



УДК 598.113.6:574.9+575.8

Филогеография скальных ящериц комплекса *Darevskia (caucasica)* (Lacertidae: Sauria) по результатам анализа митохондриального гена цитохрома *b*

И.В. Доронин^{1*}, П.А. Джелали², К.Ю. Лотиев³, Л.Ф. Мазанаева⁴,
Г.А. Мустафаева⁵ и С.Н. Бунятова⁵

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

² Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб., 7–9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: p.dzhelali@gmail.com

³ Комплексный научно-исследовательский институт им. Х.И. Ибрагимова РАН, Старопромысловское шоссе, 21 а, 364051 Грозный, Чеченская Республика, Россия; e-mail: k_lotiev@mail.ru

⁴ Дагестанский государственный университет, ул. Гаджиева, 43-а, 367025 Махачкала, Республика Дагестан, Россия; e-mail: mazaeva@mail.ru

⁵ Институт зоологии НАНА, ул. А. Аббасаде, 1128 пер, 504, Баку, Азербайджан; e-mail: gasimova89@bk.ru, s_bunyatova@mail.ru

Представлена 10 января 2021; после доработки 26 февраля 2021; принята 1 марта 2021.

РЕЗЮМЕ

Ареал представителей комплекса *Darevskia (caucasica)* (*D. alpina*, *D. s. caucasica*, *D. s. vedenica*, *D. daghestanica*) охватывает Главный Кавказский хребет и его отроги на южном и северном макросклонах в пределах высот от 500 м до 3200 м над уровнем моря. В работе проанализирован участок митохондриального гена цитохрома *b* (1096 п.н.) от 48 особей этих ящериц, собранных в 23 локалитетах. Обнаружены 39 уникальных гаплотипов. Минимальные значения показателей генетического разнообразия выявлены у *D. s. vedenica*, максимальные – у *D. s. caucasica*. Все таксоны комплекса, за исключением веденской ящерицы, демонстрируют генетическую гетерогенность. На дендрограмме филогенетических отношений можно выделить четыре клады, соответствующие *D. alpina*, *D. s. caucasica*, *D. s. vedenica*, *D. daghestanica*. *D. s. caucasica* формирует две обособленные гаплогруппы. Выборка веденской ящерицы сформировала самостоятельную кладу на дереве, близкую по положению к номинативному подвиду кавказской ящерицы. По митохондриальному маркеру комплекс *Darevskia (caucasica)* полифилетичен: нуклеотидные последовательности *D. alpina* сформировали единую кладу с *Darevskia (saxicola)*, образовав субкладу с последовательностями *D. brauneri*. Пример популяции *D. daghestanica*, обнаруженной в лесном биотопе без скальных выходов и генетически не отличающейся от особей с сопредельной территории, свидетельствует о способности скальных ящериц осваивать не свойственные им биотопы за короткий период времени. Генетическая дистанция между *D. s. vedenica* и *D. s. caucasica* сопоставима с таковой для пары *D. s. caucasica* и *D. daghestanica*. Мы предполагаем наличие самостоятельной формы *D. caucasica* ssp., обитающей в Южной Осетии и на сопредельных территориях.

Ключевые слова: Кавказ, *Darevskia alpina*, *Darevskia caucasica*, *Darevskia caucasica vedenica*, *Darevskia daghestanica*

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

Phylogeography of a *Darevskia (caucasica)* complex (Lacertidae: Sauria) based on the cytochrome *b* mitochondrial gene analysis

I.V. Doronin^{1*}, P.A. Dzhelali², K.Yu. Lotiev³, L.F. Mazanaeva⁴,
G.A. Mustafaeva⁵ and S.N. Bunyatova⁵

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

² Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7–9, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: p.dzhelali@gmail.com

³ Kh. Ibragimov Complex Institute of the Russian Academy of Sciences, Staropromyslovskoe shosse 21, 364051 Grozny, Chechnya, Russia; e-mail: k_lotiev@mail.ru

⁴ Dagestan State University, st. Gadzhieva 43-a, 367025 Makhachkala, Dagestan, Russia; e-mail: mazanaev@mail.ru

⁵ Institute of Zoology, ANAS, st. A. Abbaszadeh, 1128th side street, 504th block, Baku, Azerbaijan; e-mail: gasimova89@bk.ru, s_bunyatova@mail.ru

Submitted January 10, 2021; revised February 26, 2021; accepted March 01, 2021.

ABSTRACT

The range of superspecific complex of rock lizards *Darevskia (caucasica)* (*D. alpina*, *D. c. caucasica*, *D. c. vedenica*, *D. daghestanica*) includes the Main Caucasian ridge and its spurs on the southern and northern macroslopes within heights from 500 m to 3200 m above sea level. A fragment of the mitochondrial cytochrome *b* gene (1096 bp) was analyzed in 48 specimens of these lizards. Specimens were collected in 23 localities. We have found 39 unique haplotypes. The minimum genetic diversity was found in *D. c. vedenica*, maximum in *D. c. caucasica*. All taxa of the complex, except for *D. c. vedenica*, demonstrate genetic heterogeneity. Four clades can be distinguished on the dendrogram of phylogenetic relationships. They correspond to *D. alpina*, *D. c. caucasica*, *D. c. vedenica*, *D. daghestanica*. *D. c. caucasica* forms two distinct haplogroups. On the phylogenetic tree, the sample of *D. c. vedenica* formed an independent clade close to *D. c. caucasica*. The *Darevskia (caucasica)* complex is polyphyletic according to the analysis of the mitochondrial marker. Nucleotide sequences of *D. alpina* formed a single clade with *Darevskia (saxicola)* complex representatives and combined with the sequences of *D. brauneri* into subclade. On the example of the population of *D. daghestanica*, found in a forest biotope without rocky outcrops and genetically not differing from individuals from the adjacent territory, the ability of rocky lizards to master biotopes unusual for them in a short period of time was demonstrated. This example demonstrates the ability of rock lizards to adapt to unusual biotopes in a short period of time. Genetic distance between *D. c. vedenica* and *D. c. caucasica* is comparable to the distance between *D. c. caucasica* and *D. daghestanica*. We assume the existence of an independent form of *D. caucasica* sp. inhabiting South Ossetia and adjacent territories.

