительно содержали 20 сут при 0...1°C. Перед экспериментами по определению устойчивости к дефициту кислорода животных ($n = 35$),

акклимированных ранее в субстрате к 3°C, на 7 сут поместили в открытую емкость с небольшим слоем воды (высотой 1–1.5 см, содержание кислорода 11–12 мг/л), размещенную в холодильной камере с температурой 3°C. Все последующие исследования проводили на акклимированных животных.

Определение холодостойкости

У дальневосточной жерлянки были измерены стандартные характеристики холодостойкости — пороги длительно переносимых отрицательных температур (ППТ) и температура максимального переохлаждения (T_n) в испытательных камерах WT 64/75 (Weiss Umwelttechnik GmbH, Германия). При определении ППТ амфибий (14 половозрелых и 12 ювенильных) охлаждали в контейнерах с субстратом, в которых они проходили акклимацию, со скоростью 0.05°C в час. Для контроля возможных градиентов температур в контейнеры рядом с животными помещали тарированные температурные логгеры DS1922L (ЭлИн, Россия). Их индивидуальная погрешность в 0°C составила +0.2°C (декларированная производителем погрешность $\pm 0.5^\circ\text{C}$). По разработанным в лаборатории протоколам охлаждения разных видов лягушек и жаб максимальная температура (порог) –1°C, шаг эксперимента 1°C, время экспозиции в каждой температуре 1–4 сут. После охлаждения до пороговой температуры проводили оценку состояния животных через 24, 48, 72 и 96 ч пребывания в ней. После замерзания жерлянок нагревали до 4°C со скоростью 0.5°C в час и подсчитывали долю выживших. Температура максимального переохлаждения определена у шести взрослых и шести ювенильных особей. Животных без субстрата охлаждали на манганин-константановых термопарах (диаметр проводов 0.12 мм) со скоростью 0.1°C в час. Спай термопары крепился бумажным скотчем на брюшной стороне амфибии между передними конечностями. Сигналы с термопар записывались компьютером в виде кривых охлаждения (термограмм). Шесть особей охлаждали до полного замерзания, на шести других оценивали возможность выживания при частичном замерзании. Подробности примененной методики и используемое оборудование описаны ранее (Berman et al., 2019a; Bulakhova et al., 2020).

Определение устойчивости к дефициту кислорода в воде

Для определения устойчивости дальневосточной жерлянки к дефициту кислорода десять половозрелых особей, акклимированных ранее к воде с температурой 3°C, переместили в герметичные 6.3-литровые емкости, заполненные водой с содержанием кислорода 11–12 мг/л и температурой

3°C. В каждую емкость помещалась одна жерлянка. Вследствие дыхания животных содержание кислорода в воде постепенно уменьшалось, его концентрацию измеряли один раз в сутки с помощью оксиметра HQ30D Flexi с люминесцентным датчиком LDO с точностью 0.1 мг/л (Hach Instruments, Германия). Каждая серия измерений состояла из 4–5 повторностей (до достижения стабильных показателей оксиметра), после чего в емкостях восполняли объем вытесненной датчиком воды и герметично закрывали до следующего измерения.

Состояние амфибий (двигательная активность, уровень поведенческих расстройств, например потеря ориентации в пространстве) отслеживали визуально через прозрачные стенки емкости каждые сутки перед измерением кислорода. Подробно применяемый метод и оборудование описаны ранее (Berman et al., 2019; Shekhovtsov et al., 2020).

Определение стратегии зимовки

Определение стратегии зимовки (водная или наземная) проведено в соответствии с методом, использованным Light (1991) для решения аналогичной задачи в отношении лягушек *Rana pipiens* Schreber 1782 и *R. sylvatica* LeConte 1825. Двадцать пять предварительно прошедших акклимацию половозрелых *B. orientalis* пересадили из контейнеров с водой (3°C) в две открытые емкости объемом 11 л (размеры 35 x 23 x 18 см), заполненные на 2/3 высоты водой такой же температуры, и оставили в этих условиях на 15 сут. На поверхность воды опустили четыре небольших (5 x 5 см) плотика из пенопласта, чтобы на них могли забираться жерлянки, если предпочтут остаться на суше. Поведение животных отслеживали несколько раз в сутки на протяжении всего времени эксперимента. Содержание кислорода в воде контролировали один раз в двое суток указанным выше оксиметром HQ30D.

Статистический анализ

Статистический анализ проводился с использованием стандартных методов в программе Statistica v.10. Все средние значения приведены со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Черты экологии вида

В окрестностях пос. Тигровой жерлянки были встречены и отловлены во временных водоемах в долине одноименной реки, в подавляющем большинстве случаев — на открытых пространствах (на залежах, лугах, покосах) в лужах на проезжих дорогах, заполненных водой придорожных кюветов и старых колеях. На лесных дорогах жерлянки

отмечены лишь в тех случаях, когда рядом располагался открытый участок (опушка, обширный прогал в древесном пологе), а лужи хорошо освещались солнцем; в затененных пологом леса водоемах *B. orientalis* не встречались. Поведение жерлянок в воде было таким же, как описывал Емельянов (2018): “В солнечные дни можно видеть отдельные экземпляры жерлянок, распластавшихся в неприжженных позах на поверхности воды с растянутыми в разные стороны ногами. При приближении чего-либо угрожающего, они моментально погружаются в воду и стараются спрятаться на дне водоема в иле. И на поверхности вновь появляются лишь через продолжительное время, выставив из воды только переднюю часть своей мордочки (с. 201–202)”. Мы так же встречали жерлянок в водоемах с возможным дефицитом кислорода — широких и глубоких непроточных колеях от вездеходной техники, заполненных водой с не оседающей взвесью глинистых частиц и толстым слоем густого осадка. При приближении наблюдателей животные надолго ныряли на дно и появлялись на поверхности лишь через 7–10 мин. Подобное поведение, как и в наблюдениях Емельянова (2018), может свидетельствовать о толерантности жерлянок к дефициту кислорода в воде.

Поведение дальневосточной жерлянки в процессе акклимации и охлаждения

При понижении температуры до 5°C жерлянки оставались активными — передвигались по поверхности субстрата, но не закапывались в него, при открывании контейнера пытались выбраться. При температуре 3°C животные стали менее подвижными, сидели на поверхности почвы или в ее толще, иногда заползали в щель между стенкой контейнера и заполнявшим его субстратом, но при прикосновении перемещались. Такое поведение сохранилось и при дальнейшем понижении температуры вплоть до –1°C.

Холодостойкость

Из-за градиентов внутри климатической камеры температуры в контейнерах с животными колебались от –1.0 до –1.3°C (среднее значение $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$). После суток пребывания при этой температуре шесть особей (четыре взрослые и две ювенильные) замерзли — покровы потемнели, тело и конечности отвердели. У других шести амфибий (две половозрелые и четыре ювенильные) замерзание было только частичным — отвердели задние конечности, помутнели глаза и прекратилась двигательная активность, но сохранился естественный цвет покровов и на прикосновение животные реагировали слабыми движениями туловища и передних конечностей. Остальные животные (восемь

Таблица 1. Температуры максимального переохлаждения дальневосточных жерлянок (*Bombina orientalis*) разного размера

Параметр	Номер особи											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Масса, г	2.0	1.0	1.2	1.6	3.6	3.8	2.0	2.2	2.6	3.1	4.7	3.7
T_n , °C	−3.3	−3.0	−3.0	−3.0	−3.0	−3.0	−2.7	−2.7	−2.7	−2.7	−2.7	−1.9

взрослых и шесть ювенильных) оставались в переохлажденном состоянии: располагались в толще субстрата или на его поверхности и при прикосновении перемещались по контейнеру. На субстрате и коже всех жерлянок были видны многочисленные кристаллы льда, но цвет покровов был естественным, тела и конечности — мягкими. Через двое суток при $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$ замерзла половина особей выборки (13 из 26), три взрослые жерлянки были частично замерзшими, десять остальных (по 5 половозрелых и неполовозрелых) оставались переохлажденными. Через трое суток замерзла большая часть животных, только пять ювенильных жерлянок оказались переохлажденными и две взрослые — частично замерзшими. На четвертый день эксперимента замерзли все взрослые и большая часть (10 из 12) неполовозрелых особей; лишь две оставались переохлажденными. После понижения температуры до следующего порога (-2°C) все они погибли в течение часа.

Для оценки выживания животных нагревали или сразу после фиксирования замерзания (четыре особи), или через сутки (22 особи). В эксперименте выжили две из четырех жерлянок, нагретых сразу (при последующем содержании их в $1-3^\circ\text{C}$ в течение месяца каких-либо повреждений от воздействия холода у них не проявилось). Все жерлянки, находившиеся в замерзшем состоянии в течение суток, оказались погибшими.

Температура максимального переохлаждения (T_n) *B. orientalis* находилась в диапазоне от -1.9 до -3.3°C (среднее значение $-2.8 \pm 0.1^\circ\text{C}$) и не зависела от массы животного ($r = 0.45$, $p = 0.15$) (табл. 1).

Судя по положению пика выделения тепла на термограмме, замерзание жидкостей тела у разных особей *B. orientalis* массой от 1.2 до 4.7 г завершается уже через 3–5 ч после начала кристаллизации. Ни одно из животных не выдержало полного замерзания. Для выяснения способности переносить частичное замерзание у шести *B. orientalis* охлаждение было прервано до завершения процесса кристаллизации. Две взрослые ($T_n = -3.0$ и -3.0°C) и две ювенильные ($T_n = -2.7$ и -2.7°C) особи, охлажденные в течение 1–4 ч после прохождения T_n до $-1.6 \dots -1.9^\circ\text{C}$ и затем нагретые до 4°C , ожили. Две другие неполовозрелые жерлянки ($T_n -3.0$

и -3.3°C), охлажденные после достижения T_n до -2.3 и -2.1°C и переведенные затем в условия с положительной температурой, погибли.

Устойчивость к гипоксии в воде

Определить отношение *B. orientalis* к содержанию кислорода в воде удалось лишь у двух особей из 10 участвовавших в исследовании, которые после помещения их в воду опустились на дно. Остальные восемь жерлянок на протяжении нескольких суток держались в верхнем слое воды под крышкой емкости и при открывании ее для измерения содержания кислорода сразу же всплывали на поверхность и вдыхали атмосферный воздух. Из-за невозможности соблюсти условия протокола эксперимента (осуществить переход животных на дыхание растворенным в воде кислородом) мы были вынуждены вывести этих особей из эксперимента. Две жерлянки, на которых удалось провести тестирование, прожили в условиях понижающегося с 11–12 мг/л содержания кислорода 11 и 14 суток и погибли при концентрациях 5.9 и 6.9 мг/л, соответственно.

Выяснение стереотипности зимовочной стратегии

Из двадцати пяти особей, находившихся в открытых емкостях с водой (температура 3°C , содержание кислорода в воде 9–12 мг/л), лишь четыре особи (16% выборки) в первые — вторые сутки опустились на дно, остальные (21 особь) в течение 15 суток плавали на поверхности воды, периодически забираясь на пенопластовые плотки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Стереотип зимовки

В отличие от нехолодостойких видов бесхвостых амфибий бореальной зоны, для которых известны зимовки как в воде, так и на суше (Флякс, 1991; Tattersall, Ultsch, 2008; Берман и др., 2017; Berman et al., 2019), для *B. orientalis* зимовка в водоемах почти не описана. Лишь Шалдыбин (1981) сообщил о трех находках жерлянок в Лазовском заповеднике в местах выхода геотермальных радоновых источников, где животные были активны на протяжении

всей зимы. Вероятно, что в данном случае дальневосточная жерлянка была представлена формой *praticola*, присутствие которой в Лазовском заповеднике (42°54' с.ш., 133°41' в.д.) отмечал Кузьмин с соавторами (2010). Берман с соавторами (2016), впоследствии проводившие исследования в этом районе (в октябре 2012 г. и феврале—марте 2014 г.), жерлянок в источниках не обнаружили. В отличие от *f. praticola*, для *f. silvatica* обитание в воде характерно лишь в период размножения, после чего она переходит на сушу. В конце лета она расселяется на расстояние нескольких сотен метров от воды (Кузьмин и др., 2010).

В эксперименте по определению стратегий зимовки все исследованные нами особи *B. orientalis* либо располагались на пенопластиковых плотиках, либо плавали на поверхности воды, опустившись на дно 4 особи погибли. Таким образом, они не демонстрировали поведения, типичного для всех зимовавших в лабораторных условиях водных видов лягушек. После перемещения из контейнеров с субстратом в емкости с водой *Rana temporaria* L. 1758, *R. amurensis* Boulenger 1886, *R. dybowskii* Gunther 1876, *R. macrocnemis* Boulenger 1885 располагались на дне и всплывали к поверхности лишь изредка. Результаты эксперимента дают основание заключить, что исследованным нами особям зимовка в воде не свойственна.

Можно предположить, что препятствием к водной гибернации *B. orientalis f. silvatica* служит неспособность переносить снижение концентрации кислорода в воде, которое часто происходит зимой подо льдом (Tattersall, Boutillier, 1997; Bickler, Buck, 2007; Tattersall, Ultsch, 2008; Берман и др., 2017а; Берман, Булахова, 2019; Berman et al., 2019). Хотя данные Емельянова (2018) и наши натурные наблюдения — пребывание животных летом в условиях гипоксии на илистом дне водоемов — могут свидетельствовать об обратном. Вместе с тем, как показали лабораторные эксперименты, *B. orientalis* оказалась очень чувствительна к длительному недостатку кислорода в воде — она погибает уже при концентрациях 6–7 мг/л, в то время как зимующие в воде виды амфибий способны продержаться длительное время (десятки суток) переносить пониженное содержание кислорода (до 3–4 мг/л — *R. dybowskii* и *R. temporaria* и до полного отсутствия кислорода — *R. amurensis*) (Берман и др., 2017а; Берман, Булахова, 2019; Berman et al., 2019; наши неопубликованные данные).

Холодостойкость

Дальневосточная жерлянка оказалась слабоустойчивой к отрицательным температурам, как и большинство исследованных видов бесхвостых амфибий (*Pelobates fuscus* (Laurenti 1768), *Rana amurensis*, *R. dybowskii*, *R. temporaria*, *R. macrocnemis*, *Pelophylax ridibundus* (Pallas 1771), *Pelophylax lessonae*

(Camerano 1882), *Pelophylax esculentus* (L. 1758) и др.), которые не выдерживают температур ниже –2... –2.5°C (Voituron et al., 2005; Берман и др., 2017; Berman et al., 2019; Bulakhova et al., 2020). Однако при общей с перечисленными видами стратегии холодоустойчивости (непереносимость полного замерзания и способность выживать при кратковременной частичной кристаллизации жидкостей тела) дальневосточная жерлянка оказалась крайне чувствительной даже к малым субнулевым температурам. В то время как *Rana amurensis*, *R. dybowskii*, *R. temporaria* способны длительно (не менее 10 суток) пребывать при –1.5°C и в течение трех суток — при –2.5°C (Xiao et al., 2008; Берман и др., 2017), лишь отдельные особи дальневосточной жерлянки до пяти суток могут выдержать температуру –1.1 ± 0.1°C. Будучи переохлажденной, жерлянка способна передвигаться, но при начале замерзания теряет подвижность, в отличие, например, от малоазиатской лягушки (Bulakhova et al., 2020). В целом, по неспособности длительно переживать субнулевые температуры она более всего похожа на обыкновенную чесночницу (Berman et al., 2019).

Соотношение холодостойкости дальневосточной жерлянки и температур в почве

Ареал *B. orientalis* не заходит на территории с вечной мерзлотой, но вид успешно обитает в районах с сезонно промерзающими грунтами. По данным метеостанций Приморья, средние многолетние температуры почв в регионе составляют на глубине 20 см –5.0... –6.6°C, а на глубине 40 см –2.2... –5.4°C (Справочник по климату СССР, 1966). По данным самописцев-логгеров в девяти биотопах окрестностей пос. Лазо почти бесснежной зимой 2013–2014 г. температуры на глубине 1 см варьировали от –4.0 до –13.0°C, на 10 см — от –1.5 до –9.5°C, на 20 см — от 1.5 до –8.5°C, на 40 см — от 3.5 до –6.5°C (Берман и др., 2016). Очевидно, что выявленная устойчивость дальневосточной жерлянки к отрицательным температурам недостаточна для ее существования на глубине 10 см, а на 20 см успешная зимовка возможна лишь в наиболее теплых биотопах (например, в понижениях рельефа). Вопреки тому, что температурные условия в почве зимой неблагоприятны для зимовки дальневосточная жерлянка в районе пос. Лазо, она здесь многочисленна. Объяснение этому кроется, очевидно, в мозаичности распределения температур, связанной с микро-рельефом, типами почв, наличием водоемов и т.д.

В.Х. Крюков (2020) проводил измерение температур в естественных и искусственных наземных зимовках амфибий в 12 биотопах на территории Лазовского заповедника в течение шести зим (табл. 2). Им

Таблица 2. Характеристики наземных зимних убежищ амфибий на территории Лазовского заповедника (по: Крюков, 2020)

№ биотопа	Высота, см		Глубина почвы, см	Минимальная температура, °C
	листового опада	слоя гумификации		
1	10	1	15	–3.5
2	5	10	10	–0.5
3	15	5	15	–4.5
4	10	1	15	–5.0
5	—	—	5	–5.0
6	10	—	5	–3.0
7	15	10	10	–1.0
8	15	5	1	–1.0
9	20	5	—	–3.5
10	10	—	10	–3.5
11	25	10	5	0.0
12	—	—	15	0.0

показано, что минимальные температуры в выбранных животными для зимовки местах на 5–8°C выше, чем на сопредельных фоновых участках. В успешных зимовках (№№ 1–3, 6–12) на разных глубинах температурные минимумы составляли от 0.5 до –3.5°C ($\pm 0.5^\circ\text{C}$). В биотопах №№ 3–5 в отдельные годы весной находили живых животных, но зимняя температура для этих лет не регистрировалась. Во всех случаях на поверхности минерального слоя почвы были еще и дополнительные утепляющие слои — лиственный опад, подстилка, а также задерживающие снег камни, бревна, выступающие корни.

Очевидно, что в природе животные могут выбирать места для зимовки, условия в которых более благоприятны, чем на фоновых территориях. Например, для *P. lessonae* и *P. esculentus* было так же показано, что температура почвы в фактических местах зимовки была значительно выше, чем в случайно выбранных контрольных местах (Holenweg, Reyer, 2000).

Yoon et al. (2008) указывают, что даже в климатических условиях юга ареала (Корейский п-ов) дальневосточная жерлянка зимует не в водоемах и не у поверхности почвы, а в глубине ее или под заглубленными в почву камнями, уходя от отрицательных температур.

Кажется удивительным, что дальневосточная жерлянка успешно зимовала в биотопах, где минимальные температуры опускались до –1°C и ниже (Крюков, 2020), поскольку в экспериментах при $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$ она пережила лишь несколько суток. Ответом на это несоответствие служит предположение, что *B. orientalis* может по полостям уходить в глубь почвы по мере ее промерзания, которое в исследованном районе длится

от трех до 17 суток (Берман и др., 2016). Способность *B. orientalis* незначительно перемещаться даже при отрицательных температурах, пребывая в переохлажденном состоянии, показана в эксперименте. Вполне вероятно, что отсутствие упоминаний о зимовке дальневосточной жерлянки в глубине грунтов или в норах млекопитающих связано с недостаточной исследованностью ее зимовочных убежищ — для европейского вида жерлянок (*B. bombina*) такая зимовка обычна.

Таким образом, лабораторные эксперименты подтвердили, что *B. orientalis* f. *silvatica* для зимовки однозначно выбирает наземные укрытия, избегая пребывания в воде. При этом вид оказался мало холодостойким — жерлянка переносит не более пяти суток температуру от –1.0 до –1.3°C в переохлажденном состоянии и погибает после полного заморозания. Параметры холодостойкости свидетельствуют о крайне ограниченных возможностях зимовки *B. orientalis* f. *silvatica* на суше в районах, где зимой почвенные температуры опускаются ниже –1°C. Зимовка на суше может быть успешной лишь в местах под надувами снега, в понижениях с толстым слоем опада и т.п., во влажных почвах или в глубине грунтов. Недостаточная холодостойкость, избегание зимовки в водоемах, а также малое число станций, в которых температуры зимой не опускаются ниже 0... –1°C, могут ограничивать распространение *B. orientalis* на Дальнем Востоке. Пока неизвестно отношение второй формы вида — *B. orientalis* f. *pratricula* — ни к отрицательным температурам, ни к гипоксии в воде, ни ее стереотип зимовки (водоемы или наземные укрытия). Исследования, аналогичные проведенным нами на f. *silvatica*, перспективны для подтверждения обоснования выделения указанных форм *B. orientalis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят научного руководителя Д.И. Бермана за постановку задачи, Е.А. Дунаева и юннатов ЗМ МГУ — за помощь в сборе животных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование устойчивости *B. orientalis* к гипоксии выполнено при поддержке Российского научного фонда (РНФ) [грант № 21-74-20050].

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспериментальные протоколы одобрены Комиссией по биоэтике Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан (заключение № 003/021), отлов животных проведен в соответствии со Свидетельством № 225-0051320.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берман Д.И., Алфимов А.В., Крюков В.Х., 2016. Температурный фон зимовки амфибий на юго-востоке Приморья // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 100–106.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., 2019. Граница на заморе, или что не пускает травяную лягушку из Европы в Азию // Природа. № 7. С. 12–26.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., Балан И.В., 2017а. Самая сибирская лягушка // Природа. № 8. С. 3–17.
- Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н., 2017. Адаптивные стратегии бурых лягушек (*Amphibia*, *Anura*, *Rana*) в отношении зимних температур на севере Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 96. № 11. С. 1392–1403.
- Емельянов А.А., 2018. Амфибии и рептилии Советского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 416 с.
- Коротков Ю.М., 1972. К биологии дальневосточной жерлянки, восточного и палласова щитомордника в Приморском крае // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск. 302 с.
- Коротков Ю.М., Короткова Е.Б., 1981. Экология дальневосточной жерлянки (*Bombina orientalis*) // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока. Владивосток. С. 46–51.
- Кузьмин С.Л., Маслова И.В., 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК. 434 с.
- Кузьмин С.Л., Поярков Н.А., Маслова И.В., 2010. Об изменчивости жерлянок Дальнего Востока // Вестник МГУ, сер. 16. Биол. № 1. С. 40–45.
- Крюков В.Х., 2020. Экологические условия зимовок амфибий в юго-восточном Приморье // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение: материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу, Хабаровск. Ч. 1. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы. С. 50–52.
- Справочник по климату СССР, 1966. Вып. 26. Ч. II.
- Тагирова В.Т., Готванский А.В., Андропова Р.С., 2020. О находках дальневосточной жерлянки (*Anura*, *Amphibia*) в Хабаровском крае // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение: материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу, Хабаровск. Ч. 1. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы. С. 115–117.
- Флякс Н.Л., 1991. Биология бесхвостых амфибий Южного Сахалина в условиях антропогенного воздействия на естественные биоценозы. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 270 с.
- Шалдыбин С.Л., 1981. Зимовка и численность амфибий и рептилий в Лазовском заповеднике // Герпетологические исследования на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР. С. 123–124.
- Adnagulov E.V., Oleinikov A.Y., 2006. On the distribution and ecology of amphibians and reptiles in the South of the Russian Far East // Russian Journal of Herpetology. V. 13. № 2. P. 101–116.
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., 2019. The Siberian wood frog survives for months underwater without oxygen // Scientific Reports. V. 9. 13594.
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Yermokhin M.V., Tabachishin V.G., 2019a. Cold-hardiness of the common spadefoot *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia) // Cryo Letters. V. 40. № 5. P. 284–290.
- Bickler P.E., Buck L.T., 2007. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability // Annual Review of Physiology. V. 69. № 1. P. 145–170.
- Bradford D.F., 1983. Winterkill, oxygen relations and energy metabolism of a submerged dormant amphibian, *Rana muscosa* // Ecology. V. 64. P. 1171–1183.
- Bulakhova N.A., Mazanaeva L.F., Meshcheryakova E.N., Berman D.I., 2020. Resistance of Iranian long-legged wood frog *Rana macrocnemis* (Amphibia, Anura) to negative temperatures on land and to hypoxia in water during overwintering // Herpetology Notes. V. 13. P. 1079–1086.
- Fei L., Ye C.Y., Jiang J.P., 2012. Colored atlas of Chinese amphibians and their distributions. Chengdu, China: China Science and Technology Press.
- Fong J.J., Li P.P., Yang B.T., Zhou Z.Y., Leaché A.D., Min M.S., Waldman B., 2016. Influence of geology and human activity on the genetic structure and

- demography of the Oriental fire-bellied toad (*Bombina orientalis*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 97. P. 69–75.
- Holenweg A.K., Reyer H.U., 2000. Hibernation behavior of *Rana lessonae* and *R. esculenta* in their natural habitat // Oecologia (Berl). V. 123. P. 41–47.
- Light L.E., 1991. Habitat selection of *Rana pipiens* and *Rana sylvatica* during exposure to warm and cold temperatures // American Midland Naturalist. P. 259–268.
- Storey K.B., Storey J.M., 2017. Molecular physiology of freeze tolerance in vertebrates // Physiological Reviews. V. 97. № 2. P. 623–665.
- Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P., Zelentsova E.A., Yanshole L.V., Meshcheryakova E.N., Berman D.I., 2020. Metabolic response of the Siberian wood frog *Rana amurensis* to extreme hypoxia // Scientific Reports. V. 10, 14604.
- Tattersall G.J., Boutilier R.G., 1997. Balancing hypoxia and hypothermia in cold-submerged frogs // Journal of Experimental Biology. V. 220. P. 1031–1038.
- Tattersall G.J., Ultsch G.R., 2008. Physiological ecology of aquatic overwintering in ranid frogs // Biology Reviews. V. 83. P. 119–140.
- Voituron Y., Joly P., Eugène M., Bareé H., 2005. Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly // American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 288. P. 1563–1570.
- Xiao X., Zheng D., Yang C., Chai L., 2008. Survival and metabolic responses to freezing temperature in the northeast forest frog *Rana dybowskii* // Asiatic Herpetological Research. V. 11. P. 147–152.
- Yoon S.I., Park C.J., Bhan Y.H., Gye M.C., 2008. Amphibian biotope planning to research on reproduction of *Bombina orientalis* // Korean Journal of Environmental Biology. V. 26. № 1. P. 22–29.
- Yu L., Zhao S., Meng F., Shi Y., Xu C., 2021. Dispersal and mating patterns determine the fate of naturally dispersed populations: evidence from *Bombina orientalis* // BMC Ecology and Evolution. V. 21. № 111.

OVERWINTERING STRATEGY OF THE ORIENTAL FIRE-BELLIED TOAD, *BOMBINA ORIENTALIS* F. *SYLVATICA* (AMPHIBIA, ANURA)

N. A. Bulakhova^{1, 2, *}, E. N. Meshcheryakova^{1, **}

¹*Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

²*Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

*e-mail: sigma44@mail.ru

**e-mail: kameshky@mail.ru

The cold tolerance, the attitude to dissolved oxygen depletion in water, and the overwintering strategy of individuals of one of the intraspecies forms of the Oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis* f. *sylvatica* were studied in the south of Primorye, Russian Far East. It was revealed that individuals of the study form were unable to tolerate a decrease in the level of dissolved oxygen in water below 6 mg/l, and slightly resistant to negative temperatures (surviving only for 1–4 days at $-1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$). The main stereotype of overwintering of the *Bombina orientalis* f. *sylvatica* was confirmed to be terrestrial hibernation. Similar studies on the second form of the species, f. *praticola*, may by confirm the validity of the segregation these two ecological forms within *B. orientalis*.

Keywords: amphibian, hibernation conditions, hypoxia, cold hardiness

УДК 598.126 (470.67)

К РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ЗАКАВКАЗСКОЙ ГЮРЗЫ, *MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA* (DWIGUBSKY, 1832) (SERPENTES, REPTILIA), НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ КАВКАЗА (ДАГЕСТАН, РОССИЯ)

© 2024 г. З. С. Исмаилова*, Л. Ф. Мазаньева**

Дагестанский государственный университет, Махачкала, 367000 Республика Дагестан, Россия

*e-mail: ismailovazs@mail.ru

**e-mail: mazanaev@mail.ru

Поступила в редакцию 09.07.2024 г.

После доработки 10.08.2024 г.

Принята к публикации 12.08.2024 г.

Представлены данные по размножению закавказской гюрзы в Дагестане. Исследования проведены в природных условиях и при содержании гюрз в неволе. Были отловлены пять беременных самок (после окончания периода спаривания в природных условиях), которых содержали в террариуме. Длина тела самок без хвоста $865\text{--}1040$ мм. Число яиц в кладках 12–24. Средняя ширина яйца 36.8 ± 1.35 мм, диаметр 25.8 ± 0.21 мм, масса 14.9 ± 0.13 г. В лабораторных условиях инкубация яиц длилась 40–45 суток. Вылупившиеся молодые особи имели длину тела с хвостом 226.5 ± 2.93 мм, массу тела 9.4 ± 0.29 г. Выявлена положительная корреляция массы тела самок и числа отложенных яиц. Проведено сравнение весовых и метрических данных молоди гюрзы у дагестанских и закавказских особей.

Ключевые слова: гадюка, размножение, брачный период, репродуктивное поведение, кладка, яйца, инкубация, молодь

DOI: 10.31857/S0044513424110068, **EDN:** tkvpbk

Закавказская гюрза, *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky, 1832), распространена на Восточном Кавказе в предгорном Дагестане на севере, в Азербайджане, в восточной Грузии, Армении (кроме Талыша, высокогорий Малого Кавказа и Армянского нагорья), в северо-восточной Турции и северо-западном Иране (Ananjeva et al., 2006; Tuniyev et al., 2019). Дагестанская часть ареала простирается от полупустынных юго-восточных предгорий до северо-восточных межгорных котловин. Распространение гюрзы в регионе спорадическое (очаговое), ключевые местообитания расположены на скалистых склонах юго-восточной экспозиции, поросших шибляком (Султанова, 2011; Мазаньева, 2013). По данным Султановой (2011), дагестанские особи отличаются от закавказских крупными размерами, большей длиной и меньшей шириной головы, а также крупным межчелюстным щитком. Данные по биологии (в том числе по размножению) особей из закавказских популяций закавказской гюрзы были опубликованы ранее (Даревский, 1957; Мухелишвили, 1970; Алиев, 1973; Алекперов, 1970, 1978; Агасян, 1985, 1996; Arakelyan, 2011). При этом размножение гюрзы остается все еще недостаточно изученным. В данном сообщении приводятся

полученные нами сведения по репродуктивной биологии закавказской гюрзы, обитающей на северном пределе видового ареала в Дагестане.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения за гюрзой в брачный период проводили в природных условиях в ущелье реки Количи (окрестности города Избербаш $42^{\circ}35'$ с.ш., $47^{\circ}45'$ в.д.) в 2009 г. с конца апреля до конца июня. В условиях неволи, в лаборатории — с конца мая до конца июня того же года. Отлов самок перед кладкой яиц проводили в ущелье реки Количи в 2009 г. В апреле 2010 г. там же были отловлены 32 особи перезимовавшей молоди гюрзы. Всего было отловлено пять половозрелых самок в сроки, последующие за периодом спаривания во второй декаде июня. Отловленных самок содержали в лаборатории серпентария ООО «БИО-ФАРМ», который располагался в окрестностях поселка Талги, городского округа г. Махачкала. Содержали змей в специальных индивидуальных клетках, в качестве грунта использовали мелкий гравий или промытую речную гальку. В лаборатории поддерживалась температура $25\text{--}28^{\circ}\text{C}$, самок кормили

преимущественно перепелами. Для морфологической характеристики у самок определяли массу тела M (г), измеряли длину туловища от кончика морды до переднего края клоакальной щели $L_{\text{согр.}}$ (мм), у молоди — длину тела с хвостом $L + L_{\text{cd}}$ (мм) и массу тела M (г). У каждой самки определяли массу до и после откладки яиц, продолжительность процесса откладки, число яиц в ней и время между откладкой каждого последующего яйца, а также фиксировали дату и время вылупления молоди. Массу каждого отдельного яйца в кладках определяли путем взвешивания на электронных весах марки CBL 320 Н (производитель — CAS, Южная Корея) с точностью до 0.001 г. Длину (L) и ширину (B) каждого яйца определяли с помощью цифрового штангенциркуля с точностью до 0.1 мм (модель 0–150 мм, Digital caliper, производитель “Xueliee”, КНР). Инкубацию яиц проводили в террариуме, помещая их в пластиковые ванночки с влажным кварцевым песком и мхом (сфагнум) с отверстиями на дне. Температурный режим регулировался лампой накаливания мощностью 60 Вт, расположенной над кладкой, влажность — термогигрометром модели Kelilong-RH-9856 (производитель “Kelilong Electron”, КНР), с разрешением 5%. После вылупления молодь помещали в обогреваемые стеклянные террариумы, затем промеряли их с помощью мерной ленты и взвешивали на электронных весах указанной модели. После откладки яиц

самки были выпущены в тот же биотоп, где были отловлены. Вылупившаяся в террариуме молодь была выпущена там же.

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программы “Statistica 10” (StatSoft Inc., OK, USA). Для определения статистической значимости различий общей длины и массы тела молоди гюрзы из Дагестана и Азербайджана был использован t -критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В Дагестане гюрза активна с марта—апреля до октября—ноября, в зависимости от погодных условий. В годы с обычными условиями первые особи выходят из спячки во второй половине марта, когда дневные температуры держатся около $+10^{\circ}\text{C}$, а массовый выход начинается во второй половине апреля. Первыми появляются самцы, а через несколько дней самки. Первое время гюрзы неактивны, держатся группами возле зимовок (Султанова, 2011; Мазанова, 2013). Период активного спаривания начинается в середине мая и продолжается до второй половины июня. Нами были проведены наблюдения за брачным поведением и спариванием гюрз как в природе, так и в условиях террариума. В долине р. Количи в первую половину дня 10.05.2009 г. самка лежала, свернувшись кольцом, самец ползал вокруг нее и совершал монотонные движения, приподняв переднюю четверть тела



Рис. 1. Гюрзы, спаривающиеся в террариуме.

Таблица 1. Весовые и метрические показатели самок *Macrovipera lebetina obtusa* и их кладок в Дагестане

L. сорр. самок, мм	Масса самок до откладки, г	Масса самок после кладки, г	Яйца									
			n	L, мм			D, мм			M, г		
				min	max	M±m	min	max	M±m	min	max	M±m
1040	630	345	20	32	35	33.8±1.27	24	26	25.6±0.20	14	16	14.4±0.12
870	700	315	24	32	39	36.8±1.35	24	27	25.8±0.21	13	14	14.2±0.10
820	580	372	15	32	39	35.5±1.36	24	26	25.5±0.20	13	14	13.8±0.12
870	485	287	16	32	33	35.1±1.28	24	25	24.3±0.19	12	14	13.7±0.11
865	400	266	12	32	39	36.5±1.23	24	26	22.9±0.16	14	16	14.9±0.13

n – число яиц в кладке.

Таблица 2. Сравнительные данные весовых и метрических показателей вылупившейся в террариуме и перезимовавшей в природе молоди *Macrovipera lebetina obtusa* (Дагестан)

Показатель	N	L. corp. + L.cd, мм			M, г		
		min	max	M±m	min	max	M±m
Молодь, вылупившаяся в террариуме	53	179	272	226.±2.93	4	14	9.4±0.29
Перезимовавшие молодые особи, отловленные в природе	32	220	250	230.4±3.73	6	10	8.0±0.50

N – число особей в выборке.

и время от времени потирая самку головой. По-видимому, таким образом он побуждал ее к спариванию. По истечении получаса произошло спаривание, которое продолжалось около 30 мин, затем змеи расползлись. В условиях террариума спаривание гюрз наблюдали 19.05.2009 г., которое также продолжалось около 30 мин (рис. 1). Самки в террариуме отложили яйца в период с 15 июля по 3 августа. По наблюдениям в природе, самки в этот период неактивны и ведут скрытый образ жизни, поэтому у нас нет данных

по их кладкам и срокам появления молоди. По наблюдениям в террариуме, самка за несколько дней перед кладкой прекращает принимать предложенную пищу (перепелов, которые также содержались и разводились в отдельных помещениях лаборатории). Процесс откладки яйца начинается с волнообразных мышечных сокращений туловища и через 20–25 мин из клоаки появляется первое яйцо, а затем после подобных сокращений мускулатуры через такой же промежуток времени появляется очередное яйцо. Перед кладкой и в первые сутки после ее завершения самка почти не реагирует на внешние раздражения и не питается. Характеристики самок, содержащихся в террариуме, и их кладок приведены в табл. 1. Длина самок варьировала от 865 до 1040 мм, масса тела до откладки яиц составляла 400–630 г, после откладки – 266–345 г. Как видно из полученных данных, самки теряют от 30 до 50% массы тела и визуально удлиняются, по-видимому, из-за расслабления мускулатуры в процессе откладки яиц. Кладки содержали от 12 до 24 яиц, длиной 32–39 мм (36.8 ± 1.35), диаметром 24–27 мм (25.8 ± 0.21) и массой 13–16 г (14.9 ± 0.13). Каждое следующее яйцо появляется через 20–25 мин после появления предыдущего. Откладка яиц у самок, которые имели большое число яиц в кладке, происходила порционно в течение суток.

Проведенный корреляционный анализ отношения длины тела беременных самок к числу откладываемых ими яиц, а также отношения массы их тела к числу отложенных яиц выявил положительную

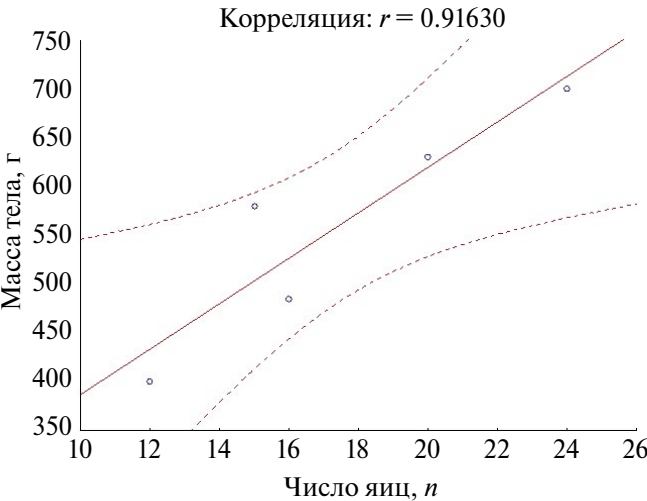


Рис. 2. Анализ корреляционных связей массы тела беременных самок (M) и числа отложенных яиц (n).

Таблица 3. Сравнительные данные весовых и метрических показателей молодых особей *Macrovipera lebetina obtusa* из Дагестана и Азербайджана, отловленных в природе (Алиев, 1973)

Показатель		Молодь, вылупившаяся в террариуме ($N = 53$)	Перезимовавшая молодь, отловленная в природе ($N = 32$)	t-знач.	p
L. corp. + L.cd, мм	min	179	219	4.42	0.14
	max	272	352		
	$M \pm m$	226.0 ± 2.93	248.9 ± 2.67		
M, г	min	4	24.8	-2.62	0.11
	max	14	42.8		
	$M \pm m$	9.4 ± 0.29	31.1 ± 1.7		

N – число особей в выборке.

(значимую, $r = 0.9$) корреляцию между массой тела самок и числом отложенных ими яиц (рис. 2).

Яйца инкубировались в течение 40–45 дней при температуре воздуха 26–28°C и влажности субстрата 75–90%. С 3 по 15 сентября вылупилось 53 сеголетки с длиной тела 226.5 ± 2.93 мм и массой 9.4 ± 0.29 г. Эти показатели мы сравнили с размерными и весовыми данными, полученными от пойманных нами перезимовавших молодых особей в начале апреля следующего года (2010 г.) (табл. 2). Как видно из табл. 2, последние отличаются чуть более крупными размерами, но меньшей массой тела, что возможно, связано с потерей массы тела при зимовке.

Мы также сравнили молодых особей дагестанских гюрз с азербайджанскими, которых, по данным Алиева (1973), он отловил в природе в год их вылупления (табл. 3). По данным табл. 3, значительные различия между ними наблюдаются по средней массе тела, что, по-видимому, связано с неточностью указания времени вылупления и сроков отлова.