Key words: the Caucasus, *Darevskia alpina*, *Darevskia caucasica*, *Darevskia caucasica vedenica*, *Darevskia daghestanica*

ВВЕДЕНИЕ

Надвидовой комплекс *Darevskia (caucasica)*, включающий альпийскую *D. alpina* (Darevsky, 1967), кавказскую *D. c. caucasica* (Méhely, 1909), веденскую *D. c. vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999) и дагестанскую *D. daghestanica* (Darevsky, 1967) ящериц (Рис. 1), можно рассматривать как сложную в систематическом плане и

недостаточно изученную группу (Roytberg 1999; Лотиев и Доронин [Lotiev and Doronin] 2011; Туниев и др. [Tuniyev et al.] 2017). Ареал этих таксонов охватывает Главный Кавказский хребет и его отроги на южном и северном макросклонах в пределах высот от 500 м до 3200 м над уровнем моря (Даревский [Darevsky] 1967; Доронин [Doronin] 2013а; данные авторов). Сложная орografia и гидросеть, гетерогенность климата



Рис. 1. Представители комплекса *Darevskia (caucasica)*: А – *D. alpina*, самец, урочище Джилы-Су, Кабардино-Балкария (фото И.В. Доронина, 8.06.2019); В – *D. daghestanica*, самец, Аргунское ущелье, Чечня (фото К.Ю. Лотиева, 14.05.2018); С – *D. s. caucasica*, Ардонское ущелье, Северная Осетия-Алания (фото К.Д. Мильто, 14.08.2006); D – *D. s. vedenica*, самец, 12 км южнее с. Рошни-Чу, Чечня (фото К.Ю. Лотиева, 09.05.2018); E – *D. s. caucasica*, неполовозрелая особь, самки и самец, окрестности с. Бритат, Южная Осетия (фото Б.С. Туниева, 24.06.2014).

Fig. 1. Representatives of the *Darevskia (caucasica)* complex: A – *D. alpina*, male, Dzhily-Su, Kabardino-Balkaria (photo by I.V. Doronin, 8.06.2019); B – *D. daghestanica*, male, Argun Gorge, Chechnya (photo by K.Yu. Lotiev, 14.05.2018); C – *D. s. caucasica*, Ardon Gorge, North Ossetia-Alania (photo by K.D. Milto, 14.08.2006); D – *D. s. vedenica*, male, 12 km south of Roshni-Chu village, Chechnya (photo by K.Yu. Lotiev 09.05.2018); E – *D. s. caucasica*, juvenile, females and male, vicinity of Britat village, South Ossetia (photo by B.S. Tuniyev, 24.06.2014).

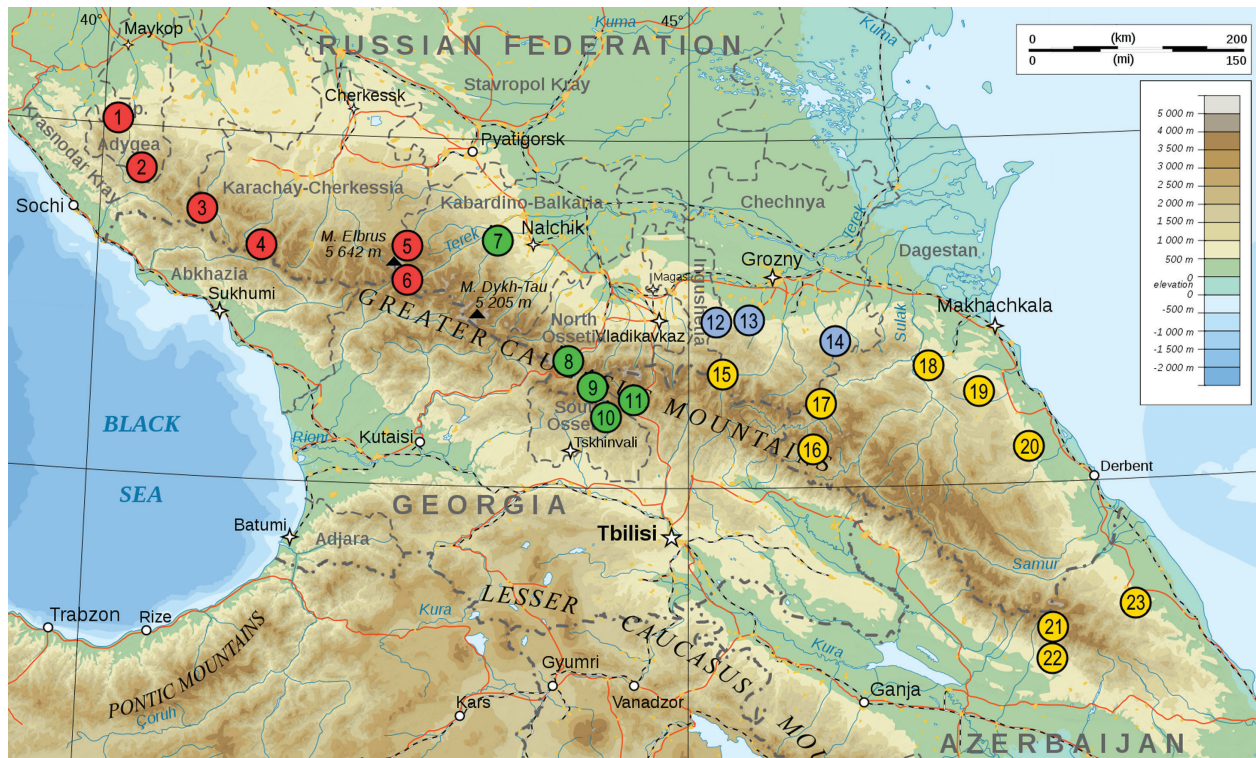


Рис. 2. Пункты сбора экземпляров *Darevskia (caucasica)*, использованных для молекулярно-генетического анализа: *D. alpina* (красные кружки), *D. c. caucasica* (зеленые кружки), *D. c. venedica* (синие кружки) и *D. daghestanica* (желтые кружки). Нумерация соответствует таковой в Табл. 1.

Fig. 2. Geographic distribution of the samples of *Darevskia (caucasica)* used in the molecular-phylogenetic analysis: *D. alpina* (red circles), *D. c. caucasica* (green circles), *D. c. venedica* (blue circles) and *D. daghestanica* (yellow circles). Numbers of localities are identical to those in the Table 1.

и растительного покрова, создающие большую мозаичность ландшафтов этого горного региона, а также его насыщенная палеоистория предполагают сложную филогеографическую картину у обозначенного комплекса. На это указывает и вероятный реликтивно-островной характер распространения скальных ящериц (Tuniyev et al. 2019).

Остается открытым вопрос вхождения *D. alpina* в данный комплекс. В многочисленных публикациях по филогении скальных ящериц (Fu et al. 1995, 1997; Fu 1999; Murphy et al. 2000) была использована выборка альпийской ящерицы с горы Аишхо (Краснодарский край, Россия), которая по результатам анализа мтДНК вошла в «*saxicola* group». Д.Г. Чобану с соавторами (Ciobanu et al. 2003), изучавшие сателлитную ДНК, также включили этот вид в кладу «*saxicola*».

За последнее время вышла только одна публикация, посвященная применению молеку-

лярно-генетических методов для изучения филогенетических взаимоотношений в комплексе *Darevskia (caucasica)* (Доронин и др. [Doronin et al.] 2016). Работа показала эффективность ДНК-баркодирования (анализа на основе изменчивости фрагмента митохондриального гена субъединицы I цитохром оксидазы) для идентификации *D. alpina*, *D. c. caucasica* и *D. daghestanica*; была продемонстрирована значительная дифференциация внутри *D. alpina* по сравнению с дагестанской и кавказской ящерицами. Однако ввиду ограниченности изученного материала (24 экз. из 9 локалитетов) исследование не охватило всех представителей комплекса. Это касается последнего по времени описания таксона – *D. c. venedica*, статус которого ставился под сомнение (Кузьмин и Семенов [Kuzmin and Semenov] 2006). Кроме того, новые находки веденской ящерицы в пределах Чечни (Лотиев [Lotiev] 2020), *D. daghestanica* на севере Азербайджана (Doronin et al. 2019;

Таблица 1. Коллекционные экземпляры ящериц комплекса *Darevskia (caucasica)*, использованные при молекулярно-генетическом анализе.
Table 1. Collected specimens of lizards of *Darevskia (caucasica)* complex used in molecular genetic analysis.

Номера локалитетов на Рис. 2 и 3 (Number of localities on Fig. 2 and 3)	Коллекционные номера (Collection numbers)	Номера в Генбанке (GenBank accession numbers)	Субклады (Subclades)	Локалитеты (Localities)	Географические координаты (Geographical coordinates)	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Даты сбора (Date of collecting)
<i>Darevskia alpina</i>							
1	ZISP 26540	MW583669	D2	Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, хребет Азих-Тау, у шоссе в окр. Большой Азихской пещеры (Russia, Краснодар Krai, Apsheronsky District, Azish-Tau Ridge, near the highway in the vicinity of Bolshaya Azishskaya cave)	44°07'23", 40°01'51"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev)	13.07.2012
2	ZISP 21607/2	MW583670	D1	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, гора Тыбга, истоки р. Безымянная (Russia, Adygea, Maykopsky District, Mount Tybga, headwaters of the Bezumyannaya river)	43°51'55", 40°14'02"	К.Д. Мильто, С.А. Калыбина, С.А. Косушкин (K.D. Miltov, S.A. Kalyabina, S.A. Kosushkin)	31.07.2000
3	ZISP 26548	MW583671	D2	Россия, Карачаево-Черкесия, Урупский р-н, в окрестностях пос. Закан (Russia, Karachay-Cherkessia, Urupsky District, vicinity of Zakan village)	43°42'01", 40°47'27"	Д.А. Поляков (D.A. Polyakov)	03.05.2012
4	ZISP 27945	MW583672	D1	Россия, Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, Софийские водопады (Russia, Karachay-Cherkessia, Zelenchuksky District, Sofiyevskie waterfalls)	43°26'28", 41°16'41"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev)	05.06.2014
5	ZISP 27943	MW583673	D1	Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, ущелье Джилы-Су (Russia, Kabardino-Balkaria, Zolsky District, Dzhiily-Su)	43°26'01", 42°31'59"	И.В. Доронин (I.V. Doronin)	22.07.2013
6	TS 2927, 2928	MW583674, 583675	D1	Россия, Кабардино-Балкария, Эльбурский р-н, пос. Терскол, р. Донгузорун (Russia, Kabardino-Balkaria, Elbrusky District, Terskol village, Donguzorun river)	43°14'42", 42°31'42"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev)	11.07.2020
<i>Darevskia caucasica caucasica</i>							
7	ZISP 26600, 26315–26317, 26319	MW583676–583680	B2	Россия, Кабардино-Балкария, Черемский р-н, ущелье р. Чегем ниже с. Хушто-Сырт (Russia, Kabardino-Balkaria, Chegemsky District, Chegem river gorge below the Khushto-Syrt village)	43°26'49", 43°14'46"	И.В. Доронин (I.V. Doronin)	18.08.2011

Таблица 1. Продолжение.
Table 1. Continued.