ОБСУЖДЕНИЕ

По сведениям Даревского (1957) и Алиева (1973), спаривание гюрз в Закавказье происходит с конца апреля до середины июня, при этом сроки спаривания также зависят от климатических условий года и упитанности змей. Откладка яиц в Азербайджане, по данным Алиева (1973), начинается в середине июня, но не позднее июля, и кладки содержат от 6 до 26 яиц. Однако, по данным Даревского (1957), в Армении две самки отложили 28 июля по 24 яйца каждая. По данным Агасяна (1996), в условиях террариума самка (длина тела 840 мм) отложила 6 августа 12 яиц, средняя длина которых 45.6 мм, диаметр 28.05 мм. После их инкубации 30 сентября вылупились сеголетки (длина тела 239 мм, хвоста 32.2 мм, масса тела 12.2 г). По его же данным в середине сентября в природе была отловлена и промерена молодь длиной тела 250–280 мм. По данным же Алиева (1973), 25 июля 1970 г. им были найдены 16 яиц,

длина тела вылупившейся из них молоди составляла 150–200 мм. Он также сообщает, что в окрестностях г. Баку 28 августа 1970 г. им обнаружены восемь вылупившихся сеголеток гюрз длиной тела 260 мм и массой 19 г. По его данным, инкубация яиц длится от 57 до 82 дней с августа до конца сентября. Анализ этих данных показал их противоречивость. Полученные нами сведения по репродуктивным показателям гюрз в Дагестане хорошо согласуются с литературными данными по этому виду в армянской части ареала (Даревский, 1957; Агасян, 1996). Незначительные расхождения по весовым и размерным показателям яиц и молоди, по-видимому, связаны с неравными в количественном отношении выборками, а также с применением различных методов получения весовых и размерных данных. Несмотря на схожесть в целом репродуктивных показателей дагестанских и закавказских особей гюрз, эти особи имеют свои особенности. Азербайджанские гюрз, по данным Алиева (1973), начинают откладку яиц в середине июня, в их кладках максимальное число яиц до 26, а также наблюдаются отличия в сроках инкубации яиц (до 82 дней), молодь появляется значительно раньше, т.е. в конце августа. По данным Агасяна (1996), гюрз в Армении откладывают яйца в конце июля, как и дагестанские особи, максимальное число яиц в кладках равно 24, с нашими данными согласуются и данные о сроках инкубации яиц и появления молоди к середине сентября.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам ООО «БИО-ФАРМ» за помощь в отлове особей закавказской гюрзы и представленные условия для работы в лаборатории.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета института (учреждения, организации). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование проводилось в соответствии с «Международными рекомендациями (этический кодекс) по проведению медико-биологических исследований с использованием животных», разработанным и опубликованным в 1985 году Советом международных научных организаций и «Европейской конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях» от 18 марта 1986 г. Протокол Комиссии по биоэтике № 4 от 24. 05.2024 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агасян А.Л., 1985. К изучению гюрзы в Армянской ССР // Материалы III конференции молодых зоологов, посвященной 40-летию великой победы. Ереван: Изд. Академии наук Армянской ССР. С. 35.
- Агасян А.Л., 1996. Фауна змей Армении и Нахичеванского региона. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван: Институт зоологии НАН Армении. 38 с.
- Алекперов А.М., 1970. Ядовитые змеи Азербайджана и вопросы их охраны // Ядовитые животные Средней Азии и их яды. Ташкент. С. 1428.
- Алекперов А.М., 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Элм. 262 с.
- Алиев Т.Р., 1973. Ядовитые змеи Азербайджана Эколого-фаунистические исследования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку: Институт зоологии АН АЗСР. 21 с.
- Даревский И.С., 1957. Фауна пресмыкающихся Армении и ее зоогеографический анализ Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван. Зоол. ин-т Акад. наук СССР. 28 с.
- Мазанаева Л.Ф., 2013. Пресмыкающиеся // Редкие позвоночные животные заповедника «Дагестанский» (под редакцией Г.С. Джаммирова и С.А. Букреева) // Труды заповедника «Дагестанский». Вып. 6. Махачкала. С. 90–100.
- Мухелашвили Т.А., 1970. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: Мецниерба. 235 с.
- Султанова З.С., 2011. Морфологическая характеристика гюрзы *Macrovipera lebetina obtusa* (Dwigubsky 1832) в Дагестане // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. СПб. Русская коллекция. С. 246–249.
- Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Barabanov A.V., 2006. The Reptiles of Northern Eurasia. Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation Status. (Pensoft Series Faunistica, v. 47). Sofia: Pensoft. 245 p.
- Arakelyan M.S., 2011. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh / M.S. Arakelyan, F.D. Danielyan, C. Corti, R. Sindaco, A.E. Leviton // Contributions to Herpetology. V. 27. Salt Lake City: Society for Study of Amphibians and Reptiles. 154 p.
- Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Aghasyan A.L., 2019. Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution conservation. St. Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press. P. 115–118.

ON THE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF THE TRANSCAUCASIAN GYURZA, *MACROVIPERA LEBETINA OBTUSA* (DWIGUBSKY, 1832) (SERPENTES, REPTILIA), IN THE NORTHEASTERN CAUCASUS (DAGESTAN, RUSSIA)

Z. S. Ismailova*, L. F. Mazanaeva**

Dagestan State University, Makhachkala, 367025 Republic of Dagestan, Russia

*e-mail: ismailovazs@mail.ru

**e-mail: mazanaev@mail.ru

Data on the reproduction of the Transcaucasian viper in Dagestan are presented. The studies were carried out in natural conditions and in captivity. To characterize clutches in nature, five females were captured after the mating period and then kept in a terrarium. The body length of females varied from 865 to 1040 mm. The number of eggs in clutches ranged from 12 to 24. The width of eggs in clutches averaged 36.8 ± 1.35 , the diameter, 25.8 ± 0.21 mm, and the weight, 14.9 ± 0.13 g. Incubation in the laboratory conditions lasted 40–45 days. The body length with the tail of the hatched juveniles was 226.5 ± 2.93 mm, the weight, 9.4 ± 0.29 g. A positive correlation was found between the body weight of breeding females and the number of eggs they laid. A comparison of the weight and metric data of Dagestan and Azerbaijani individuals was carried out.

Keywords: viper, reproduction, mating season, reproductive behavior, clutches, eggs, incubation, hatchlings

УДК 598.112.16 (597)

НОВЫЙ ВИД ЧЕРВЕОБРАЗНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DIBAMUS* DUMÉRILO ET BIBRON, 1839 (SQUAMATA, DIBAMIDAE) ИЗ КАМБОДЖИ

© 2024 г. Н. С. Ключкин^a, А. М. Брагин^b, Неанг Тхы^c, В. А. Горин^a,
А. А. Лисенкова^a, В. Ю. Богатырева^d, Н. А. Поярков^{a, b*}

^a Кафедра зоологии позвоночных, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Ленинские Горы, GSP-1, Москва, 119234 Россия

^b Совместный российско-вьетнамский научно-исследовательский и технологический тропический центр, 63 Ул. Нгуен Ван Хуен, Неиадо, Каузай, Ханой, Вьетнам

^c Wild Earth Allies, 77a, Ул. Бетонг, дер. Баяб, Пномпень Тхмей, Сенсок, Пномпень, Камбоджа

^d Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Б. Никитская ул. 2, Москва, 125009 Россия

*e-mail: n.poyarkov@gmail.com

Поступила в редакцию 13.07.2024 г.

После доработки 15.08.2024 г.

Принята к публикации 20.08.2024 г.

Новый вид червеобразных ящериц рода *Dibamus* Duméril et Bibron, 1839 описан по пяти экземплярам, собранным в Национальном парке Бокор в провинции Кампот в южной Камбодже. *Dibamus elephantinus* sp. n. отличается от других видов рода следующим сочетанием признаков: длина туловища (SVL) до 129.3 мм; длина хвоста относительно длины тела (TL/SVL) 17–22%; межчелюстной шов незавершенный; носовой и губной швы завершенные; один заглазничный щиток; три чешуйки граничат с задним краем первого нижнегубного щитка; две чешуйки граничат с задним краем второго нижнегубного щитка; медиальный заподбородочный щиток увеличен; 19 рядов чешуй вокруг середины туловища; 22 ряда чешуй вокруг туловища за основанием головы; 17–19 рядов чешуй перед клоакой; 178–202 ряда брюшных чешуй; 46–52 подхвостовые чешуи; размер лобного щитка относительно лобно-носового щитка (FSW/FNSW) 127–136%; размер межтеменного щитка относительно окружающих его чешуй (IPW/NSW) 111–140%; у самцов задние конечности короче длины головы (HLL/HL 74–78%); светлая поперечная полоса на теле имеется или отсутствует. Приводится остеологическое описание нового вида по данным компьютерной микротомографии. Генетически и морфологически *Dibamus elephantinus* sp. n. наиболее близок к *D. dalaiensis*, обитающему в западной части Кардамоновых гор в Камбодже. Новый вид населяет горные вечнозеленые леса Слоновых гор (Пном Дамрэй) на высотах около 1000 м над ур. м. *Dibamus elephantinus* sp. n. представляет собой 27-й вид червеобразных ящериц рода *Dibamus* и второй вид этого рода, обнаруженный в Камбодже. Предложен ключ для определения видов рода *Dibamus* фауны континентальной Юго-Восточной Азии.

Ключевые слова: *Dibamus elephantinus* sp. n., морфология, микротомография, остеология, Слоновые горы, Кардамоновы горы

DOI: 10.31857/S0044513424110077, **EDN:** tkugyr

Червеобразные ящерицы семейства Dibamidae Boulenger, 1884 — это древняя группа чешуйчатых рептилий (Squamata), представители которой встречаются в тропических и субтропических лесах Юго-Восточной Азии и Мексики, где ведут роющий образ жизни (Greer, 1985). Представители семейства Dibamidae отличаются червеобразным туловищем, рудиментарными глазами, отсутствием наружных слуховых отверстий, полным отсутствием конечностей у самок и наличием у самцов

рудиментарных задних конечностей — ластообразных придатков в области клоаки (Duméril, Bibron, 1839; Greer, 1985; Quah et al., 2017; Koppetsch et al., 2019; Kliukin et al., 2023, 2024). В настоящий момент семейство Dibamidae включает два рода: монотипический род *Anelytropsis* Cope, 1885, известный из центральной Мексики, и род *Dibamus* Duméril et Bibron, 1839, включающий 26 видов, распространенных в Восточной и Юго-Восточной Азии от южного Китая и Индокитая до Никобарских

островов, Больших и Малых Зондских островов, Новой Гвинеи и Филиппин (Cope, 1885; Greer, 1985; Uetz et al., 2024). Несмотря на широкое географическое распространение, большинство видов рода *Dibamus* было описано по единичным экземплярам и известно лишь с типовых территорий; возможно, для многих представителей этой группы характерен микроэндемизм (Kliukin et al., 2023, 2024). Скрытый подземный образ жизни в сочетании со специфическим характером распространения в труднодоступных тропических районах делают поиск этих ящериц сложной задачей, что затрудняет оценку разнообразия и исследования систематики этой группы рептилий.

В Индокитае наиболее полно изучено разнообразие рода *Dibamus* на территории Социалистической Республики Вьетнам, где отмечено, по крайней мере, восемь видов (Kliukin et al., 2023, 2024). Существенный вклад в исследование червеобразных ящериц Вьетнама и прилегающих регионов Азии внес Илья Сергеевич Даревский (в период 1924–2009), которому в ходе советско-вьетнамских экспедиций 1982–1988 годов удалось собрать 12 экземпляров червеобразных ящериц (Darevsky, 1992). Этот уникальный материал позволил не только провести ревизию фауны дибамид Вьетнама, но и получить первые данные по экологии и изменчивости ряда видов, а также впервые привести сведения о строении гемипениальных структур червеобразных ящериц. В том числе, результатом исследований И.С. Даревского стало описание двух новых для науки видов рода *Dibamus*: *D. greeri* Darevsky, 1992 с плато Тэйнгуен (провинция Зялай, Вьетнам) и *D. bogadeki* Darevsky, 1992 из Гонконга, Китай (Darevsky, 1992). Кроме того, экземпляры, собранные И.С. Даревским на острове Кондао (провинция Бария-Вунгтау, Вьетнам) и исходно определенные им как *D. montanus* Smith, 1921, позволили в дальнейшем описать новый вид *D. kondaoensis* Honda, Ota, Hikida et Darevsky, 2001 (Honda et al., 2001). За последний год благодаря интенсификации исследовательских работ с учетом экологических особенностей семейства Dibamidae с территории Вьетнама удалось описать еще два новых для науки узкоареальных вида: *D. tropicentr* Kliukin, Nguyen, Bragin et Poyarkov, 2023 (Kliukin et al., 2023) и *D. deimontis* Kliukin, Bragin, Nguyen et Poyarkov, 2024 (Kliukin et al., 2024).

При этом в соседней Камбодже разнообразие червеобразных ящериц изучено значительно меньше. Долгое время находки дибамид с территории Королевства Камбоджа не были известны; было выдвинуто предположение, что это семейство рептилий на территории страны не встречается (David, Ineich, 2009). В 2011 г. Неанг Тхы с соавторами опубликовали первое сообщение о находке

червеобразных ящериц в Камбодже и привели описание нового вида *D. dalaiensis* Neang, Holden, Eastoe, Seng, Ith et Grismer, 2011 (Neang et al., 2011). *Dibamus dalaiensis* был описан с горы Пном Далай в западной части Кардамоновых гор; этот вид привязан к влажным горным лесам на высотах более 1000 м над ур. м. и, вероятно, является узкоареальным эндемиком (Neang et al., 2011). После описания *D. dalaiensis* о других находках семейства Dibamidae на территории Камбоджи более не сообщалось. Учитывая то, что горные системы Камбоджи отличаются значительным уровнем эндемизма герпетофауны (Murdoch et al., 2019; Grismer et al., 2019, 2020, 2021a, 2021b, 2023; Poyarkov et al., 2021, 2023), находки представителей Dibamidae в других изолированных горных районах Камбоджи представляются весьма вероятными.

В ходе работы с коллекционным материалом Зоологического музея МГУ, собранным в Слоновых горах (Пном Дамрэй) в южной Камбодже русским энтомологом О.Н. Кабаковым (1928–2009) более 30 лет назад, мы обратили внимание на два экземпляра червеобразных ящериц рода *Dibamus*. Дополнительные полевые исследования в месте сбора этих экземпляров, проведенные Неанг Тхы с коллегами, позволили обнаружить ранее неизвестную популяцию червеобразных ящериц в национальном парке Бокор — на самой крупной вершине Слоновых гор — в провинции Кампот в южной Камбодже. Генетические различия, а также уникальное сочетание диагностических морфологических признаков отличают новую популяцию от других видов рода *Dibamus* и позволяют описать ее как новый вид.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал. Исследованы два экземпляра *Dibamus* sp. из коллекции Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова (ZMMU Re-17894 и ZMMU Re-17895; Москва, Россия), собранные О.Н. Кабаковым 6 и 8 февраля 1994 г. на горе Пном Бокор, провинция Кампот, южная Камбоджа (см. рис. 1, локалитет 15). Дополнительно, в октябре 2017 г. и июне 2018 г. Неанг Тхы с коллегами в ходе полевой работы в вечнозеленом горном лесу на территории национального парка Бокор собрали еще три экземпляра того же вида червеобразных ящериц; они депонированы в Центре сохранения биоразнообразия Королевского университета Пномпеня — Center for Biodiversity Conservation (CBC), the Royal University of Phnom Penh (RUPP) (CBC02961 и CBC03113–03114; Пномпень, Камбоджа).

Внешняя морфология. Промеры фиксированных экземпляров проводили при помощи электронного цифрового штангенциркуля ШЦЦ-I-125

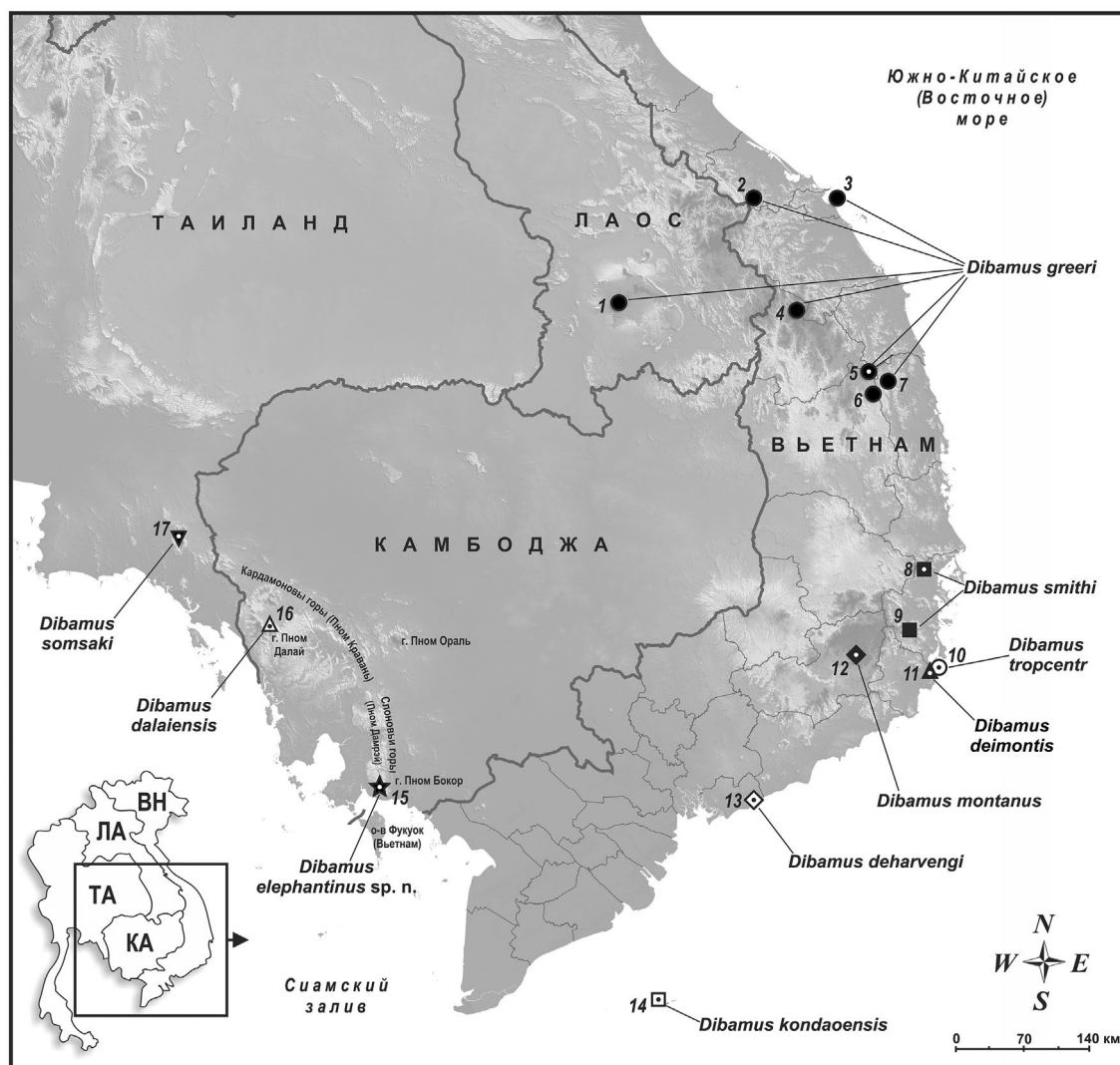


Рис. 1. Распространение представителей рода *Dibamus* в южном Индокитае. Типовые территории видов обозначены точкой в центре маркера локалитета. Сокращения: КА – Камбоджа, ВН – Вьетнам, ЛА – Лаос, ТА – Таиланд. **Локалитеты:** **Лаос:** 1 – район Паксонг, пров. Чампасак (FMNH 258662); **Вьетнам:** 2 – Заповедник Саола, район Алюй, пров. Тхуатъен-Хюэ (Nguyen et al., 2009); 3 – Заповедник Сонча, Дананг (Phan et al., 2021); 4 – Заповедник Нгоклинь, пров. Дананг (Le et al., 1999); 5 – Заповедник Контюранг и дер. Тямлап, пров. Зялай (Darevsky, 1992); 6 – Буонлыой, пров. Зялай (Darevsky, 1992); 7 – охраняемый лес Антоан, пров. Биньдинь (ZMMU NAP-16013); 8 – Дабан, р-н Ниньхоа, пров. Кханьхоа (Greer, 1985; Darevsky, 1992); 9 – Заповедник Хонба, пров. Кханьхоа (Бобров, 2008); 10 – гора Давать и р. Ныюкнгот, нац. парк Нюйтюа, пров. Ниньтхуан (Kliuikin et al., 2023); 11 – гора Нюйтюа, нац. парк Нюйтюа, пров. Ниньтхуан (Kliuikin et al., 2024); 12 – Ле Боскэ (Le Bosquet), город Далат, пров. Ламдонг (Smith, 1921); 13 – Заповедник Биньтяу-Фюкбью, пров. Бария-Вунгтау (Ineich, 1999); 14 – нац. парк Кондао, пров. Бария-Вунгтау (Honda et al., 2001); **Камбоджа:** 15 – гора Пном Бокор, нац. парк Бокор, пров. Кампот (настоящая статья); 16 – гора Пном Далай, Природный резерват Пном Самкос, пров. Пурсат (Neang et al., 2011); **Таиланд:** 17 – Природный резерват Кхао Сойдао, пров. Чантхабури (Honda et al., 1997).