Номера локалитетов на Рис. 2 и 3 (Number of localities on Fig. 2 and 3)	Коллекционные номера (Collection numbers)	Номера в Генбанке (Numbers in GeneBank)	Субклады (Subclade)	Локалитеты (Localities)	Географические координаты N, E (Geographical coordinates)	Коллектор (-ы) (Collector (-s))	Даты сбора (Date of collecting)
8	TS 2953	MW583681	B1	Россия, Северная Осетия, Алагирский р-н, Касарское ущелье (Russia, North Ossetia, Alagirsky District, Kasarskoye gorge)	42°45'58", 43°59'02"	Ф.Г. Бут (F.G. But)	04.2015
9	TS 2950, 2952, 2965	MW583682– 583684	B1	Южная Осетия, Цхинвальский р-н, с. Верхний Рук (South Ossetia, Tskhinval District, Verkhniy Ruk village)	42°34'38", 44°07'01"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev)	21.09.2013
10	TS 2954, 2955	MW583685, 583686	B1	Южная Осетия, Дзауский р-н, над с. Цадыкау (= Зонкари) (South Ossetia, Dzau District, above Tsadykau village (= Zonkari))	42°32'50", 44°09'37"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev)	10.06.2018, 01.09.2016
11	–	MH481131	B2	Грузия, Мцхета-Мтианети, Крестовый перевал, южный склон (Georgia, Mtskheta-Mtianeti, Krestovyy pass, southern slope)	42°30'36", 44°27'04"	–	–
<i>Darevskia caucasica vedenicia</i>							
12	TS 2961, 2962	MW583687, 583688	A	Россия, Чечня, Галанчожский р-н, правобережье р. Фортанга в 5–7 км В с. Верхний Алкун (Russia, Chechnya, Galanchozhsky District, right bank of the Fortanga river, 5–7 km east of the Verkhny Alkun village)	42°58'18", 45°04'07"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev)	04.05.2018
13	TS 2957, 2958, 2960	MW583689– 583691	A	Россия, Чечня, Урус-Мартановский р-н, 12 км Ю с. Рошни-Чу (Russia, Chechnya, Urus-Martanovsky District, 12 km south of Roshni-Chu village)	42°57'43", 45°24'23"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev)	09.05.2018
14	ZISP 30997, TS 2956, 2959	MW583692– 583694	A	Россия, Чечня, Веденский р-н, с. Харачой (Russia, Chechnya, Vedensky District, Kharachoy village)	42°54'26", 46°08'19"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev)	25.06.2012 22.04.2014, 12.03.2016

<i>Darevskia daghestanica</i>						
15	TS 2963	MW583695	C3	Россия, Чечня, Итум-Калинский р-н, Аргунское ущелье (Russia, Chechnya, Itum-Kalinsky District, Argun gorge)	42°41'43", 45°13'21"	К.Ю. Лотиев (K.Yu. Lotiev) 14.05.2018
16	TS 2935–2937, 2948, 2949	MW583696– 583700	C3	Россия, Дагестан, Цунгинский р-н, с. Шаигли (Russia, Dagestan, Tsumtinsky District, Shaikli village)	42°14'11", 46°03'16"	Л.Ф. Мазанаева (L.F. Mazanaeva) 08, 10.08.2020
17	TS2940–2942, 2947	MW583701– 583704	C1	Россия, Дагестан, Цумалинский р-н, с. Верхнее Гаквари (Russia, Dagestan, Tsumadinsky District, Verkhnee Gakvari village)	42°32'50", 46°02'07"	Л.Ф. Мазанаева (L.F. Mazanaeva) 04.08.2020
18	TS 2945, 2946	MW583705– 583706	C3	Россия, Дагестан, Буйнакский р-н, турбаза Терменлик (Russia, Dagestan, Buiaksky District, tourist base Termenlik)	42°44'52", 47°00'42"	Л.Ф. Мазанаева (L.F. Mazanaeva) 24.07.2020
19	TS 2943, 2944	MW583707, 583708	C3	Россия, Дагестан, Левашинский р-н, хребет Чонкатау (Russia, Dagestan, Levashinsky District, Chonkatau ridge)	42°34'42", 47°17'59"	Л.Ф. Мазанаева (L.F. Mazanaeva) 17.07.2020
20	ZISP 22218.5	MW583709	C3	Россия, Дагестан, Дахадаевский р-н, с. Киша (Russia, Dagestan, Dakhadaevsky District, Kishcha village)	42°10'55", 47°35'18"	Д.Д. Дурканаев (D.D. Durkanaev) 08.2000
21.	IZA 1099, 1101	MW583710, 583711	C2	Азербайджан, Габалинский р-н, окр. с. Лаза (Azerbaijan, Qabala District, vicinity of Laza village)	41°02'08", 47°54'47"	Г.А. Мустафаева, С.Н. Буньятова (G.A. Mustafaeva, S.N. Buniyatova) 30.07.2019
22	IZA 1094, 1096, 1097	MW583712– 583714	C2	Азербайджан, Габалинский р-н, у водопада Йедди Гезель (Azerbaijan, Qabala District, at the Yeddi Gezel waterfall)	40°58'30", 47°54'51"	Г.А. Мустафаева, С.Н. Буньятова (G.A. Mustafaeva, S.N. Buniyatova) 17.08.2019
23	IZA 1023	MW583715	C2	Азербайджан, Губинский р-н, окр. с. Афулдажа (Azerbaijan, Quba District, vicinity of Afurja village)	41°09'25", 48°37'32"	Г.А. Мустафаева, С.Н. Буньятова (G.A. Mustafaeva, S.N. Buniyatova) 24.05.2016

Примечание: TS – коллекция образцов тканей ZISP.

Note: TS is a collection of ZISP tissue samples.

Мустафаева и др. [Mustafaeva et al.] 2019), а также полученные сведения о морфологических отличиях *D. caucasica* с территории Южной Осетии от северокавказских представителей вида (Туниев и др. [Tuniyev et al.] 2017) ставят новые вопросы в изучении комплекса. Таким образом, назрела необходимость более обстоятельного изучения филогении и филогеографии ящериц этой группы.

Полученные сведения могут быть использованы как при реконструкции путей и этапов фауногенеза региона, так и при планировании природоохранной деятельности. Уже сейчас ряд таксонов комплекса занесены в региональные и национальные Красные книги (Доронин [Doronin] 2013b; Туниев и Туниев [Tuniyev and Tuniyev] 2012, 2017; Лотиев и Туниев [Lotiev and Tuniyev] 2017; Лотиев [Lotiev] 2020). Молекулярно-генетические данные позволяют выделить наиболее уникальные популяции и обосновать необходимость их охраны (González-del-Pliego et al. 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве образцов тканей ящериц использовали части аутомированного хвоста или фаланги пальцев передних конечностей, фиксированные в 96% этаноле, от 47 экз., собранных в 22 локалитетах (Рис. 2). Полученные нами последовательности (MW583669–583715) были депонированы в GenBank NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/>). Большая часть ваучерных экземпляров хранится в коллекции Зоологического института РАН (ZISP) и Института зоологии Академии Наук Азербайджана (IZA) (Табл. 1). Кроме того, была использована последовательность *D. caucasica* из GenBank – MN481131 (Tarkhnishvili et al. 2020). В ходе молекулярно-генетического анализа изучены последовательности фрагмента полноразмерного гена цитохрома *b* мтДНК (сyt *b*), широко применяемого в таксономических исследованиях ящериц семейства Lacertidae, в том числе и рода *Darevskia* Arribas, 1999¹ (Доронин и др. [Doronin et al.] 2013; Freitas et al. 2016; Kurnaz et al. 2019 и др.).

Выделение тотальной ДНК из образцов тканей проводили с помощью коммерческого набора DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN) согласно протоколу производителя. Амплификацию участка гена сyt *b* проводили с использованием T100TM Thermal Cycler (Bio-Rad) и праймеров 5' – AAC CRC YGT TGT MTT CAA CTA – 3' (LgLu) и 5' – GGY TTA CAA GAC CAG YGC TTT – 3' (RtHr) (Доронин и др. [Doronin et al.] 2013) по следующей схеме: предварительная денатурация 94°C (5 мин), затем 34 цикла (94°C – 30 с, 50°C – 60 с, 72°C – 60 с) и конечная элонгация при 72°C (5 мин). Секвенирование проводили на генетическом анализаторе ABI PRIZM 3500xL (Applied Biosystems) с применением тех же праймеров, что использовали при амплификации. Окончательная длина амплифицированного фрагмента ДНК составила 1096 п.н. Выделение ДНК и амплификацию фрагментов проводили в ресурсном центре СПбГУ «Хромас». Для выполнения секвенирования амплифицированных фрагментов ПЦР-продукты передавали в ресурсный центр СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий».

Выравнивание последовательностей производили в программах Geneious Prime 2021.0.1 (<https://www.geneious.com>) и AliView 1.6 (Larsson 2014). Филогенетические деревья были реконструированы в процессе Байесова анализа (Bayesian analysis) в программе Mr. Bayes 3.1.2 (Huelsenbeck and Ronquist 2001; Ronquist and Huelsenbeck 2003; Altekar et al. 2004) и методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) в программном пакете MEGA X (Kumar et al. 2018). Статистическую надежность узлов ML-деревьев оценивали путем бутстреп анализа (1500 псевдореплик для каждого дерева). Выбор модели эволюции для нуклеотидных последовательностей проводили в программе jmodeltest2 (Darrriba et al. 2012) с использованием Байесовского информационного критерия (BIC) и информационного критерия Акаике (AIC). Была выбрана общая модель обратного хода времени (General Time Reversible, GTR) с параметрами I = 0.3057 и G = 0.6292.

Для получения графических изображений деревьев применяли программу FigTree 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>). Для укоренения были выбраны последовательности живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lich-

¹ Согласно решению Международной комиссии по зоологической номенклатуре датой опубликования описания рода *Darevskia* следует считать не 1997, а 1999 г. (International Commission on Zoological Nomenclature 2020).

Таблица 2. Генетическое разнообразие в выборках *Darevskia (caucasica)*.

Table 2. Genetic diversity in the samples of *Darevskia (caucasica)*.

Таксон (Taxon)	n	H	h ± SD	π ± SD	S/η	K	Fu's Fs
<i>D. alpina</i>	7	6	0.952 ± 0.096	0.0235 ± 0.0049	63/63	25.81	1.76
<i>D. daghestanica</i>	21	17	0.976 ± 0.023	0.01176 ± 0.0010	48/48	12.88	-3.35
<i>D. c. caucasica</i>	12	10	0.970 ± 0.044	0.0325 ± 0.0031	77/79	35.69	1.48
<i>D. c. venedica</i>	8	6	0.929 ± 0.084	0.0013 ± 0.0002	5/5	1.42	-3.58

Примечание: n – объем выборки; H – число гаплотипов; h – разнообразие гаплотипов; π – разнообразие нуклеотидов (на сайт); S – общее число полиморфных позиций; η – общее число мутаций; K – среднее количество нуклеотидных замен; Fu's Fs – значение Fs-теста.

Note: n – sample size; H – number of haplotypes; h – haplotype diversity; π – nucleotide diversity (per site); S – total number of polymorphic positions; η – total number of mutations; K – average number of nucleotide substitutions; Fu's Fs – Fs test value.

tentein, 1823) (NC026867) и тянь-шаньской ящурки *Eremias stummeri* Wettstein, 1940 (NC029878), депонированные в GenBank NCBI. При проверке гипотезы о полифилетичности комплекса были использованы сиквенсы представителей *Darevskia (saxicola)*: ящерицы Браунера *D. brauneri* (Méhely, 1909) (JX0461614–0461620) и скальной ящерицы *D. saxicola* (Eversmann, 1834) (AF206180, MG704921), симпатричных с таксонами комплекса *Darevskia (caucasica)*.