фирмы ЧИЗ (Челябинский Инструментальный завод) с пределом допускаемой погрешности прибора ± 0.03 мм; полученные значения округляли до одного знака после запятой. Терминология, использованная для морфологического описания изученных экземпляров, и сокращения соответствуют работам Грира (Greer, 1985) и Неанг Тхы

с соавторами (Neang et al., 2011). Русские названия морфологических структур даны по Боброву (2008). Сравнительные данные по морфометрическим и меристическим признакам других видов рода *Dibamus* получены из работ Неанг Тхы с соавторами (Neang et al., 2011), Куа с соавторами (Quah et al., 2017), Копетча с соавторами (Koppetsch et

al., 2019) и Клюкина с соавторами (Kliukin et al., 2023, 2024). Все измерения проводили под биноклярным микроскопом Olympus SZX7. Исследованы следующие морфологические признаки: (1) длина туловища — от кончика рыла до клоаки (SVL — snout to vent length); (2) длина хвоста (TL — tail length) — от клоаки до кончика хвоста в вытянутом состоянии; (3) длина головы (HL — head length) — от заднего края верхнегубного щитка (SL — supralabial scale) до кончика рыла; (4) ширина головы (HW — head width) — между задними краями челюстей; (5) расстояние между глазом и ноздрей (E-N — eye to nostril distance) — от переднего края глаза до заднего края ноздри; (6) расстояние между глазом и кончиком рыла (E-S — eye to snout distance) — от переднего края глаза до переднего края рыла; (7) расстояние между ноздрями (IN — internarial distance) — наименьшее расстояние между медиальными краями ноздрей; (8) межглазничное расстояние (IO — interorbital distance) — наименьшее расстояние между медиальными краями глаз; (9) ширина лобного щитка (FSW — frontal scale width) — наибольшее расстояние поперек щитка; (10) длина лобного щитка (FSL — frontal scale length) — наибольшее расстояние вдоль щитка; (11) ширина лобно-носового щитка (FNSW — frontonasal scale width) — наибольшее расстояние поперек щитка; (12) длина лобно-носового щитка (FNSL — frontonasal scale length) — наибольшее расстояние вдоль щитка; (13) ширина межтеменного щитка (IPW — interparietal scale width) — наибольшее расстояние поперек щитка; (14) ширина загривочной чешуи (NSW — nuchal scale width) — наибольшая ширина самой крупной чешуйки, граничащей с задним краем межтеменного щитка; (15) относительный размер лобного щитка (FSW/FNSW) — отношение ширины лобного щитка к ширине лобно-носового щитка; (16) относительный размер межтеменного щитка (IPW/NSW) — отношение ширины межтеменного щитка к ширине загривочной чешуи; (17) ширина туловища (BW — body width) — наибольшая ширина в средней части туловища; (18) ширина хвоста (TW — tail width) — наибольшая ширина в основании хвоста; (19) высота головы (HH — head height) — максимальное расстояние от нижнего до верхнего края головы на уровне верхнегубного щитка; (20) длина конечностей (LL — leg length) — наибольшая длина по наружному краю конечности от ее кончика до основания; (21) относительная длина конечностей (HLL/HL) — отношение абсолютной длины конечностей к длине головы; (22) количество верхнегубных щитков (SL — supralabials); (23) количество нижнегубных щитков (IL — infralabials); (24) количество заглазничных щитков (PO — postoculars); (25) количество загривочных чешуй, граничащих с задним краем межтеменного щитка (N — nuchals);

(26) количество задненижнегубных чешуй, граничащих с задним краем первого нижнегубного щитка (PIS — post-infralabial scales, включая заподбородочный щиток); (26) относительные размеры медиального заподбородочного щитка (MSL, medial sublabial scale); (27) количество чешуй, граничащих с задним краем второго нижнегубного щитка (SP2IL); (28, 29, 30) состояния роstralного (RS, rostral suture), носового (NS, nasal suture) и губного (LS, labial suture) швов (завершенный, то есть доходит до ноздри; не завершенный, то есть не доходит до ноздри; или отсутствует); (31) характер пигментации туловища (общий тон окраски; наличие или отсутствие светлой поперечной полосы или LTB — light transverse band). Важно отметить, что ряд авторов, в том числе Грир (Greer, 1985), не включали заподбородочный щиток в подсчет PIS, поэтому для сопоставления их данных с нашими к указанному значению PIS следует прибавить единицу; подсчет PIS в работе Неанг Тхы с соавторами (Neang et al., 2011) аналогичен нашему способу подсчета.

Дополнительно были исследованы следующие меристические признаки: (30) число рядов чешуй вокруг середины туловища (MBSR — midbody scale rows) на уровне чешуйки, равноудаленной от заднего края верхнегубного щитка и клоаки; (31) число рядов чешуй вокруг туловища сразу позади головы (ATSR — anterior transverse scale rows); (32) число рядов чешуй вокруг туловища сразу перед клоакой (PTSR — posterior transverse scale rows) на уровне ближайшей к клоаке чешуи, не налегающей на конечность и не прикрывающей клоаку; (33) число брюшных чешуй (VEN — ventrals) от подбородочного щитка до переднего края клоаки; (34) число подхвостовых чешуй (SC — subcaudals) от заднего края клоаки до кончика хвоста, не включая терминальную чешуйку (в случае повреждения хвоста это отмечалось отдельно).

В доступной литературе по систематике Dibamidae межчелюстной или роstralный шов (RS — rostral suture) широко использован в качестве определительного признака (например, Darevsky, 1992; Бобров, 2008; Neang et al., 2011; Quah et al., 2017). Однако фактически термин “межчелюстной шов” соответствует двум различным морфологическим структурам: (1) парным швам, идущим от латеральных краев лобно-носового щитка по направлению к ноздрям (имеется у *D. bourreti* Angel, 1935 и *D. bogadeki*, см. Darevsky, 1992; Бобров, 2008; Бобров, Семенов, 2008), и (2) медиальному шву, идущему от переднего края лобно-носового щитка к кончику рыла (этот шов может быть полным или неполным и встречается у разных видов *Dibamus*, см. Бобров, 2008). В настоящей статье мы следуем предложенной нами ранее схеме (Kliukin et al., 2023, 2024), согласно которой предлагается

рассматривать эти структуры как два самостоятельных признака со следующими состояниями: (1) “латеральные ростральные швы” (LRS – lateral rostral suture): имеются завершённые или незавершённые [+], или отсутствуют [0]; (2) “медиальный ростральный шов” (MRS – medial rostral suture): имеется завершённый [+], имеется незавершённый [–], или полностью отсутствует [0].

Пол животных определяли по наличию рудиментарных ластообразных задних конечностей у самцов. Состояние признаков и данные о географическом распространении других видов рода *Dibamus* указывали по данным из литературных источников (Angel, 1935; Taylor, 1962; Greer, 1985; Darevsky, 1992; Das, 1996; Honda et al., 1997, 2001; Ineich, 1999; Diaz et al., 2004; Das, Lim, 2003, 2005, 2009; Das, Yaakob, 2003; Neang et al., 2011; Quah et al., 2017; Koppetsch et al., 2019; Nguyen et al., 2021; Kliukin et al., 2023, 2024).

Остеология. Для одного экземпляра червеобразных ящериц (ZMMU Re-17894, самец) была получена 3D-реконструкция скелета при помощи микротомографа Bruker Skyscan 1272 (США), оснащенного источником Hamamatsu L10101–67 (Hamamatsu Photonics, Хамамацу, Япония) и камерой Ximea xiRAY16 (Ximea GmbH, Мюнстер, Германия) на базе центра компьютерной микротомографии Биологического факультета МГУ. Образец сканировали при напряжении источника 65 кВ и силе тока 150 мкА без рентгеновского фильтра. Экземпляр поворачивали на 180° вокруг вертикальной оси с шагом 0.1°. На основе полученных рентгеновских проекций с помощью программного обеспечения NRecon® (Bruker micro-CT, Kontich, Бельгия) были реконструированы стеки виртуальных поперечных сечений скелета исследованного экземпляра. Итоговый стек состоял из 2963 изображений с разрешением 4904x4904 и размером пикселя 2.02 мкм. Трёхмерную визуализацию и последующий анализ остеологических признаков проводили в пакете программного обеспечения Avizo 8.1. Номенклатура окостенений червеобразных ящериц дана в соответствии с работами Гриа (Greer, 1985), Риппеля (Rieppel, 1984) и Клюкина с соавторами (Kliukin et al., 2023, 2024).

Лабораторные методы. Выделение ДНК из музейных образцов червеобразных ящериц и последующую работу с ней проводили в Кабинете исторической ДНК Зоологического музея МГУ. Помещения кабинета специально оборудованы для работы с архивным и деградированным биоматериалом и никогда не были использованы для работы с современными образцами. Работу проводили в защитных костюмах, помещения, поверхности, расходные материалы и инструменты подвергали

регулярной обработке хлорным раствором и жестким ультрафиолетовым излучением.

Тотальная ДНК была выделена из фрагментов мышечной ткани с использованием набора QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen, Германия) с колонками по протоколу производителя со следующими модификациями: лизис ткани проводили при температуре 56 °C в течение 10–12 часов (overnight); элюцию проводили в 100 мкл буфера АЕ, при этом данный объем дважды прогоняли через колонку. После элюции колонку с нанесенным буфером инкубировали 7 минут при комнатной температуре.

Для пилотного исследования генетической дифференциации камбоджийских червеобразных ящериц изучены короткие фрагменты митохондриального гена 16S рРНК длиной 224 п.о. К сожалению, получение более длинных фрагментов этого или других генов оказалось невозможным ввиду значительной деградации ДНК в исследованном биоматериале. Фрагмент гена 16S рРНК амплифицировали праймерами Dib16S_2F (5'-CATAAGACGAGAAGACCCTG-3') и Dib16S_2F (5'-TTGAAGAAGATAGCGCTGTT-3'); эти праймеры были специально разработаны для настоящего исследования в программе Primer3 (Koressaar, Remm, 2007; Untergasser et al., 2012).

Филогенетический анализ. Для предварительной оценки генетической дифференциации камбоджийских популяций рода *Dibamus* мы исследовали изменчивость короткого фрагмента гена 16S рРНК мтДНК для двух особей *Dibamus* sp. из Слоновых гор (гора Пном Бокор) и одного экземпляра из типовой серии *D. dalaiensis* из Кардамоновых гор (гора Пном Далай; CBC00559 / LSUHC09779, паратип) (PQ062251–PQ062253). Полученные последовательности анализировали совместно со всеми последовательностями фрагмента гена 16S рРНК для семейства Dibamidae, доступными в базе данных GenBank, а также с последовательностями *Goniurosaurus kuroiwae* (Namiye) и *Eublepharis macularius* (Blyth) (Eublepharidae), которые использовали в качестве внешних групп. Всего в анализ вошло 11 последовательностей фрагмента гена 16S рРНК (информация по локалитетам и коллекционным номерам ваучерных экземпляров приведена в табл. 1).

Первичное выравнивание последовательностей проводили в онлайн-приложении MAFFT (Katoh et al., 2019) с параметрами выравнивания по умолчанию; далее выравнивание проверяли и в случае необходимости редактировали в программе BioEdit v7.0.5.2 (Hall, 1999). Средние некорректированные генетические дистанции (p-дистанции) рассчитывали в программе MEGA v6.0. (Tamura et al., 2013). Модели эволюции ДНК рассчитывали в программе Partitionfinder v2.1.1 (Lanfear et al.,

Таблица 1. Номера ваучерных экземпляров и последовательностей фрагмента гена 16S рРНК представителей семейства Dibamidae и внешних групп, использованных в настоящей работе

№	Вид	Коллекционный номер	Номер в GenBank	Локалитет
1	<i>Anelytropsis papillosus</i>	MZFC22828	DQ990972	Мексика
2	<i>Dibamus bogadeki</i>	—	AB738954	Китай, Гонконг
3	<i>Dibamus bourreti</i>	—	MW368917	Китай, Хунань, Маншань
4	<i>Dibamus bourreti</i>	Zhang2011	HQ902588	Китай, Гуандун, Гуанчжоу
5	<i>Dibamus dalaiensis</i>	CBC00559 / LSUHC09779	PQ062253	Камбоджа, Пурсат, Пном Далай
6	<i>Dibamus elephantinus sp. n.</i>	ZMMU Re-17894	PQ062251	Камбоджа, Кампот, Пном Бокор
7	<i>Dibamus elephantinus sp. n.</i>	ZMMU Re-17895	PQ062252	Камбоджа, Кампот, Пном Бокор
8	<i>Dibamus novaeguineae</i>	MCB-2004	AY649149	Филиппины, без точного локалитета
9	<i>Dibamus novaeguineae</i>	LSUMZH9546	KC621330	Филиппины, о-в Западный Негрос, округ Валенсия
10	<i>Goniurosaurus kuroiwae</i>	—	HQ876420	Без точного локалитета
11	<i>Eublepharis macularius</i>	—	OQ420358	Без точного локалитета

2012), используя Информационный критерий Акаикэ (AIC); модель GTR+I+G была выбрана как оптимальная для описания эволюции изученного фрагмента гена 16S рРНК. Филогенетические связи червеобразных ящериц реконструировали с помощью алгоритмов максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, далее ML) и Байесовского анализа (Bayesian Inference, далее BI). ML-дендрограммы строили в онлайн-приложении IQ-TREE (Nguyen et al., 2015); стабильность узлов полученной дендрограммы оценивали с помощью алгоритма супер-быстрого бутстреп-анализа (ultrafast bootstrap, далее UFBS), включившего 1000 псевдореплик (Hoang et al., 2018). BI-дендрограммы рассчитывали в программе MrBayes v3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Анализ Марковских цепей Монте-Карло по алгоритму Метрополиса (Metropolis-coupled Markov Chain Monte Carlo, MCMCMC) проводили с одной “холодной” цепью и тремя “горячими” цепями для одного миллиона генераций, а семплирование проводили каждые 1000 генераций. Сходимость параметров оценивали с помощью статистики ESS (эффективный размер выборки) в Tracer 1.6 (Rambaut et al., 2014). Первые 10% деревьев были исключены из анализа в качестве “burn-in”. Достоверность полученной топологии оценивали с помощью апостериорных вероятностей (BI PP) (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). При этом узлы дендрограммы со значениями ML UFBS $\geq 95\%$ и BI PP ≥ 0.95 мы рассматривали как хорошо поддержанные, в то время как значения ML UFBS в 90–95% и BI PP в 0.95–0.90 мы рассматривали как умеренную поддержку топологии;

более низкие значения трактовали как отсутствие достоверной узловой поддержки (Huelsenbeck, Hillis, 1993; Minh et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Филогенетическое положение камбоджийских популяций рода *Dibamus*. Окончательное выравнивание фрагмента гена 16S рРНК составило 565 пар нуклеотидов (п.н.). Филогенетические связи представителей семейства Dibamidae по данным анализа этого выравнивания показаны на рис. 2. По нашим данным, монофилия рода *Dibamus* не поддержана: *Anelytropsis papillosus* Cope, 1885 из Мексики занимает место внутри радиации азиатского рода *Dibamus*, хотя базальный узел радиации семейства не получил достоверных значений поддержки (55/0.75, здесь и далее приводятся значения узловой поддержки ML UFBS/BI PP). Наиболее дистантное положение в семействе Dibamidae занимает клада *D. bourreti* + *D. bogadeki* (99/1.0), причем первый вид оказывается парафилетичен относительно последнего, а генетической дифференциации между ними не наблюдается (рис. 2). Два экземпляра с Филиппинских островов, определенных как *D. novaeguineae* Duméril et Bibron, 1839, образуют самостоятельную кладу (99/1.0). Наконец, три экземпляра *Dibamus* spp. из Камбоджи группируются в хорошо поддержанную кладу (Камбоджийская клада на рис. 2, 98/0.99), включающую две обособленные мтДНК-линии, одна из которых представлена единственным экземпляром *D. dalaiensis*, обнаруженным на горе Пном Далай в западной части Кардамоновых гор

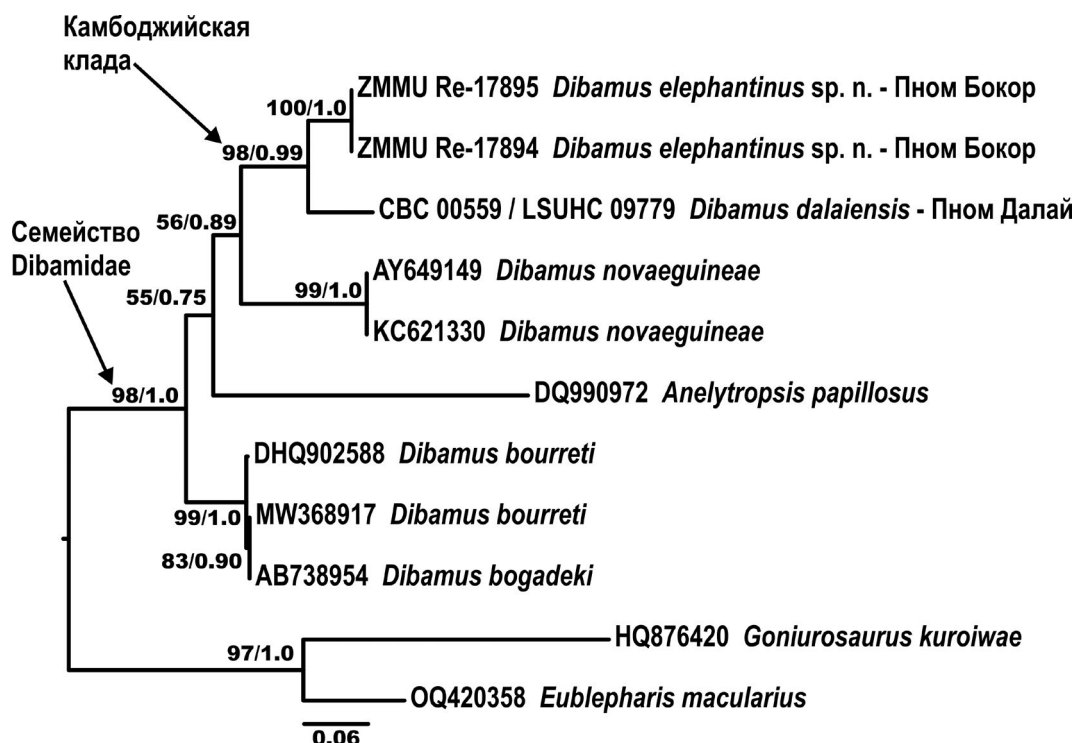


Рис. 2. Дендрограмма, построенная по методу максимального правдоподобия (ML) и иллюстрирующая филогенетические связи семейства Dibamidae по данным анализа последовательностей фрагмента митохондриального гена 16S рРНК. Числа в узлах дендрограммы соответствуют значениям ML UFBS- и BI PP-поддержек, соответственно.

(провинция Пурсат), а вторая — двумя экземплярами *Dibamus* sp., найденными на горе Пном Бокор в южной части Слоновых гор (провинция Кампот; 100/1.0).

Генетические дистанции по фрагменту гена 16S рРНК. Нескорректированные генетические р-дистанции между изученными последовательностями гена 16S рРНК представителей семейства Dibamidae приведены в табл. 2. Межвидовые генетические дистанции варьируют от $p = 0.0\%$ (между *D. bourreti* и *D. bogadeki*) до $p = 20.5\%$ (между *Anelytropsis papillosus* и *D. dalaiensis*). При этом генетическая дистанция между двумя камбоджийскими популяциями *Dibamus* из Кардамоновых и Слоновых гор оказалась значительной и составила $p = 6.4\%$. Внутривидовые генетические дистанции для тех видов, для которых в анализ было включено более одного экземпляра, во всех случаях составили $p = 0.0\%$, то есть генетических различий между сравниваемыми последовательностями выявлено не было (табл. 2).

Систематика. Молекулярно-генетический анализ музейных экземпляров камбоджийских червеобразных ящериц выявил существенные генетические различия между популяцией *Dibamus* sp., населяющей гору Пном Бокор в Слоновых горах,

и *D. dalaiensis*, известным с горы Пном Далай в западной части Кардамоновых гор ($p = 6.4\%$). Хотя данные по генетической изменчивости представителей Dibamidae отсутствуют, в других группах рептилий, например у gekkonov, такая генетическая дистанция может свидетельствовать о том, что дифференциация популяций достигла видового уровня (см., например, Grismer et al., 2021a).