При анализе генетической изменчивости с использованием программы DnaSP v.5.10.01 (Librado and Rozas 2009) вычисляли 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 Fs-статистики Фу (Fu's Fs). Построение сети гаплотипов осуществляли методом TCS в программе PopART (Leigh and Bryant 2015) на основе оригинальных данных авторов. Генетические дистанции (*p*-дистанции) вычисляли в программе MEGA X.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди 48 исследованных последовательностей гена *cyt b* представителей комплекса обнаружены 39 гаплотипов (Табл. 2). Выявлены 285 вариабельных позиций (26% от общей длины фрагмента), из них – 259 парсимониинформативных (23.6%). Соотношение транзиций к трансверсиям составило 5.21. Нуклеотидный

состав участка на L-цепи смещен в сторону уменьшения доли гуанина (A – 26.6, T – 31.9, C – 29.8, G – 11.7%).

Показатели генетического разнообразия представителей комплекса приведены в Табл. 2. Минимальные значения выявлены у *D. c. venedica*, а максимальные – у *D. c. caucasica*. Показатель нуклеотидного разнообразия (π) довольно низок у всех таксонов, что может быть объяснено небольшим размером некоторых выборок. Выборки *D. c. venedica* и *D. daghestanica* имеют слабо отрицательные значения Fs-теста Фу.

Средняя величина некорректированных генетических дистанций (*p*-distance) между всеми изученными выборками составила 11.13 ± 2.53%, минимальная – между *D. c. caucasica* и *D. daghestanica* (8.31%), максимальная – между *D. c. venedica* и *D. alpina* (13.98%) (Табл. 3).

Таблица 3. Средние генетические *p*-дистанции (%) (под диагональю) и их стандартные отклонения (над диагональю) между кладами комплекса *Darevskia (caucasica)* по данным анализа последовательностей фрагмента гена *cyt b*.

Table 3. The average genetic *p*-distances (%) (below the diagonal) and their standard deviations (above diagonal) between the clades of the *Darevskia (caucasica)* complex based on the analysis of the sequences of *cyt b* gene fragment.

Таксон (Taxon)	A	B	C	D
A (<i>D. c. venedica</i>)		0.75	0.87	1.01
B (<i>D. c. caucasica</i>)	8.48		0.71	0.88
C (<i>D. daghestanica</i>)	10.10	8.31		0.97
D (<i>D. alpina</i>)	13.98	12.17	13.71	

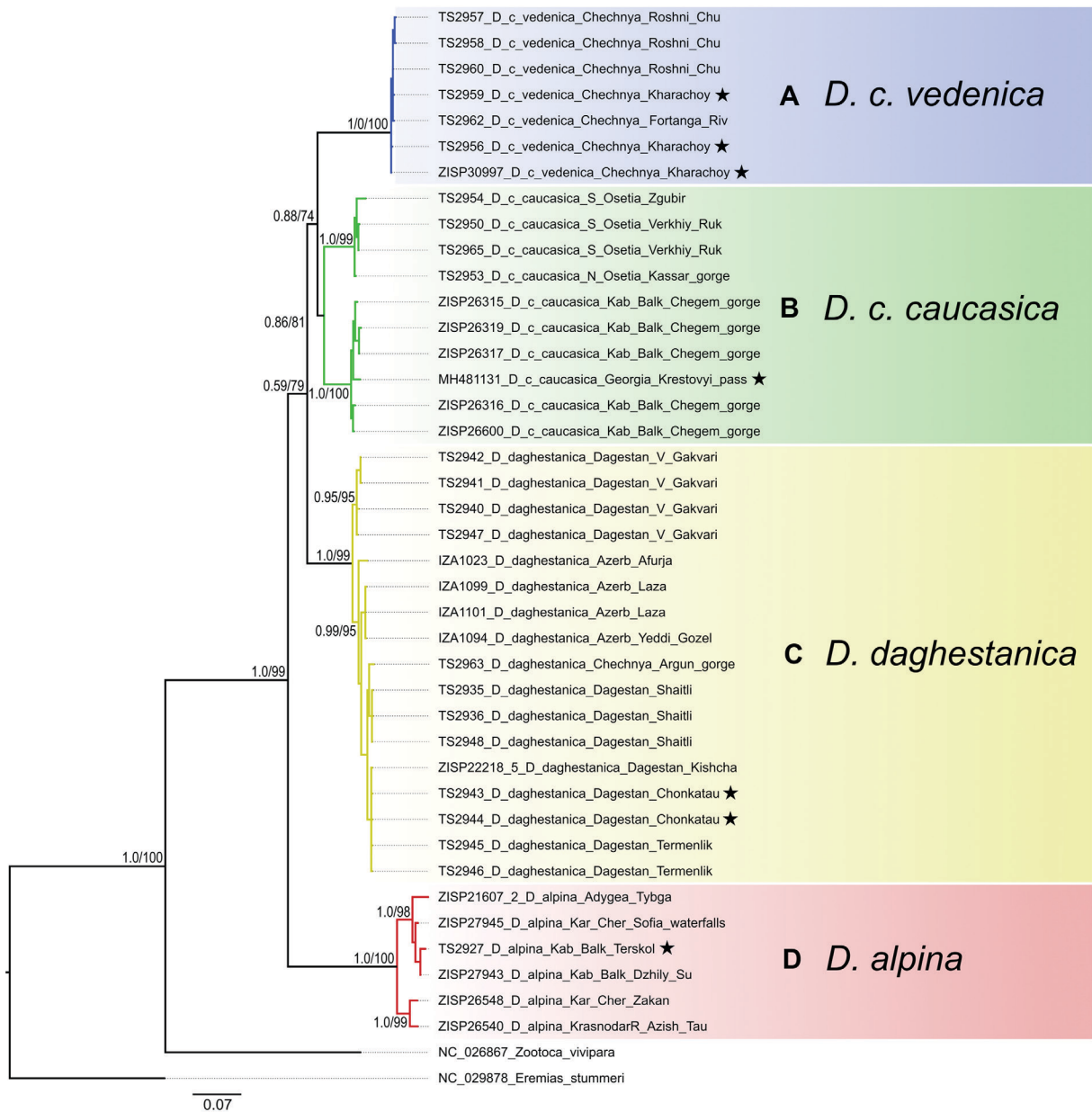


Рис. 3. Дендрограмма филогенетических отношений представителей комплекса *Darevskia (caucasica)* по результатам анализа фрагмента гена *сyt b* (1096 п.н.). Для узлов указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстрэп-поддержки (BA/BS). Звездочкой отмечены нуклеотидные последовательности особей, собранных максимально близко к типовому местонахождению таксона. Буквенное обозначение клад соответствует таковой в Табл. 3.

Fig. 3. Dendrogram of phylogenetic relationships of *Darevskia (caucasica)* based on cytochrome *b* gene sequencing. Bayesian posterior probabilities and bootstrap values (BA/BS) are given. The asterisk marks the sequences of the topotypes, or specimens, collected as close as possible to the type locality of the taxon. The letter designation of the clades corresponds to that in Table 3.

По результатам реконструкции филогенетических взаимоотношений среди скальных ящериц комплекса можно выделить четыре клады (Рис. 3). Кладу А образует *D. c. vedenica* Вос-

точного Кавказа; кладу В составила выборка *D. c. caucasica* с Центрального Кавказа, в которой можно выделить две субклады (p -дистанция = 5.36%); кладу С – восточнокавказская *D. daghe-*

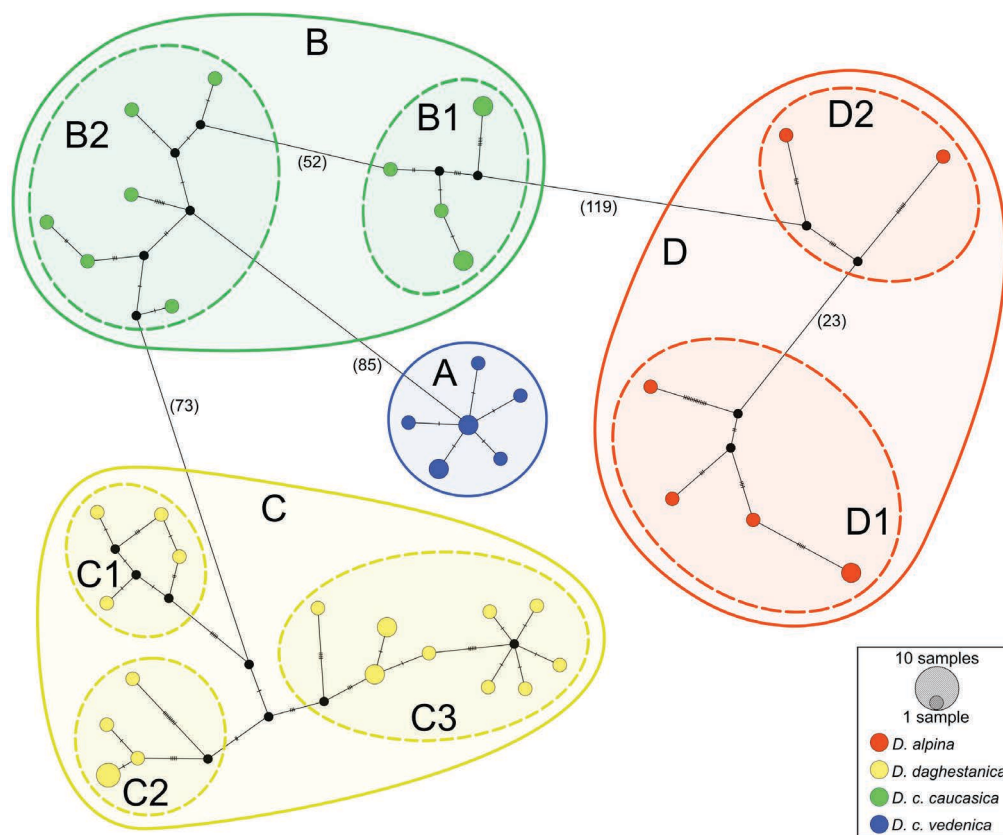


Рис. 4. Медианная сеть гаплотипов цитохрома *b* представителей комплекса *Darevskia (caucasica)* (1096 п.н.). Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип, его размер пропорционален встречаемости в выборке; цвет кружка соответствует видовой принадлежности. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки (или цифры в скобках) на линиях – нуклеотидные замены. Черные кружки в узлах линий – предсказанные гаплотипы. Условные обозначения: А – *D. c. venedica*, В – *D. c. caucasica*, С – *D. daghestanica*, D – *D. alpina*. Буквенное обозначение групп гаплотипов соответствует таковому на Рис. 3.

Fig. 4. The median network of cytochrome *b* haplotypes in representatives of the *Darevskia (caucasica)* complex (1096 bp). On the network: each colored circle is a unique haplotype; its size is proportional to its occurrence in the material; the color of the circle corresponds to the species. The connecting lines are probable evolutionary links; the nicks (or numbers in brackets) on lines are the nucleotide substitutions. Black circles at the nodes of the lines are the predicted haplotypes. Legend: А – *D. c. venedica*, В – *D. c. caucasica*, С – *D. daghestanica*, D – *D. alpina*. The letter designation of the haplotype groups corresponds to that in Fig. 3.

stanica; и кладу D – западнокавказская и центрально-западнокавказская *D. alpina*, образующие две субклады (*p*-дистанция = 3.58%).