Географически горы Пном Далай и Пном Бокор разделены значительным расстоянием в 225 км. Однако еще более важно, что эти возвышенности относятся к различным горным системам, разделенным несколькими глубокими долинами. Наиболее глубокая долина с максимальной высотой в 120 м над ур. м. разделяет массивы Кардамоновых и Слоновых гор в районе национального парка Кириром на границе провинций Кампонгспы и Кахконг. Учитывая, что обе популяции *Dibamus* spp. приурочены к влажным вечнозеленым горным лесам на высотах 1000 м над ур. м. и более, вероятно, лишенные лесной растительности долины, разделяющие хребты Кардамоновых и Слоновых гор, формируют непреодолимый барьер для расселения червеобразных ящериц.

Хотя по основным признакам внешней морфологии популяция *Dibamus* sp. (гора Пном Бокор,

Таблица 2. Средние некорректированные генетические р-дистанции (в процентах) по фрагменту гена 16S рРНК между представителями семейства Dibamidae (под диагональю), внутривидовые генетические р-дистанции (на диагонали, выделены полужирным шрифтом) и ошибка вычисления р-дистанций (над диагональю)

Вид		1	2	3	4	5	6
1	<i>D. elephantinus</i> sp. n.	0.0	1.7	2.1	2.2	2.2	3.0
2	<i>D. dalaiensis</i>	6.4	—	2.3	2.3	2.3	2.9
3	<i>D. novaeguineae</i>	11.5	12.2	0.0	2.2	2.2	3.3
4	<i>D. bogadeki</i>	11.5	12.2	13.5	—	0.0	2.7
5	<i>D. bourreti</i>	11.5	12.2	13.5	0.0	0.0	2.7
6	<i>A. papillosus</i>	19.9	20.5	19.2	18.6	18.6	—

провинция Кампот) очень сходна с *D. dalaiensis* (гора Пном Далай, провинция Пурсат), детальное изучение собранных экземпляров выявило несколько существенных и стабильных морфологических различий между ними. Кроме того, эти две популяции червеобразных ящериц характеризуются значительной степенью дивергенции между последовательностями гена 16S рРНК. Наличие стабильных морфологических и генетических различий между популяциями червеобразных ящериц гор Пном Бокор и Пном Далай предполагает, что их дифференциация, вероятно, достигла видового уровня. Сравнение популяции *Dibamus* sp., населяющей гору Пном Бокор, с другими известными видами рода *Dibamus* также подтвердило ее уникальность. В связи с этим мы описываем популяцию из Национального парка Бокор в Камбодже как новый вид.

Семейство Dibamidae Boulenger, 1884
Род *Dibamus* Duméril et Bibron, 1839
Dibamus elephantinus Kliukin, Neang,
Bragin et Poyarkov **sp. n.**
(рис. 3–6; табл. 3, 4)

Номер регистрации таксона в ZooBank: urn: lsid:
zoobank.org: act: D8F0A5C9-4791-4035-9975-
281E3361700C

Голотип. Взрослый самец ZMMU Re-17894; экземпляр собран О.Н. Кабаковым 6 февраля 1994 г. на горе Пном Бокор, южная часть Слоновых гор (Пном Дамрэй), провинция Кампот, южная Камбоджа (высота около 1000 м над ур. м.).

Паратипы (4 экз.). Взрослая самка ZMMU Re-17895; экземпляр собран 10 февраля 1994 г. в той же местности и тем же коллектором, что и голотип. Взрослая самка SVC02961; экземпляр собран Неанг Тхы и Б.Л. Стюартом 5 октября 2017 г. в горном вечнозеленом тропическом лесу на горе Пном Бокор, Национальный парк Бокор, южная часть Слоновых гор (Пном Дамрэй), район

Теукчоу, провинция Кампот, южная Камбоджа (координаты: 10.65266° N, 104.06145° E; высота 946 м над ур. м.). Взрослая самка SVC03113 и взрослый самец SVC03114; экземпляры собраны Неанг Тхы и Б.Л. Стюартом 24 июня 2018 года в горном вечнозеленом тропическом лесу на горе Пном Бокор, Национальный парк Бокор, южная часть Слоновых гор (Пном Дамрэй), район Теукчоу, провинция Кампот, южная Камбоджа (координаты: 10.65295° N, 104.06264° E; высота 934 м над ур. м.).

Диагноз. Новый вид отнесен к роду *Dibamus* на основании следующих морфологических признаков: червеобразное тело, передние конечности отсутствуют, рудиментарные задние ластообразные конечности имеются только у самцов; глаза редуцированы, полностью покрыты чешуей; наружные ушные отверстия отсутствуют; щитки на голове увеличены; заглазничная кость (postorbitale) отсутствует; верхнекрыловидная кость (epipterygoideum) отсутствует; височная кость (temporale) отсутствует; ребра последнего предкрестцового позвонка отсутствуют; длина хвоста (TL) менее 34% от длины туловища (SVL).

Dibamus elephantinus **sp. n.** отличается от всех остальных видов рода *Dibamus* по следующему сочетанию морфологических признаков: длина туловища (SVL) до 129.3 мм; длина хвоста составляет 17–22% от длины тела (TL/SVL); медиальный межчелюстной шов незавершенный, носовой и губной швы завершённые, достигают ноздри; один заглазничный щиток; три чешуйки граничат с постеромедиальным краем первого нижнегубного щитка; медиальный заподбородочный щиток увеличен; две чешуйки граничат с задним краем второго нижнегубного щитка; 19 рядов чешуй вокруг середины туловища; сразу позади головы 22 ряда чешуй вокруг туловища; 17–19 рядов чешуй вокруг туловища перед клоакой; 178–202 ряда брюшных чешуй; 46–52 подхвостовые чешуи; размер лобного щитка относительно лобно-носового щитка (FSW/FNSW) составляет 127–136%; размер межтеменного щитка относительно окружающих его



Рис. 3. Голотип *Dibamus elephantinus* sp. n. (ZMMU Re-17894, самец). Масштаб 10 мм. Фото Клюкина Н.С.

чешуй (IPW/NSW) составляет 111–140%; у самцов задние конечности заметно короче головы (HLL/HL 74–78%); светлая поперечная полоса на теле имеется или отсутствует.

Этимология. Видовой эпитет предложен в честь Слоновых гор (старое название “Элефан”, кхмер.: “*Chuôr Phnum Dâmrei*”, что дословно означает “горы слонов”; франц.: “*Chaîne de l’Éléphant*”; англ.: “*Elephant Mountains*”), где располагается Национальный парк Бокор и гора Пном Бокор (Бок-коу) — типовая территория нового вида.

Рекомендуемые тривиальные названия. Мы предлагаем “Червеобразная ящерица Слоновых гор”,

“*Elephant Mountains Blind Skink*” и “*Thlen Ethchoeung Phnom Damrei*” в качестве тривиальных названий на русском, английском и кхмерском языках.

Описание голотипа (ZMMU Re-17894). Голотип *Dibamus elephantinus* sp. n. самец, имеет хорошую степень сохранности, хвост отброшен при поимке, сохранен вместе с голотипом (рис. 3); длина туловища (SVL) 120.4 мм; длина хвоста (TL) 20.4 мм (16.9% от SVL). Все дополнительные промеры и значения меристических признаков голотипа приведены в табл. 3. Голова больше в длину (HL 3.7 мм), чем в ширину (HW 2.8 мм); кончик морды закруглен и выступает вперед; медиальный межчелюстной

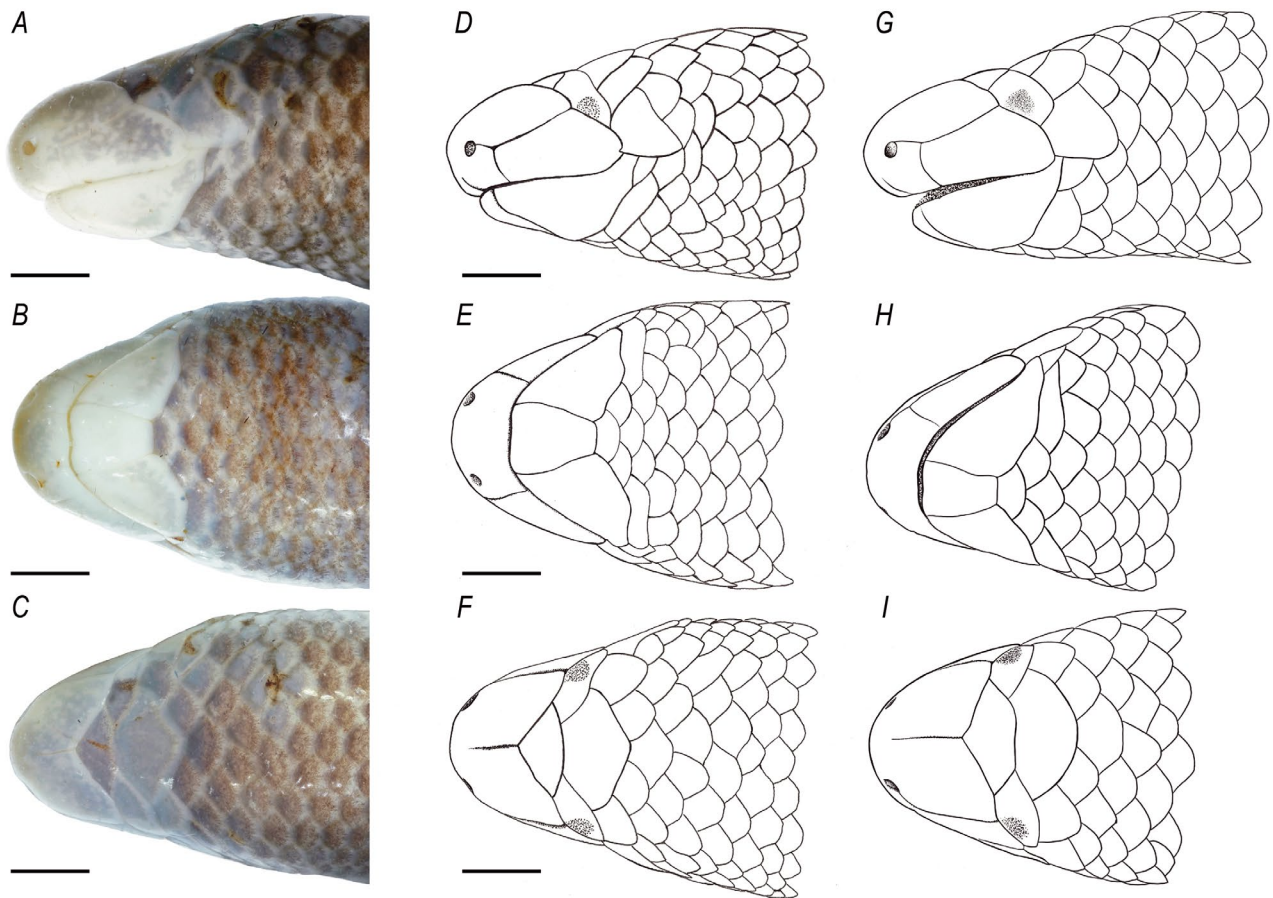


Рис. 4. Фотографии головы (A–C) и схема фolidоза (D–F) голотипа *Dibamus elephantinus* sp. n. (ZMMU Re-17894, самец); схема фolidоза голотипа *D. dalaiensis* (G–I) (LSUHC09777, по Neang et al., 2011). Голова показана сбоку (A, D, G), с дорсальной (B, E, H) и с вентральной (C, H, I) сторон. Масштаб 1 мм. Фотографии A–C и рисунки фolidоза (D–I) выполнены Ключиным Н.С.

шов незавершенный (рис. 4C, 4F), носовой и губной швы завершенные (рис. 4A, 4D); сенсорные папиллы на роstralном и первом нижнегубном щитках имеются, выражены слабо; один вытянутый заглазничный щиток; наружные слуховые отверстия отсутствуют; глаза едва заметны под крупным глазничным щитком (рис. 4A, 4D); верхнегубной щиток один, немного больше, чем глазничный щиток; к заднему краю верхнегубного щитка прилегают две небольшие чешуйки (рис. 4A, 4D); лобный щиток заметно больше лобно-носового (FSW/FNSW 136%) (рис. 4C, 4F); лобно-носовой щиток примерно в два раза больше в ширину, чем в длину (FNSL/FNSW 52.5%); межтеменной щиток один, заметно меньше лобно-носового и носового щитков, сзади граничит с четырьмя загривочными чешуями (рис. 4C, 4F); нижнегубных щитков по два с каждой стороны, первый нижнегубной щиток очень большой, покрывает большую часть нижней челюсти, второй нижнегубной щиток маленький, по размеру

примерно равен спинным чешуям; первые нижнегубные щитки разделены небольшим подбородочным щитком; каждый первый нижнегубной щиток с заднего края граничит с тремя чешуями (считая заподбородочный щиток), включая две маленькие чешуйки (медиально) и одну крупную удлиненную чешую (латерально) (рис. 4B, 4E). Тело червеобразное, цилиндрическое (рис. 3); чешуя субциклоидная; сразу позади головы вокруг туловища 22 ряда чешуй; вокруг середины туловища 19 рядов чешуй; непосредственно перед клоакой вокруг туловища 18 рядов чешуй; 178 брюшных чешуй; 46 подхвостовых чешуй. Хвост не регенерированный, отброшен при поимке (рис. 3); кончик хвоста тупой, покрыт единственной округлой чешуйкой, не оканчивающейся шипом. Рудиментарные конечности имеются в виде двух плоских удлиненных ластовидных придатков по обе стороны от клоаки (HLL 2.86 мм). Концевая чешуйка на каждой конечности несколько увеличена по сравнению с остальными чешуйками,

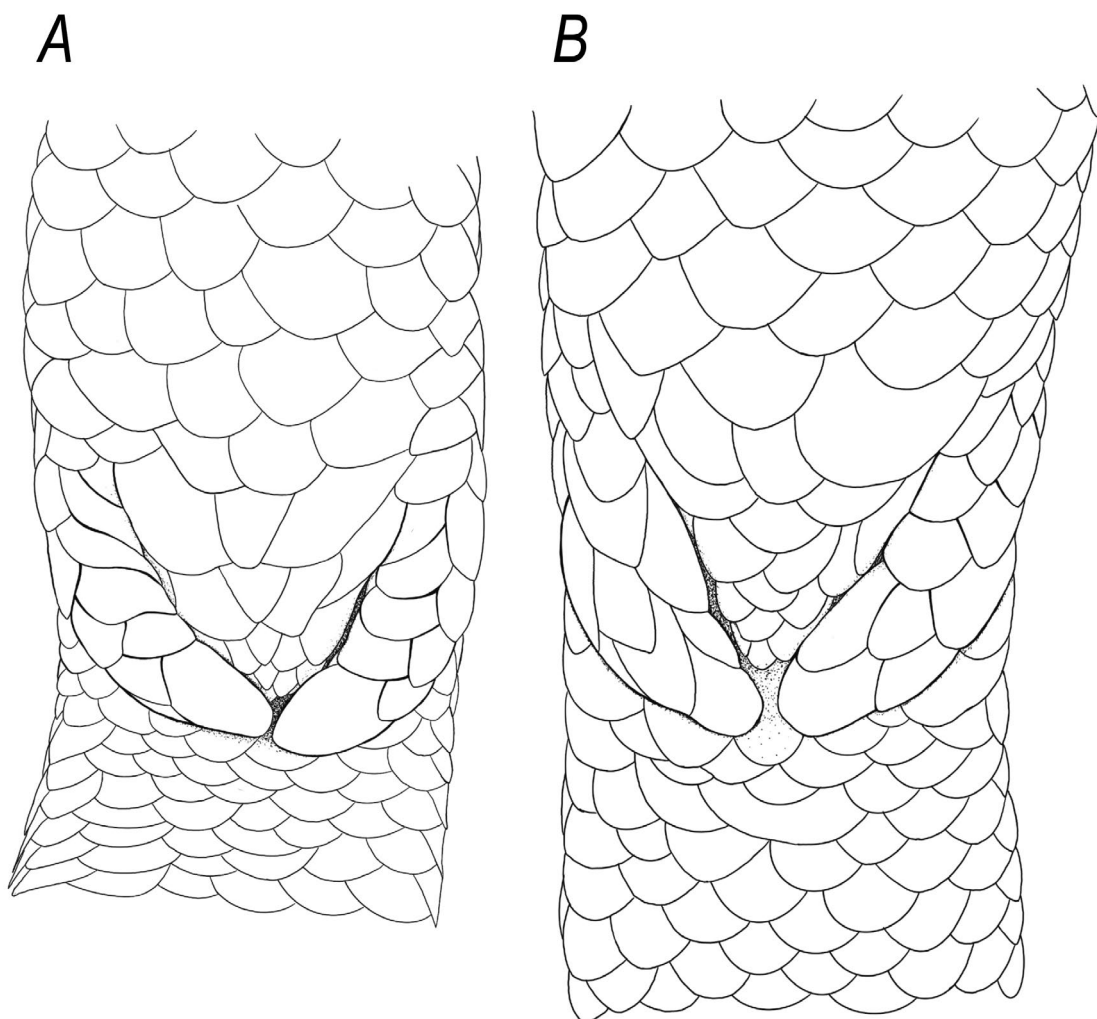


Рис. 5. Схема фолидоза клоакальной области и конечностей *Dibamus elephantinus* sp. n. (A — голотип ZMMU Re-17894, самец) и *D. dalaiensis* (B — голотип LSUHC09777, самец, по: Neang et al., 2011). Рисунки выполнены Ключиным Н.С.

покрывающими ластовидные придатки (рис. 5A). Предклоакальные чешуи мелкие, предклоакальных пор нет.

Окраска. Прижизненная окраска неизвестна. В фиксаторе окраска тела буро-серая (рис. 3), брюшная поверхность, голова и кончик хвоста несколько светлее; межчелюстной, передний верхнегубной, подбородочный и первый нижнегубной щитки светло-кремового цвета с неясными темно-серыми пятнышками по заднему краю щитков (рис. 4A-4C). Чешуйки, покрывающие туловище, спереди с темной коричневой пигментацией, с заднего края светлые, полупрозрачные (рис. 4A-4C). Клоакальная область и кончики конечностей тускло-белые. Отчетливые светлые полосы или пятна на теле отсутствуют.

Изменчивость. Промеры и значения меристических признаков типовой серии приведены в табл. 3. Голотип ZMMU Re-17894 (самец) по признакам фолидоза и пропорциям тела схож с паратипами SVC03114 (самец), а также с ZMMU Re-17895, SVC02961 и SVC03113 (самки). Самцы отличаются наличием рудиментарных ластовидных задних конечностей, что является характерным проявлением полового диморфизма у всех представителей семейства Dibamidae (Greer, 1985; Neang et al., 2011; Quah et al., 2017; Koppetsch et al., 2019). Относительно небольшая длина хвоста у голотипа (ZMMU Re-17894, TL/SVL 16.9%), вероятно, объясняется тем, что часть органа была отброшена в результате аутотомии; относительная длина хвоста у паратипов несколько больше (TL/SVL 20.7–22.0%). Паратип ZMMU Re-17895

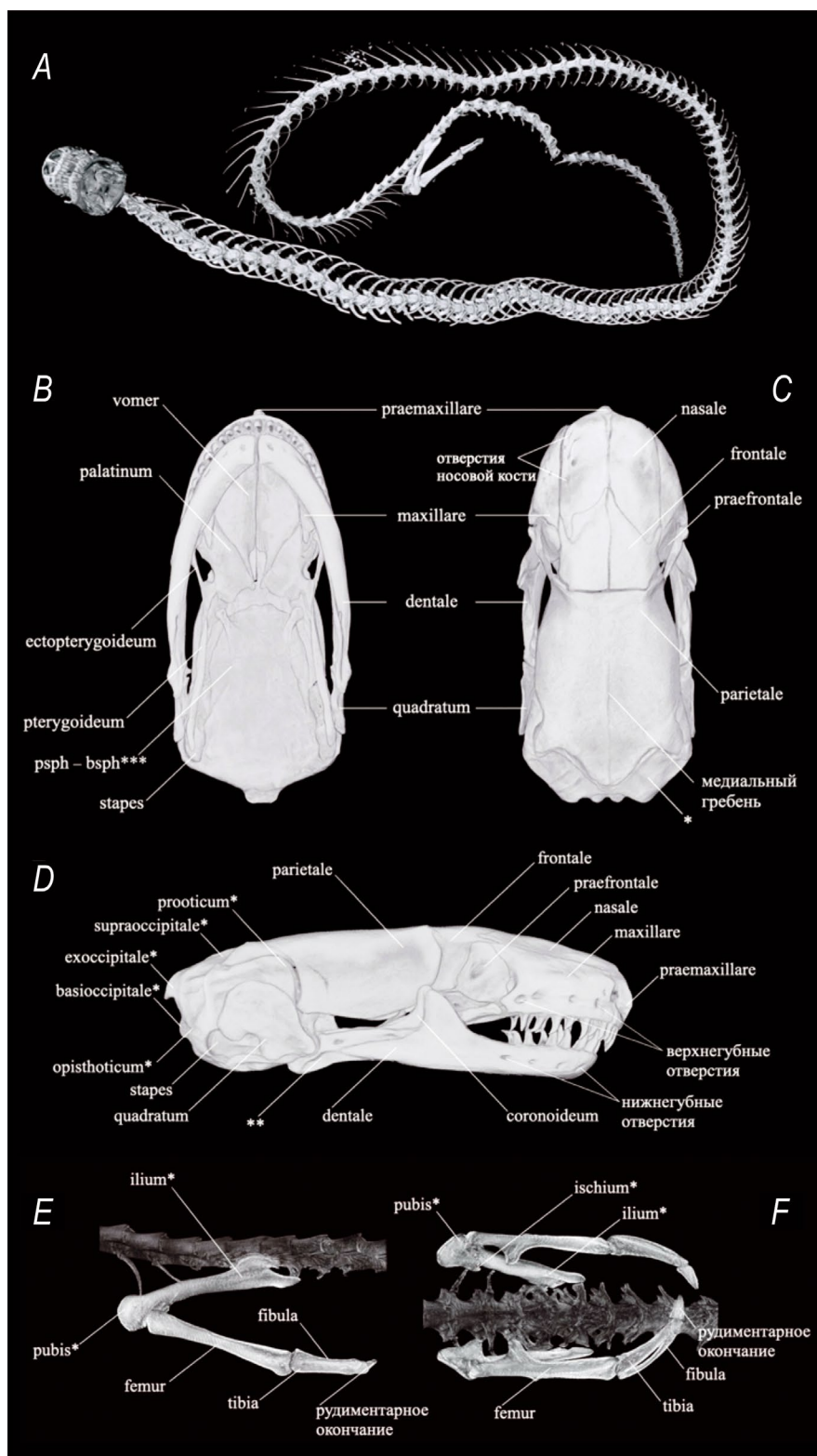


Рис. 6. Морфология скелета голотипа *Dibamus elephantinus* sp. n. (ZMMU Re-17894, самец) по данным компьютерной микротомографии (micro-CT). Общий вид скелета (A); череп с вентральной стороны (B), с дорсальной стороны (C), сбоку (D); элементы скелета клоакальной области сбоку (E) и с вентральной стороны (F), позвоночник затенен. Обозначения окостенений даны по: Грир (Greer, 1985) и Риппель (Rieppel, 1984). Примечания: * – кости слиты; ** – составная кость представляет собой сращение spleniale, articulare, angulare и supraangulare (см. Greer, 1985); *** – парабазисфеноидный комплекс (см. Rieppel, 1984).

Таблица 3. Меристические и морфометрические (мм) признаки типовой серии *Dibamus elephantinus* sp. n. и *Dibamus dalaiensis*

Признак	<i>Dibamus elephantinus</i> sp. n.					<i>Dibamus dalaiensis</i>				
	Коллекционный номер									
	ZMMU Re-17894	CBC03114	ZMMU Re-17895	CBC02961	CBC03113	LSUHC9777	LSUHC9778	CBC00559	CBC00560	CBC03504
	Типовой статус экземпляра									
	голотип	паратип	паратип	паратип	паратип	голотип	паратип	паратип	паратип	топотип
	Пол экземпляра									
	самец	самец	самка	самка	самка	самец	самка	самка	самка	самец
SVL	120.4	108.6	122.7	128.7	129.3	123.8	124.6	116.8	127.6	121.1
TL	20.4	23.9	26.8	26.6	26.9	24.8	22.7	25.2	23.7	23.3
TL/SVL	16.9%	22.0%	21.8%	20.7%	20.8%	20.0%	18.0%	22.0%	19.0%	19.2%
HL	3.7	3.9	3.6	4.0	3.9	3.5	—	—	—	3.6
HL/SVL	3.0%	3.6%	2.9%	3.1%	3.0%	—	—	—	—	3.0%
HW	2.8	2.8	2.8	2.9	2.9	—	—	—	—	2.7
HW/HL	74.6%	71.8%	78.3%	72.5%	74.4%	—	—	—	—	75.0%
HH	2.4	2.2	2.3	2.3	2.3	—	—	—	—	2.3
E-N	1.5	1.7	1.5	1.5	1.5	—	—	—	—	1.6
E-S	2.2	2.3	2.1	2.2	2.3	—	—	—	—	2.2
IN	1.0	1.1	0.6	1.1	1.2	—	—	—	—	1.2
OI	2.1	2.0	2.2	2.0	2.2	—	—	—	—	2.1
FSW	1.9	1.9	1.6	1.8	1.7	—	—	—	—	2.0
FSL	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	—	—	—	—	1.1
FNSW	1.4	1.5	1.3	1.5	1.3	—	—	—	—	1.3
FNSL	0.7	0.7	0.7	0.8	0.8	—	—	—	—	0.7
IPW	1.0	1.1	1.1	1.4	1.2	—	—	—	—	1.1
NSW	0.9	0.9	0.8	1.0	0.9	—	—	—	—	0.8
IPW/NSW	111.1%	122.2%	137.5%	140.0%	133.3%	180.0%	140.0%	140.0%	130.0%	137.5%
BW	3.5	3.3	3.3	3.6	3.4	3.8	3.8	3.8	3.7	3.8
FSW/FNSW	135.7%	126.7%	123.1%	120.0%	130.8%	140.0%	140.0%	150.0%	140.0%	153.8%
MBSR	19	19	19	19	19	20	20	20	20	20
PHSR	22	22	22	22	22	—	—	—	—	22
VSR	18	18	17	19	18	—	—	—	—	20
VEN	178	183	192	202	191	—	—	—	—	187
SC	46	49	52	48	47	50	48	52	48	43
PO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PIS	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
MSL	ув.	ув.	ув.	ув.	ув.	ув.	ув.	ув.	ув.	ув.
LTB	0	+	0	+	+	0	+	+	+	+
LS	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.
NS	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.	зав.

Окончание таблицы 3.

Признак	<i>Dibamus elephantinus</i> sp. n.					<i>Dibamus dalaiensis</i>				
	Коллекционный номер									
	ZMMU Re-17894	CBC03114	ZMMU Re-17895	CBC02961	CBC03113	LSUHC9777	LSUHC9778	CBC00559	CBC00560	CBC03504
	Типовой статус экземпляра									
	голотип	паратип	паратип	паратип	паратип	голотип	паратип	паратип	паратип	топотип
	Пол экземпляра									
	самец	самец	самка	самка	самка	самец	самка	самка	самка	самец
RS	нез.	нез.	нез.	нез.	нез.	нез.	нез.	нез.	нез.	нез.
SL	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
IL	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
HLL	2.9	2.9	—	—	—	3.7	—	—	—	3.7
HLL/HL	78.4%	74.4%	—	—	—	105.7%	—	—	—	102.8%
SP2IL	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3
SPIP	4	4	4	5	4	4	3	4	4	3

Примечания. Сокращения см. раздел Материал и методика. Прочерк — нет данных; (*) — хвост поврежден; (**) — приведены значения PIS, включая заподбородочный щиток; зав. — заверченный шов; нез. — незавершенный шов; ув. — увеличен; 0 — отсутствует; + — имеется. Жирным шрифтом выделены признаки, демонстрирующие значимые различия между двумя видами.

(самка) отличается от голотипа меньшим, а паратип CBC02961 (самка) — бoльшим числом рядов поперечных чешуй перед клоакой (17 и 19 против 18 у ZMMU Re-17894, соответственно). Все исследованные паратипы отличаются от голотипа бoльшим числом брюшных чешуй (183–202 против 178 у ZMMU Re-17894) и бoльшим числом подхвостовых чешуй (47–52 против 46 у ZMMU Re-17894) (табл. 3). У самца CBC03114, а также самок CBC02961 и CBC03113 на середине туловища имеется светло-серая поперечная полоса шириной примерно в семь спинных чешуек; у голотипа и паратипа ZMMU Re-17895 экземпляров такая полоса отсутствует.

Остеологическое описание. Ниже представлено описание морфологии скелета *Dibamus elephantinus* sp. n. для голотипа ZMMU Re-17894 (самец). Описание основано на данных, полученных с помощью компьютерной микротомографии (microCT) (рис. 6).

Череп небольшой относительно длины тела (рис. 6A); плечевой пояс отсутствует; тазовый пояс и кости задних конечностей имеются (рис. 6E–6F). Позвоночник включает 128 предкрестцовых позвонков, два крестцовых позвонка с элементами

сращения и 28 хвостовых позвонков. Таз представлен подвздошной (ilium), лобковой (pubis) и седалищной (ischium) костями, срастающимися между собой (рис. 6E–6F). Скелет задней конечности представлен бедренной (femur), большеберцовой (tibia), малоберцовой костью (fibula) и конусовидным рудиментарным окончанием (рис. 6E–6F).

Череп удлинённый; слезная (lacrimale), залобная (postfrontale), заглазничная (postorbitale), скуловая (jugale), верхнекрыловидная (epipterygoideum) и чешуйчатая (squamosum) кости черепа отсутствуют. Предчелюстная кость (praemaxillare) непарная, с шестью зубами; поперечный отросток предчелюстной кости пронизан одной парой апикальных отверстий (не показаны). На левой верхнечелюстной кости (maxillare) имеется четыре верхнегубных (супралабиальных) отверстия и шесть зубов, на правой верхнечелюстной кости пять верхнегубных отверстий и семь зубов (рис. 6D). Носовые кости (nasale) парные и перфорированы пятью–шестью отверстиями с каждой стороны, граничат с лобной, предчелюстной и верхнечелюстными костями. Парные лобные кости (frontale) граничат спереди с носовыми, верхнечелюстными и предлобными костями. Непарная теменная кость

Таблица 4. Сравнение морфологических признаков всех номинальных видов рода *Dibamus*

Вид	PO	PIS	MBSR	SC (у самцов)	SC (у самок)	TL/SVL (%)
<i>Dibamus elephanthinus</i> sp. n.	1 (2)	3 (2)	19 (2)	46 (1)	52 (1)	16.9–21.8% (2)
<i>D. alfredi</i>	2 (4)	3–4 [3.3±0.4] (4)	20–21 [20.3±0.6] (3)	46–47 [46.5±0.7] (2)	41–47 [43.5±3.5] (2)	17.0–18.0 (4)
<i>D. bogadeki</i>	1 (1)	2 (1)	23 (1)	51 (1)	?	22.5 (1)
<i>D. booliati</i>	1 (2)	4 (2)	20 (1)	?	24–39 [31.5±7.5] (2)	9.4–13.0 (2)
<i>D. bourreti</i>	1 (1)	2 (1)	21–24 [22.4±1.3] (8)	73+ (1)	88–99 [93.5±5.5] (2)	23.0+ (1)
<i>D. celebensis</i>	2–3 [2.2±0.4] (13)	3–5 [3.5±0.5] (13)	26–30 [27.4±1.2] (13)	38–40 [39.3±1.2] (3)	35–40 [38.0±2.5] (4)	10.0–13.0 (13)
<i>D. dalaensis</i>	1 (4)	4 (4)	20 (4)	50 (1)	48–52 [49.3±1.8] (3)	18.0–22.0 (4)
<i>D. deharvengi</i>	1 (2)	2 (2)	16–17 [16.5±0.5] (2)	57–61 [59.0±2.0] (2)	?	22.4–28.2 (2)
<i>D. deimontis</i>	2–3 (8)	3–5 [3.1±0.4] (8)	22–25 [23.4±1.06] (8)	50–55 [52±2.65] (3)	47–53 [50.5±2.52] (4)	14.5–24.3% (7)
<i>D. dezwaani</i>	2 (1)	4 (1)	22 (1)	?	37 (1)	12.8 (1)
<i>D. floweri</i>	1 (2)	4 (2)	21 (2)	46 (1)	46 (1)	11.4–15.2 (2)
<i>D. greeri</i>	1 (3)	1–3 [2.0±1.0] (2)	20 (3)	53 (1)	54 (1)	23.8–28.0 (3)
<i>D. ingeri</i>	2 (3)	3 (1)	20 (1)	36 (1)	?	14.8 (1)
<i>D. kondaoensis</i>	2 (1)	3 (1)	22–23 [22.5±0.5] (2)	59 (2)	?	19.4–20.7 (2)
<i>D. leucurus</i>	1 (23)	3–4 [2.9±0.2] (23)	20–23 [21.0±0.9] (23)	48–52 [49.5±1.9] (2)	41–47 [43.5±2.7] (4)	16.0–20.0 (23)
<i>D. manadotuaensis</i>	4 (3)	4–6 [5.0±0.7] (3)	26–28 [27.0±1.0] (2)	39 (2)	39 (1)	12.0–13.0 (3)
<i>D. montanus</i>	1 (2)	2 (2)	22 (1)	49 (1)	43 (1)	15.0–18.0 (2)
<i>D. nicobaricus</i>	1 (6)	4 (6)	23–25 [24.6±0.7] (6)	34–38 [35.6±1.6] (3)	31–36 [34.3±1.6] (3)	8.7–18.3 (6)
<i>D. novaeguineae</i>	2–3 [2.1±0.2] (94)	3–5 [3.5±0.5] (94)	22–26 [24.5±1.2] (107)	42–45 [43.0±1.3] (6)	37–42 [39.6±1.8] (9)	10.0–19.0
<i>D. seramensis</i>	4 (1)	4 (1)	33 (1)	?	40 (1)	11
<i>D. smithi</i>	1–2 [1.8±0.3] (5)	2 (5)	18–19 [18.8±0.5] (5)	59 (1)	59–61 [60.0±1.0] (3)	21.0–24.0
<i>D. somsaki</i>	1 (4)	2 (4)	18–19 [18.5±0.5] (4)	58 (1)	57 (1)	18.0–24.0
<i>D. taylori</i>	3–4 [3.3±0.4] (19)	2–4 [3.1±0.4] (20)	22–28 [23.4±1.5] (22)	41–55 [48.4±5.1] (5)	41–52 [48.0±4.4] (7)	14.0–19.0
<i>D. tebal</i>	2 (2)	4 (2)	24 (1)	42 (1)	?	18.7
<i>D. tiomanensis</i>	1 (3)	4 (3)	25–26 [25.3±0.4] (3)	50 (1)	45–48 [46.5±0.4] (2)	15.0–16.0
<i>D. tropcentr</i>	2 (7)	3–4 [3.1±0.4] (7)	19–21 [19.7±0.8] (7)	64–65 [64.5±0.7] (2)	64 (4)	24.4–30.0 (6)
<i>D. vorisi</i>	2 (2)	3 (2)	20 (2)	33 (1)	11 (1)	6.1–16.8

Таблица 4 (продолжение).

Вид	LTB	LS	NS	MRS	LRS	Распространение	Источники
<i>Dibamus elephantiinus</i> sp. n.	—	+	+	—	0	Камбоджа (Кампот)	настоящая статья
<i>D. alfredi</i>	—	—	—	0	0	Таиланд (Паттани, Яла)	Taylor, 1962; Greer, 1985; Chan-ard et al., 2015
<i>D. bogadeki</i>	+	+	+	0	+	Китай (Гонгконг)	Darevsky, 1992; наши данные
<i>D. booliati</i>	+	—	—	0	0	Малайзия (Келантан)	Das, Yaakob, 2003
<i>D. bourreti</i>	+	+	+	0	+	Вьетнам (Лангшон, Хайфонг, Каобанг, Виньфук, Бакзянг, Хайзыонг, Ниньбинь), Китай (Гуанси, Гуандун, Гонконг)	Greer, 1985; Darevsky, 1992; наши данные
<i>D. celebensis</i>	?	+	+	0	0	Индонезия (о-в Сулавеси)	Greer, 1985
<i>D. dalaiensis</i>	+, —	+	+	—	0	Камбоджа (Пурсат)	Neang et al., 2011
<i>D. deharvengi</i>	+	+, 0	+	—	0	Вьетнам (Бария-Вунгтау)	Ineich, 1999; Nguyen et al., 2021; наши данные
<i>D. deimontis</i>	+	—	—	—	0	Вьетнам (Ниньхуан)	Kliukin et al., 2024
<i>D. dezwaani</i>	—	+	+	—	0	Индонезия (о-в Ниас)	Das, Lim, 2005
<i>D. floweri</i>	+	0	0	—	0	Малайзия (Паханг)	Quah et al., 2017
<i>D. greeri</i>	+	—	—	—	0	Вьетнам (Тхуатыен-Хюэ, Дананг, Зялай, Конгум), Лаос (Чампасак)	Greer, 1985; Darevsky, 1992; наши данные
<i>D. ingeri</i>	+	+	+	—	0	Малайзия (Сабах)	Das, Lim, 2003
<i>D. kondaoensis</i>	—	+	+	—	0	Вьетнам (о-ва Кондао)	Darevsky, 1992; Honda et al., 2001; наши данные
<i>D. leucurus</i>	—	—	+	0	0	Индонезия (о-ва Суматра, Пулау Ве); неподтвержденные находки в Малайзии (Саравак) и на Филиппинах (о-ва Камигин, Сикихор, Минданао)	Greer, 1985
<i>D. manadothuaensis</i>	—	+	+	—	0	Индонезия (о-в Манадотуа, Сулавеси)	Koppetsch et al., 2019
<i>D. montanus</i>	—	+	+	+	0	Вьетнам (Ламдонг)	Smith, 1921; Greer, 1985; наши данные
<i>D. nicobaricus</i>	+	+	+	—	0	Индия (Никобарские о-ва)	Das, 1996
<i>D. novaeguineae</i>	—	+	+	0	0	Новая Гвинея / Западная Папуа; неподтвержденные находки на о-вах Индонезии (Тернате, Комодо, Флорес, Хальмахера, Лембе, Сулавеси, Моротай)	Greer, 1985
<i>D. seramensis</i>	?	+	+	0	0	Индонезия (о-в Серам)	Greer, 1985
<i>D. smithi</i>	+	—	—	0	0	Вьетнам (Кханьхоа, Ламдонг)	Greer, 1985; Darevsky, 1992
<i>D. somsaki</i>	+	+	+	+	0	Таиланд (Чантабури)	Honda et al., 1997
<i>D. taylori</i>	?	+	+	0	0	Индонезия (Бали, Ломбок, Сумба)	Greer, 1985
<i>D. tebal</i>	—	+	+	—	0	Индонезия (о-в Симелуэ)	Das, Lim, 2009
<i>D. tiomanensis</i>	—	+	+	—	0	Малайзия (о-в Тиоман)	Diaz et al., 2004
<i>D. tropcentr</i>	+, —	—	—	—	0	Вьетнам (Ниньхуан)	Kliukin et al., 2023
<i>D. vorisi</i>	—	—	—	—	0	Малайзия (Сабах)	Das, Lim, 2003

Примечания. Обозначения признаков приведены в разделе “Материалы и методы”. Число экземпляров указано в скобках. Форма записи для приведенных признаков следующая: диапазон значений (вверху), среднее значение и размер выборки (внизу). Сокращения: светлая поперечная полоса (LTB) присутствует (+), отсутствует (—); губной шов (LS) завершённый (+), незавершённый (—), отсутствующий (0); носо́вой шов (NS) завершённый (+), незавершённый (—), отсутствующий (0); медиальный ростральный шов (MRS) имеется, завершённый (+), незавершённый (—), отсутствующий (0); латеральные ростральные швы (LRS) есть завершённые или есть незавершённые (+), отсутствуют (0).

(parietale) образует два надвисочных отростка и непарный задний отросток; задний отросток отделен швом от верхнезатылочной кости (рис. 6С). Медиальный гребень на теменной кости хорошо развит (рис. 6С). Сошники (vomer), небные (palatinum), крыловидные (pterygoideum) и наружные крыловидные (ectopterygoideum) кости парные, имеют морфологию, типичную для рода *Dibamus* (рис. 6В).

Мозговой череп (нейрокраниум) представлен основной затылочной (basioccipitale), верхнезатылочной (supraoccipitale), боковыми затылочными (exooccipitale), переднеушными (prooticum) и заднеушными (opisthoticum) костями, которые срастаются между собой без швов (обозначены * на рис. 6С, 6D). Парабазисфеноидный комплекс, он же parasphenoideum-basisphenoideum по: Greer (1985) или parabasisphenoideum по: Rieppel (1984), представляет собой широкую кость, которая переходит в основную затылочную кость (basioccipitale) без отчетливого шва (обозначен *** на рис. 6В).

Висцеральный череп (спланхнокраниум) представлен стремением (stapes), квадратной костью (quadratum) и подъязычным аппаратом (не показан на рис. 6). Стремя с широким основанием. Квадратная кость плоская, вертикальная ось квадратной кости направлена назад.

Нижняя челюсть представлена зубной костью (dentale), венечной костью (coronoideum) и составной костью, обозначенной как “compound bone” у Риппеля (Rieppel, 1984). Зубная кость парная; на ней расположено 10 зубов (по пять с каждой стороны) и восемь нижнегубных (инфралабиальных) отверстий (по четыре с каждой стороны). Венечный отросток нижней челюсти сравнительно высокий. Имеется отдельная выраженная венечная кость (coronoideum) (рис. 6D). Составная кость представляет собой сращение надугловой (supraangulare), угловой (angulare), пластинчатой (spleniale) и сочленовной (articulare и prearticulare) костей (обозначена ** на рис. 6D). Короткий ретроартикулярный отросток (processus retroarticularis) составной кости не выступает за пределы квадратной кости.

Сравнение с близкими видами. Сравнение морфологических признаков нового вида и признанных в настоящее время видов рода *Dibamus* представлено в табл. 4. Наличие одного заглазничного щитка отличает *Dibamus elephantinus* sp. n. от видов, для которых характерно наличие двух или более заглазничных щитков, в том числе от *D. alfredi* Taylor, 1962, *D. celebensis* Schlegel, 1858, *D. deimontis*, *D. dezwaani* Das et Lim, 2005, *D. ingeri* Das et Lim, 2003, *D. kondaensis*, *D. manadotuaensis* Koppetsch, Böhme et Koch, 2019, *D. novaeguineae*, *D. seramensis* Greer, 1985, *D. taylori* Greer, 1985, *D. tebal* Das et Lim, 2009, *D. tropcentr*, и *D. vorisi* Das et Lim, 2003.

Dibamus elephantinus sp. n. отличается от *D. bogadeki*, *D. booliati* Das et Yaakob, 2003, *D. bourreti*, *D. dalaiensis*, *D. deharvengi* Ineich, 1999, *D. floweri* Quah, Anuar, Grismer et Grassby-Lewis, 2017, *D. greeri*, *D. leucurus* (Bleeker, 1860), *D. montanus*, *D. nicobaricus* (Steindachner, 1867) и *D. tiomanensis* Diaz, Leong, Grismer et Yaakob, 2004 меньшим числом рядов чешуй вокруг середины туловища (19 vs. более 20 у всех упомянутых видов, см. Табл. 4). Также новый вид можно отличить от *D. smithi* Greer, 1985 и *D. somsaki* Honda, Nabhitabhata, Ota et Hikida, 1997 по числу чешуй, граничащих с задним краем первого нижнегубного щитка (три у *Dibamus elephantinus* sp. n. vs. две у *D. smithi* и *D. somsaki*). От *D. bogadeki* и *D. bourreti* новый вид отличается отсутствием латеральных межчелюстных (ростральных) швов. По наличию незавершенного медиального межчелюстного шва *Dibamus elephantinus* sp. n. отличается от видов, у которых полностью отсутствует межчелюстной шов (а именно от *D. alfredi*, *D. bogadeki*, *D. booliati*, *D. bourreti*, *D. celebensis*, *D. leucurus*, *D. novaeguineae*, *D. seramensis*, *D. smithi* и *D. taylori*) или от видов, у которых межчелюстной шов завершенный (то есть от *D. montanus* и *D. somsaki*) (см. Табл. 4). Наличие завершенного носового шва отличает *Dibamus elephantinus* sp. n. от видов с незавершенным носовым швом (а именно, от *D. alfredi*, *D. booliati*, *D. deimontis*, *D. greeri*, *D. smithi*, *D. tropcentr*, *D. vorisi*), а также от *D. floweri*, у которого носовой шов полностью отсутствует. Наличие завершенного губного шва позволяет отличить *Dibamus elephantinus* sp. n. от видов *Dibamus* с незавершенным губным швом (то есть от *D. alfredi*, *D. booliati*, *D. deimontis*, *D. greeri*, *D. leucurus*, *D. smithi*, *D. tropcentr*, и *D. vorisi*), а также от *D. deharvengi* и *D. floweri*, у которых этот шов полностью отсутствует.

Морфологически *Dibamus elephantinus* sp. n. наиболее сходен с *D. dalaiensis*, известным из западной части Кардамоновых гор Камбоджи, к которому он также достаточно близок генетически; вероятно, эти таксоны представляют собой достаточно недавно дивергировавшие сестринские виды. Однако новый вид стабильно отличается от *D. dalaiensis* меньшим числом рядов чешуй вокруг середины туловища (19 vs. 20, соответственно), меньшим размером лобного щитка относительно лобно-носового (1.26–1.36 vs. 1.4–1.5), более тонким туловищем (3.3–3.5 мм vs. 3.8 мм), а также меньшей абсолютной (2.9 мм vs. 3.7 мм) и относительной длиной конечностей (HLL/HL 77.3% vs. 106%) (рис. 5). Дополнительно новый вид можно отличить от *D. dalaiensis* по числу чешуек, граничащих с задним краем второго нижнегубного щитка: у *Dibamus elephantinus* sp. n. второй нижнегубной щиток контактирует с одной чешуйкой (рис. 4D), у *D. dalaiensis* второй нижнегубной щиток контактирует с двумя чешуйками (рис. 4G).

Наконец, можно отметить, что два из пяти доступных нам экземпляров нового вида не имели светлой поперечной полосы вокруг туловища (ZMMU Re-17894–17895), но она была хорошо развита у трех остальных экземпляров (CVC02961, 3113–3114). В то же время, такая полоса была отмечена у некоторых экземпляров *D. dalaiensis* (Neang et al., 2011; см. Табл. 3). По-видимому, наличие или отсутствие светлой поперечной полосы связано с этапами линьки животного; этот признак, вероятно, крайне изменчив и поэтому не должен использоваться при диагностике видов рода *Dibamus* (см. Kliukin et al., 2023, 2024).

Распространение и экология. Ввиду скрытно-го образа жизни, сведения по экологии и распространению нового вида практически отсутствуют. В районе поимки паратипов CVC03113–03114 в Национальном парке Бокор *Dibamus elephantinus* sp. n. населяет подстилку влажных горных вечно-зеленых полидоминантных лесов на супесчаных грунтах на вершине горного плато на высоте около 950–1000 м над ур. м. Горные вечнозеленые леса, где встречается новый вид, обладают сложной структурой; наиболее обычны следующие древесные растения: *Castanopsis acuminatissima* (Blume) A.DC., *Olea salicifolia* Wall. ex G. Don, *Nephelium hypoleucum* Kurz, *Dracaena gracilis* (Baker) Hook.f., *Baccaurea ramiflora* Lour., *Ilex wallichii* Hook. f., *Ardisia sanguinolenta* Blume, *Raphiolepis indica* (L.) Lindl. ex Ker Gawl., *Rapanea neriifolia* (Siebold et Zucc.) Mez., и *Calophyllum tetrapterum* Miq. (Toyama et al., 2016).

Паратипы были собраны в вечернее время (18:00–19:00) под гнилыми бревнами или внутри них, в лесной подстилке, а также в толще упавшего папоротника рода *Adiantum* L. В близлежащих участках леса, на участках жестколистных низких криволесий, на каменистых участках плато, в травянистых болотных сообществах и в антропогенных биоценозах дополнительных экземпляров обнаружено не было. пойманные ящерицы вели себя агрессивно, пытались укусить.

Отмечена синбиотопия нового вида червеобразных ящериц с мелкими термитами *Globitermes sulphureus* (Haviland) (Termitidae); три экземпляра были обнаружены под бревнами или в бревнах, населенных этими термитами. Любопытно, что синбиотопия с *G. sulphureus* была ранее отмечена для *D. tropcentr* (Kliukin et al., 2023); возможно, термиты представляют собой основу рациона различных видов червеобразных ящериц.

Охранный статус. В настоящий момент *Dibamus elephantinus* sp. n. известен лишь по трем экземплярам с типовой территории на горе Пном Бокор (провинция Кампот, Камбоджа). Данные об угрозах, естественных врагах и численности популяции

для этого вида отсутствуют. Однако распространение нового вида, вероятно, связано со специфическими местообитаниями плато Бокор. В настоящий момент вечнозеленые полидоминантные леса на вершине плато Бокор активно уничтожаются под застройку элитными жилыми комплексами, отелями для туристов и постройку новой ветки шоссе National Road 4 строительной компанией, принадлежащей Tycoon Sok Kong. Так, место сбора паратипа к настоящему времени оказалось на границе склонов котлованов и технических дорог тяжелой техники. В силу этих причин мы рекомендуем присвоить *Dibamus elephantinus* sp. n. статус уязвимого вида (VU – vulnerable) в соответствии с категориями Красного списка МСОП (IUCN Standards and Petitions Subcommittee, 2019).

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей работе мы впервые применили молекулярно-генетические признаки для уточнения таксономического статуса двух популяций рода *Dibamus*. Работы по молекулярной дифференциации представителей семейства Dibamidae единичны; наиболее масштабное исследование Таунсенда с соавторами (Townsend et al., 2011) направлено на разрешение глубоких филогенетических связей в пределах семейства, включает всего семь видов рода *Dibamus* и малоинформативно для решения вопросов систематики видового уровня. Согласно данным Таунсенда с соавторами, род *Dibamus* парафилетичен относительно рода *Anelytropsis*, что согласуется с результатами нашего филогенетического анализа. Также Таунсенд с соавторами отметили значительный морфологический консерватизм представителей семейства Dibamidae: эволюционный возраст морфологически крайне сходных между собой линий дибамид был оценен в десятки миллионов лет (Townsend et al., 2011). Морфологический консерватизм червеобразных ящериц вкупе с узкоареальным характером распространения большинства видов и, вероятно, ограниченными способностями этих рептилий к расселению, позволяют предположить, что многие эволюционно давно разошедшиеся виды дибамид могут слабо морфологически отличаться друг от друга (так называемые “криптические виды”). Это обстоятельство делает применение молекулярных методов крайне перспективным для оценки скрытого разнообразия семейства Dibamidae.

Ввиду того что в настоящей работе мы были вынуждены работать с пробами тканей, полученными из музейных материалов возрастом около 30 лет, выделенная ДНК была плохой сохранности, поэтому мы смогли амплифицировать лишь короткие фрагменты мтДНК длиной около 224 п.н. Стоит отметить, что анализа последовательностей

короткого фрагмента гена 16S рРНК (длиной до 565 п.н. в окончательном выравнивании) явно недостаточно для решения вопросов филогенетических связей такой древней группы, как Dibatidae; это подтверждается недостоверными значениями поддержки топологии в большинстве базальных узлов нашей дендрограммы (рис. 2). Однако наших данных достаточно для молекулярной идентификации, то есть предварительной оценки степени дивергенции сравниваемых линий. Так, степень дивергенции двух популяций *Dibamus* spp. из Кардамоновых и Слоновых гор Камбоджи оказалась значительной ($p = 6.4\%$), что согласуется с нашей гипотезой о самостоятельном видовом статусе этих популяций. При этом *Dibamus elephantinus* sp. n. и *D. dalaiensis* морфологически крайне сходны между собой, отличаются друг от друга лишь по небольшому числу признаков внешней морфологии и фактически приближаются к статусу “криптических видов”. Дальнейшие исследования морфологической изменчивости этих видов на больших выборках могут привести к выявлению дополнительных диагностических признаков. Перспективным также представляется изучение скелетной морфологии *D. dalaiensis*; наши предыдущие исследования показали, что остеологические признаки могут быть информативны при различении внешне сходных видов рода *Dibamus* (Kliukin et al., 2023, 2024).

Наш молекулярный анализ не выявил никаких различий между изученными последовательностями гена 16S рРНК двух экземпляров *D. bourreti* (из китайских провинций Гуандун и Хунань) и *D. bogadeki* из Гонконга ($p = 0.0\%$). Стоит отметить, что в оригинальном описании *D. bogadeki* И.С. Даревский отмечал его значительное сходство с *D. bourreti* из северного Вьетнама и южного Китая (Darevsky, 1992). Одним из объяснений отсутствия генетической дифференциации между *D. bourreti* и *D. bogadeki* может быть то, что наблюдаемые морфологические различия связаны с внутривидовой изменчивостью, а *D. bogadeki* стоит рассматривать в качестве младшего синонима *D. bourreti*. Однако так как доступные нам последовательности *D. bourreti* происходят от экземпляров из центрального и южного Китая, а особи из окрестностей типовой территории этого вида (гора Тамдао, провинция Виньфук, Вьетнам) в анализ включены не были, полученный результат можно также интерпретировать как то, что все китайские популяции *Dibamus* стоит отнести к *D. bogadeki*. Таким образом, таксономический статус популяций *Dibamus* из северного Вьетнама, центрального и южного Китая требует дальнейших исследований; прежде всего в молекулярно-генетический анализ необходимо включить материал из окрестностей типовой территории *D. bourreti*.

Горы южной Камбоджи представляют собой цепочку изолированных возвышенностей, протянувшуюся с запада на восток вдоль побережья Сиамского залива и разбитую на несколько самостоятельных горных массивов (см. рис. 1): горы Чантхабури в восточном Таиланде, собственно Кардамоновы горы (Пном Кравань) в юго-западной и центральной части Камбоджи, отдельно стоящая гора Пном Ораль в центральной Камбодже, Слоновьи горы (Пном Дамрэй) на юге, а также остров Фукуок (Вьетнам), представляющий собой геологическое продолжение Слоновьих гор. Кардамоновы и Слоновьи горы наиболее примечательны своей географической изоляцией от других крупных горных хребтов Индокитая (Geissler et al., 2015b). Кроме того, на их территории расположен и самый большой участок коренных влажных тропических лесов в Камбодже (Stuart, Emmett, 2006). В то же время герпетофауна гор южной Камбоджи оставалась практически неизвестной до 2000 года (Daltry, Wüster, 2002). Рост интереса исследователей к этой территории, связанный с возобновлением полевых работ после 1990-х годов, закономерно обеспечил рост числа ранее неизвестных эндемичных видов герпетофауны. Большая часть видов амфибий и рептилий, эндемичных для Королевства Камбоджа, встречается в основном массиве Кардамоновых гор и прилежащих вершинах; они включают четыре вида бесхвостых амфибий (*Leptobrachella neangi* Stuart et Rowley, 2020; *Xenophrys auralensis* (Ohler, Swan et Daltry, 2002); *Feihyla samkosensis* (Grismer, Neang, Chav et Holden, 2007); *Philautus cardamonus* Ohler, Swan et Daltry, 2002), один вид червяг (*Ichthyophis cardamomensis* Geissler et al., 2015a), два вида ужеобразных змей (*Lycodon cardamomensis* Daltry et Wüster, 2002; *L. zoosvicoriae* Neang, Hartmann, Hun, Souter et Furey, 2014), четыре вида гекконов (*Cyrtodactylus auralensis* Murdoch et al., 2019; *C. cardamomensis* Murdoch et al., 2019; *C. thylacodactylus* Murdoch et al., 2019; *Cnemaspis neangthyi* Grismer, Grismer et Chav, 2010) (Daltry, Wüster, 2002; Ohler et al., 2002; Grismer et al., 2007, 2010, 2023; Neang et al., 2011, 2014; Geissler et al., 2015a; Stuart, Rowley, 2020). В свою очередь, о червеобразных ящерицах семейства Dibatidae из Кардамоновых гор Камбоджи впервые стало известно лишь в 2011 г., когда список эндемиков страны пополнил *D. dalaiensis* (Neang et al., 2011). Следует отметить, что большая часть герпетологических экспедиций в Камбодже была сфокусирована на исследовании западной части Кардамоновых гор, прежде всего национального парка Пном Самкос и прилегающих горных массивов.

В то же время Слоновьи горы на юго-востоке страны, несмотря на активное их освоение под туристические и сельскохозяйственные нужды, долгое время оставались без внимания

исследователей-герпетологов (Stuart, Emmett, 2006). На сегодняшний день с территории Слоновых гор и прилегающих массивов известен один эндемичный вид чесночницы (*Xenophrys damrei* (Mahony, 2011)) и два эндемичных вида гекконов (*Cyrtodactylus bokorensis* Murdoch et al., 2019; *C. laangensis* Murdoch et al., 2019) (Mahony, 2011; Murdoch et al., 2019). Открытие новой популяции и нового вида червеобразных ящериц *Dibamus elephantinus* sp. n. из Национального парка Бокор подчеркивает важность Слоновых гор как регионального центра эндемизма герпетофауны в Индокитае. Кроме того, дальнейшая интенсификация герпетологических исследований может привести к открытию новых популяций червеобразных ящериц в ранее неисследованных горных районах Камбоджи. Весьма вероятным представляется обнаружение рода *Dibamus* в центральных районах Кардамоновых гор (например, горный массив Кириром), на самой высокой вершине Камбоджи – горе Пном Ораль, а также в горных районах острова Фукуок, Вьетнам (рис. 1).

Новый вид червеобразных ящериц *Dibamus elephantinus* sp. n. является вторым видом рода *Dibamus*, известным для Камбоджи; его описание увеличивает общее число видов рода *Dibamus* до 27 (Poyarkov et al., 2023; Uetz et al., 2024; Kliukin et al., 2023, 2024). Дальнейшие полевые исследования горных вечнозеленых тропических лесов Камбоджи необходимы для лучшего понимания разнообразия герпетофауны и путей ее формирования; они также, несомненно, могут привести к обнаружению ранее неизвестных популяций и видов червеобразных ящериц семейства Dibamidae.

Таблица для определения видов рода *Dibamus* фауны континентальной Юго-Восточной Азии

В результате изучения имеющегося материала по червеобразным ящерицам фауны Индокитая и данным литературы мы предлагаем следующий определитель видов рода *Dibamus* этого региона.

- 1(3) Парные латеральные рostrальные швы имеются.....4
- 2(3) Подхвостовых чешуй у самцов 73 и более, носовой шов завершённый.....*D. bourreti* (северный Вьетнам, южный и центральный Китай)
- 3(2) Подхвостовых чешуй у самцов 51, носовой шов незавершённый.....*D. bogadeki* (Гонконг, Китай)
- 4(1) Роstrальный шов непарный или отсутствует.....5
- 5(20) Заглазничных щитков по одному с каждой стороны.....6
- 6(7) Губные и носовые швы отсутствуют..... *D. booliati* (Келантан, Малайзия)

- 7(6) Губные и носовые швы имеются.....8
- 8(11) Непарный медиальный роstrальный шов завершённый.....9
- 9(10) Вокруг середины туловища 22 чешуи.....*D. montanus* (плато Лангбиан, южный Вьетнам)
- 10(9) Вокруг середины туловища 18–19 чешуй.....*D. somsaki* (Чантхабури, Таиланд)
- 11(8) Непарный медиальный роstrальный шов незавершённый или отсутствует.....12
- 12(17) Губные и носовые швы завершённые.....13
- 13(14) Вокруг середины туловища 16–17 чешуй, с задним краем первого нижнегубного щитка граничат 2 задненижнегубные чешуи.....*D. deharvengi* (Бария-Вунгтау, южный Вьетнам)
- 14(13) Вокруг середины туловища более 18 чешуй, с задним краем первого нижнегубного щитка граничат 3–4 задненижнегубные чешуи.....15
- 15(16) Вокруг середины туловища 19 чешуй, с задним краем второго нижнегубного щитка контактирует одна чешуйка, у самцов длина конечностей меньше длины головы.....*D. elephantinus* sp. n. (Слоновые горы, Камбоджа)
- 16(15) Вокруг середины туловища 20 чешуй, с задним краем второго нижнегубного щитка контактируют две чешуйки, у самцов длина конечностей больше или равна длине головы.....*D. dalaiensis* (Кардамоновые горы, Камбоджа)
- 17(12) Губные и носовые швы незавершённые или отсутствуют.....18
- 18(19) Губные и носовые швы незавершённые, с задним краем первого нижнегубного щитка граничат 1–3 задненижнегубные чешуи, длина хвоста составляет 23–28% от длины тела.....*D. greeri* (Контум-Зялайское плато, центральный Вьетнам)
- 19(18) Губные и носовые швы отсутствуют, с задним краем первого нижнегубного щитка граничат 4 задненижнегубные чешуи, длина хвоста составляет 11–15% от длины тела.....*D. fowleri* (Паханг, Малайзия)
- 20(5) Заглазничных щитков по два или более с каждой стороны.....21
- 21(22) Губные и носовые швы имеются.....*D. kondaoensis* (о-ва Кондао, южный Вьетнам)
- 22(21) Губные и носовые швы отсутствуют.....23
- 23(24) С задним краем первого нижнегубного щитка граничат 2 задненижнегубные чешуи, вокруг середины туловища 18–19 чешуй, медиальный роstrальный шов отсутствует.....*D. smithi* (плато Лангбиан, южный Вьетнам)

24(23) С задним краем первого нижнегубного щитка граничат 3–4 задненижнегубные чешуи, вокруг середины туловища обычно более 19 чешуй, если же чешуй вокруг середины туловища 19, то имеется незавершенный медиальный рostrальный шов.....25

25(26) Медиальный рostrальный шов полностью отсутствует, подхвостовых чешуй не более 47.....*D. alfredi* (Паттани, Яла, южный Таиланд)

26(25) Имеется незавершенный медиальный рostrальный шов, подхвостовых чешуй более 47.....27

27(28) Вокруг середины туловища 19–21 чешуй, подхвостовых чешуй 64–65, длина хвоста более 24% от длины тела.....*D. tropicentr* (Ниньтхуан, южный Вьетнам)

28(27) Вокруг середины туловища 22–25 чешуй, подхвостовых чешуй 47–55, длина хвоста менее 24% от длины тела.....*D. deimontis* (плато Лангбиан, южный Вьетнам)

Номер регистрации публикации в ZooBank:
urn: lsid: zoobank.org: pub:279AE23E-96D3-4541-9EAC-054947F23E23.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках научно-исследовательской темы Е-1.2 Совместного российско-вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра за 2024 г. Мы признательны коллегам, принимавшим участие в полевой работе в Камбодже: Виреак Саморну и Сонг Дету (СВС, Пномпень, Камбоджа), а также Б.Л. Стюарту (NCMNS, Роли, США). Мы выражаем глубокую благодарность В.Ф. Орловой, Е.А. Дунаеву и Р.А. Назарову (Зоологический музей МГУ, Москва) за предоставленную возможность работы с коллекциями герпетологического отдела Зоологического музея МГУ. Мы признательны А.А. Полилову и Е. Щербакову за поддержку и предоставленную возможность работы в Центре компьютерной микротомографии биологического факультета МГУ на томографе Bruker Skyscan 1272. Мы благодарим С.Ш. Идиятуллину и А.В. Трофимца (биологический ф-т МГУ, Москва) за помощь в лаборатории. Н.А. Поярков и А.М. Брагин признательны за поддержку А.Н. Кузнецову и Нгуен Данг Хою (Российско-Вьетнамский Тропический центр, Ханой, Вьетнам), М.В. Калякину (Зоологический музей МГУ, Москва) и Л.П. Корзуну (биологический ф-т МГУ, Москва). Мы искренне признательны В.В. Боброву (ИПЭЭ РАН, Москва), Н.Л. Орлову (ЗИН РАН, Москва) и Р.А. Назарову (Зоологический музей МГУ, Москва) за ценные замечания, которые позволили заметно улучшить эту рукопись.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Полевые исследования Неанг Тхы в Национальном парке Бокор поддержаны грантом Национального географического общества (National Geographic Society grant no. WW-R016-17). Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (грант РНФ No. 22-14-00037, филогенетический анализ, анализ данных).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В этом исследовании изучены музейные коллекционные материалы (ZMMU, Москва, Россия, и СВС, Пномпень, Камбоджа), работы с живыми ящерицами не проводились.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров В.В., 2008. Червеобразные ящерицы (Reptilia, Sauria, Dibamidae) фауны Вьетнама: систематика, распространение и экология // Современная герпетология. Т. 8. Вып. 2. С. 91–100.
- Бобров В.В., Семенов Д.В., 2008. Ящерицы Вьетнама. М.: Товарищество научных изданий КМК. 226 с.
- Angel F., 1935. Un lézard nouveau de la famille des dibamidés // Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle, Ser. 2. V. 7. № 6. P. 354–356. (Франц. яз.).
- Chan-ard T., Nabhitabhata J., Parr J.W., 2015. A field guide to the reptiles of Thailand. New York: Oxford University Press. 352 p.
- Cope E.D., 1885. A contribution to the herpetology of Mexico. I. The collection of the Comision Cientifica // Proc. Amer. Phil. Soc. V. 22. P. 379–382.
- Daltry J.C., Wüster W., 2002. A new species of Wolf Snake (Serpentes: Colubridae: *Lycodon*) from the Cardamom Mountains, Southwestern Cambodia // Herpetologica. V. 58. № 4. P. 498–504.
- Darevsky I.S., 1992. Two new species of the worm-like lizard *Dibamus* (Sauria, Dibamidae), with remarks on the distribution and ecology of *Dibamus* in Vietnam // Asiatic Herpetological Research. V. 4. № 1. P. 1–12.
- Das I., 1996. The validity of *Dibamus nicobaricum* (Fitzinger in Steindachner, 1867) (Squamata: Sauria: Dibamidae) // Russian Journal of Herpetology. V. 3. № 2. P. 157–162.
- Das I., Lim K.K., 2003. Two new species of *Dibamus* (Squamata: Dibamidae) from Borneo // Raffles Bulletin of Zoology. V. 51. № 1. P. 137–142.

- Das I., Lim K.K., 2005. New species of *Dibamus* (Squamata: Dibamidae) from Pulau Nias, Indonesia // *Journal of Herpetology*. V. 39. № 1. P. 113–117.
- Das I., Lim K.K., 2009. A new species of *Dibamus* (Squamata: Dibamidae) from Pulau Simeuleu, Mentawai Archipelago, Indonesia // *Zootaxa*. V. 2088. № 1. P. 15–23.
- Das I., Yaakob N., 2003. A new species of *Dibamus* (Squamata: Dibamidae) from Peninsular Malaysia // *Raffles Bulletin of Zoology*. V. 51. № 1. P. 143–148.
- David P., Ineich I., 2009. The lizards of the former French Indochina (Vietnam, Cambodia, Laos). An updated reappraisal. In: *Les lézards de l'Indochine – René Bourret*, Frankfurt am Main: Chimaira. P. 347–436 (624 p.).
- Diaz R.E., Leong T.M., Grismer L.L., Yaakob N.S., 2004. A new species of *Dibamus* (Squamata: Dibamidae) from West Malaysia // *Asiatic Herpetological Research*. V. 10. P. 1–7.
- Duméril A.M.C., Bibron G., 1839. *Erpétologie générale, ou Histoire naturelle complète des reptiles*. Paris. V. 5. P. 833–835. (Франц. яз.).
- Geissler P., Poyarkov N.A., Grismer L.L., Nguyen T.Q., An H.T., Neang T., Kupfer A., Ziegler T., Böhme W., Müller H., 2015a. New *Ichthyophis* species from Indochina (Gymnophiona, Ichthyophiidae): 1. The unstriped forms with descriptions of three new species and the redescription of *I. acuminatus* Taylor, 1960, *I. youngorum* Taylor, 1960 and *I. laosensis* Taylor, 1969 // *Organisms, Diversity & Evolution*. V. 15. P. 143–174.
- Geissler P., Hartmann T., Ihlow F., Rödder D., Poyarkov N.A., Nguyen T.Q., Ziegler T., Böhme W., 2015b. The Lower Mekong: an insurmountable barrier to amphibians in southern Indochina? // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 114. № 4. P. 905–914.
- Greer A.E., 1985. The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus* // *Journal of Herpetology*. V. 19. P. 116–156.
- Grismer L.L., Pawangkhanant P., Idiatullina S.S., Trofimets A.V., Nazarov R.A., Suwannapoom C., Poyarkov N.A., 2023. A new species of *Cyrtodactylus* Gray, 1827 (Squamata: Gekkonidae) from the Thai-Malay Peninsula and the independent evolution of cave ecomorphology on opposite sides of the Gulf of Thailand // *Zootaxa*. V. 5352. № 1. P. 109–136.
- Grismer L.L., Wood P.L., Poyarkov N.A., Le M.D., Kraus F., Agarwal I., Oliver P.M., Ngyuen S.N., Ngyuen T.Q., Karunarathna S., Welton L.J., Stuart B.L., Luu V.K., Bauer A.M., O'Connell K.A., Quah E.S.H., Chan K.O., Ngo H., Nazarov R.A., Aowphol A., Chomdej S., Suwannapoom C., Siler C.D., Anuar D., Ngo T.V., Grismer J.L., 2021a. Phylogenetic partitioning of the third-largest vertebrate genus in the world, *Cyrtodactylus* Gray, 1827 (Reptilia; Squamata; Gekkonidae) and its relevance to taxonomy and conservation // *Vertebrate Zoology*. V. 71. P. 101–154 (e59307).
- Grismer L.L., Geissler P., Neang T., Hartmann T., Wagner P., Poyarkov N.A., 2021b. Molecular phylogenetics, PCA, and MFA recover a new species of *Cyrtodactylus* (Squamata: Gekkonidae) from an isolated sandstone massif in northwestern Cambodia // *Zootaxa*. V. 4949. № 2. P. 261–288.
- Grismer L.L., Nazarov R.A., Bobrov V.V., Poyarkov N.A., 2020. A new species of *Sphenomorphus* (Squamata: Scincidae) from Phu Quoc Island, Vietnam with a discussion of biogeography and character state evolution in the *S. stellatus* group // *Zootaxa*. V. 4801. № 3. P. 461–487.
- Grismer L.L., Wood P.L., Quah E.S.H., Anuar S., Poyarkov N.A., Thy N., Orlov N.L., Thammachoti P., Seiha H., 2019. Integrative taxonomy of the Asian skinks *Sphenomorphus stellatus* (Boulenger, 1900) and *S. praesignis* (Boulenger, 1900), with the resurrection of *S. annamiticus* (Boettger, 1901) and the description of a new species from Cambodia // *Zootaxa*. V. 4683. № 3. P. 381–411.
- Grismer L.L., Neang T., Chav T., Holden J., 2007. A new species of *Chiromantis* Peters 1854 (Anura: Rhacophoridae) from Phnom Samkos in the northwestern Cardomom Mountains, Cambodia // *Herpetologica*. V. 63. P. 392–400.
- Grismer L.L., 2011. *Lizards of Peninsular Malaysia, Singapore and Their Adjacent Archipelagos*. Frankfurt am Main: Chimaira. 728 p.
- Grismer J.L., Grismer L.L., Chav T., 2010. New Species of *Cnemaspis* Strauch 1887 (Squamata: Gekkonidae) from Southwestern Cambodia // *Journal of Herpetology*. V. 44. № 1. P. 28–36.
- Hall T.A., 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Symposium*. Ser. 41. P. 95–98.
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S., 2018. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation // *Molecular Biology and Evolution*. V. 35. P. 518–522.
- Honda M., Nabhitabhata J., Ota H., Hikida T., 1997. A new species of *Dibamus* (Squamata: Dibamidae) from Thailand // *Raffles Bulletin of Zoology*. V. 45. P. 275–280.
- Honda M., Ota H., Hikida T., Darevsky I.S., 2001. A new species of the worm-like lizard, *Dibamus* Duméril & Bibron 1839 (Squamata Dibamidae), from Vietnam // *Tropical Zoology*. V. 14. № 1. P. 119–125.
- Huelsenbeck J.P., Hillis D.M., 1993. Success of phylogenetic methods in the four-taxon case // *Systematic Biology*. V. 42. P. 247–264.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // *Bioinformatics*. V. 17. P. 754–755.

- Ineich I., 1999. Une nouvelle espèce de *Dibamus* (Reptilia, Squamata, Dibamidae) du Vietnam // Bulletin de la Société zoologique de France. V. 124. № 3. P. 279–286. (Франц. яз.).
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee, 2019. Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria. Version 12. Prepared by the standards and petitions subcommittee. Интернет-ресурс, доступный онлайн: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedList-Guidelines.pdf>
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D., 2019. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization // Briefings in Bioinformatics. V. 20. P. 1160–1166.
- Kliukin N.S., Bragin A.M., Nguyen T.V., Le S.X., Tran T.T.V., Gorin V.A., Poyarkov N.A., 2024. Another new species of *Dibamus* Duméril & Bibron, 1839 (Squamata: Dibamidae) from Nui Chua National Park, Ninh Thuan Province, Vietnam // Zootaxa. V. 5406. № 1. P. 87–104.
- Kliukin N.S., Nguyen T.V., Le S.X., Bragin A.M., Tran T.T.V., Gorin V.A., Poyarkov N.A., 2023. A new species of the genus *Dibamus* Duméril & Bibron, 1839 (Squamata: Dibamidae) from the driest and hottest place of Vietnam // Zootaxa. V. 5380. № 4. P. 301–320.
- Koppetsch T., Böhme W., Koch A., 2019. A new species of *Dibamus* Dumeril & Bibron, 1839 (Squamata: dibamidae) from Pulau Manado Tua, northern Sulawesi, Indonesia // Zootaxa. V. 4555. P. 331–345.
- Koressaar T., Remm M., 2007. Enhancements and modifications of primer design program Primer3 // Bioinformatics. V. 23. № 10. P. 1289–1291.
- Lanfear R., Calcott B., Ho S.Y.W., Guindon S., 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses // Molecular Biology and Evolution. V. 29. P. 1695–1701.
- Le T.T., Richardson W.J., Bui D.T., Le V.C., Nguyen H.D., Ha H.V., Monastyrskii A.L., Eames J.C., 1999. An Investment Plan for Ngoc Linh Nature Reserve, Kon Tum Province, Vietnam: A Contribution to the Management Plan. Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme, Conservation Report, 93 p.
- Mahony S., 2011. Two new species of *Megophrys* Kuhl & van Hasselt (Amphibia: Megophryidae), from western Thailand and southern Cambodia // Zootaxa. V. 2734. P. 23–39.
- Minh Q., Nguyen M.A.T., von Haeseler A., 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // Molecular Biology and Evolution. V. 30. P. 1188–1195.
- Murdoch M.L., Grismer L.L., Wood P.L., Neang T., Poyarkov N.A., Ngo V.T., Nazarov R.A., Aowphol A., Pauwels O.S.G., Nguyen H.N., Grismer J.L., 2019. Six new species of the *Cyrtodactylus intermedius* complex (Squamata: Gekkonidae) from the Cardamom Mountains and associated highlands of Southeast Asia // Zootaxa. V. 4554. № 1. P. 001–062.
- Neang T., Holden J., Eastoe T., Seng R., Ith S., Grismer L.L., 2011. A new species of *Dibamus* (Squamata: Dibamidae) from Phnom Samkos Wildlife Sanctuary, southwestern Cardamom Mountains, Cambodia // Zootaxa. V. 2828. № 1. P. 58–68.
- Neang T., Hartmann T., Hun S., Souter N.J., Furey N.M., 2014. A new species of wolf snake (Colubridae: *Lycodon* Fitzinger, 1826) from Phnom Samkos Wildlife Sanctuary, Cardamom Mountains, southwest Cambodia // Zootaxa. V. 3814. № 1. P. 068–080.
- Nguyen L.T., Schmidt H.A., Von Haeseler A., Minh B.Q., 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // Molecular Biology and Evolution. V. 32. P. 268–274.
- Nguyen S.N., Le M.V., Murphy R.W., 2021. On the second specimen of *Dibamus deharvengi* Ineich, 1999 (Squamata: Dibamidae). In: Proceeding of the 3rd National Scientific Workshop on Amphibians and Reptiles in Vietnam. Hanoi. 287–289 p.
- Nguyen S.V., Ho C.T., Nguyen T.Q., 2009. Herpetofauna of Vietnam. Frankfurt am Main: Chimaira. 768 p.
- Ohler A., Swan S.R., Daltry J.C., 2002. A recent survey of the amphibian fauna of the Cardamom Mountains, Southwest Cambodia with descriptions of three new species // Raffles Bulletin of Zoology. V. 50. P. 465–481.
- Poyarkov N.A., Nguyen T.V., Popov E.S., Geissler P., Pawangkhanant P., Neang T., Suwannapoom C., Ananjeva N.B., Orlov N.L., 2023. Recent progress in taxonomic studies, biogeographic analysis, and revised checklist of reptiles in Indochina // Russian Journal of Herpetology. V. 30. № 5. P. 255–476.
- Poyarkov N.A., Nguyen T.V., Popov E.S., Geissler P., Pawangkhanant P., Neang T., Suwannapoom C., Orlov N.L., 2021. Recent progress in taxonomic studies, biogeographic analysis and revised checklist of amphibians in Indochina // Russian Journal of Herpetology. V. 28. № 3A. P. 1–110.
- Quah E.S., Anuar S., Grismer L.L., Grassby-Lewis R., 2017. A new species of *Dibamus* Duméril & Bibron 1839 (Squamata: Dibamidae) from a hill station in Peninsular Malaysia // Raffles Bulletin of Zoology. V. 65. P. 681–690.
- Rambaut A., Suchard M., Xie W., Drummond A.J., 2014. Tracer v. 1.6. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. Программа, доступная на вебсайте: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>
- Rieppel O., 1984. The cranial morphology of the fossorial lizard genus *Dibamus* with a consideration of its phylogenetic relationships // Journal of Zoology. V. 204. № 3. P. 289–327.

- Smith M.A., 1921. New or little-known Reptiles and Batrachians from Southern Annam (Indochina) // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 1921. P. 423–440.
- Stuart B.L., Emmett D.A., 2006. A collection of Amphibians and Reptiles from the Cardamom Mountains, Southwestern Cambodia // Fieldiana Zoology. P. 1–27.
- Stuart B.L., Rowley J.J.L., 2020. A new *Leptobrachella* (Anura: Megophryidae) from the Cardamom Mountains of Cambodia // Zootaxa. V. 4834. P. 556–572.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S., 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0 // Molecular Biology and Evolution. V. 30. P. 2725–2729.
- Taylor E.H., 1962. New oriental reptiles // University of Kansas Science Bulletin. V. 43. P. 209–263.
- Townsend T.M., Leavitt D.H., Reeder T.W., 2011. Intercontinental dispersal by a microendemic burrowing reptile (Dibamidae) // Proceedings of the Royal Society. Ser. B. V. 278. № 1718. P. 2568–2574.
- Toyama H., Tagane S., Chhang P., Nagamasu H., Yahara T., 2016. Flora of Bokor National Park, Cambodia III: A new species, *Garcinia bokorensis* (Clusiaceae) // Acta Phytotaxonomica et Geobotanica. V. 67. № 1. P. 47–53.
- Uetz P., Freed P., Hošek J., 2024. The Reptile Database. Интернет-ресурс, доступный онлайн: <http://reptiledatabase.reptarium.cz>
- Untergasser A., Cutcutache I., Koressaar T., Ye J., Faircloth B.C., Remm M., Rozen S.G., 2012. Primer3 – new capabilities and interfaces // Nucleic Acids Res. V. 40. № 15. P. e115.

A NEW SPECIES OF BLIND SKINK OF THE GENUS *DIBAMUS* DUMÉRIL ET BIBRON, 1839 (SQUAMATA, DIBAMIDAE) FROM CAMBODIA

N. S. Kliukin¹, A. M. Bragin², Neang Thy³, V. A. Gorin¹,
A. A. Lisenkova¹, V. Y. Bogatyreva⁴, N. A. Poyarkov^{1,2,*}

¹ Department of Vertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye Gory, GSP-1, Moscow, 119991 Russia

² Joint Vietnam – Russia Tropical Science and Technology Research Center, 63 Nguyen Van Huyen Road, Nghia Do, Cau Giay, Hanoi, Vietnam

³ Wild Earth Allies, #77a, St. Betong, Bayap Village, Sk. Phnom Penh Thmei, Kh. Sen Sok, Phnom Penh, Cambodia

⁴ Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 2 Bolshaya Nikitskaya St., Moscow 125009, Russia

*e-mail: n.poyarkov@gmail.com

We describe a new species of blind skink of the genus *Dibamus* Duméril et Bibron, 1839 based on five specimens collected from Bokor National Park, Kampot Province, southern Cambodia. *Dibamus elephantinus* sp. n. can be distinguished from its congeners by the following combination of morphological characters: snout-vent length (SVL) up to 129.3 mm; tail length comprises 17–22% of SVL; rostral suture incomplete; nasal and labial sutures complete; single postocular; three scales at the posteromedial edge of first infralabial; two scales at the posterior edge of second infralabial; the medial sublabial scale enlarged; 19 midbody scale rows; 22 transverse scale rows just posterior to head; 17–19 transverse scale rows just anterior to vent; 178–202 ventral scales; 46–52 subcaudal scales; relative size of frontal to frontonasal (FSW/FNSW) 127–136%; relative size of interparietal to surrounding scales (IPW/NSW) 111–140%; in males hindlimbs longer than head length (HLL/HL 74–78%); the light colored band on the body may be present or absent. We provide an osteological description of the new species based on micro-CT data. Genetically and morphologically *Dibamus elephantinus* sp. n. is most closely related to *D. dalaiensis* inhabiting the western part of the Cardamom Mountains in Cambodia. The new species inhabits montane evergreen forests of Damrei Range (also known as Elephant Mountains) at elevations of ca. 1000 m a.s.l. Our study brings the number of species in the genus *Dibamus* to 27; *Dibamus elephantinus* sp. n. is the second species of *Dibamus* to be recorded from Cambodia.

Keywords: *Dibamus elephantinus* sp. n., morphology, micro-CT, osteology, Elephant Mountains, Cardamom Mountains