На полученной дендрограмме (Рис. 3) образцы *D. c. venedica* достоверно сформировали самостоятельную кладу, близкую по положению к номинативному подвиду кавказской ящерицы, при этом все таксоны комплекса, за исключением веденской ящерицы, демонстрируют генетическую гетерогенность. Аналогичное прослеживается и на медианной сети гаплотипов (Рис. 4). *D. c. caucasica* представлена двумя гаплогруппами, обособленными друг от друга

на 52 нуклеотидные замены. Это соотносится с подразделением этого таксона на две субклады на филогенетическом дереве (Рис. 3). Гаплотипы, соответствующие *D. c. venedica* (обозначены буквой А), отстоят от гаплотипов *D. c. caucasica* (В) на 85 замен. Генетическая *p*-дистанция между гаплогруппами В2 и А составляет 8.30%, а между В1 и А – 8.73%. *D. daghestanica* представлена тремя гаплогруппами, незначительно обособленными друг от друга (6–10 нуклеотидных замен), что хорошо соотносится с результатами, полученными на филогенетическом дереве. Последовательности альпийской ящерицы

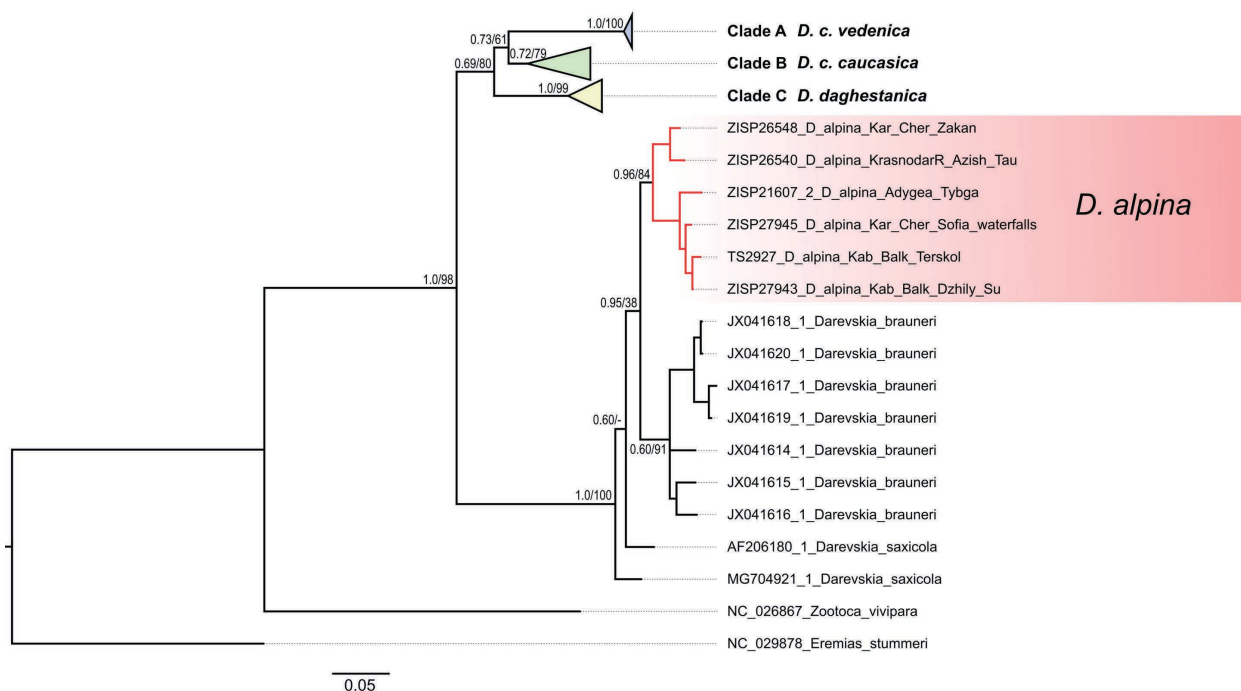


Рис. 5. Дендрограмма филогенетических отношений представителей комплекса *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)* по результатам анализа фрагмента гена *cyt b* мтДНК. Указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстрэп-поддержки (BA/BS).

Fig. 5. Dendrogram phylogenetic relationships of *Darevskia (caucasica)* and *Darevskia (saxicola)* based on *cyt b* gene sequencing. Bayesian posterior probabilities and bootstrap values (BA/BS) are given.

подразделяются на две гаплогруппы (D1 и D2), отделенные друг от друга 23 нуклеотидными заменами. Гаплогруппы *D. alpina* также совпадают с субкладами на филогенетическом дереве (Рис. 3).

С целью проверки гипотезы о монофилетичности комплекса была построена дендрограмма филогенетических отношений с включением представителей *Darevskia (saxicola)* (Рис. 5). Как и в предшествующих публикациях по этому вопросу, изученные нуклеотидные последовательности *D. alpina* сформировали единую кладу с *Darevskia (saxicola)*, образовав субкладу с последовательностями *D. brauneri* (p -дистанция = 5.34%, что значительно меньше, чем между таксонами *Darevskia (caucasica)*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наша диагностика изученных экземпляров на основе внешней морфологии (использованы признаки из: Даревский [Darevsky] 1967;

Darevsky and Roitberg 1999) полностью совпала с их распределением по кладам на полученной дендрограмме филогенетических отношений и по гаплогруппам на сети гаплотипов.

Топология дендрограммы в целом согласуется со схемой филогенетических связей в работе Доронина с соавторами ([Doronin et al.] 2016): подтверждается обособление основных клад и видовой уровень дифференциации *D. caucasica* и *D. daghestanica*.

Как было показано выше, по результатам анализа *cyt b* *D. alpina* входит в комплекс *Darevskia (saxicola)*, а не *Darevskia (caucasica)*, что полностью соответствует выводам предшествующих исследователей. Этого нельзя сказать на основе данных по внешней морфологии: альпийская ящерица была описана как подвид кавказской и долгое время рассматривалась в этом статусе (Darevskij 1984). Полученная картина может быть объяснена интрогрессией митохондриальной ДНК вследствие гибридизации с симпатричными видами, возникающей при слабой

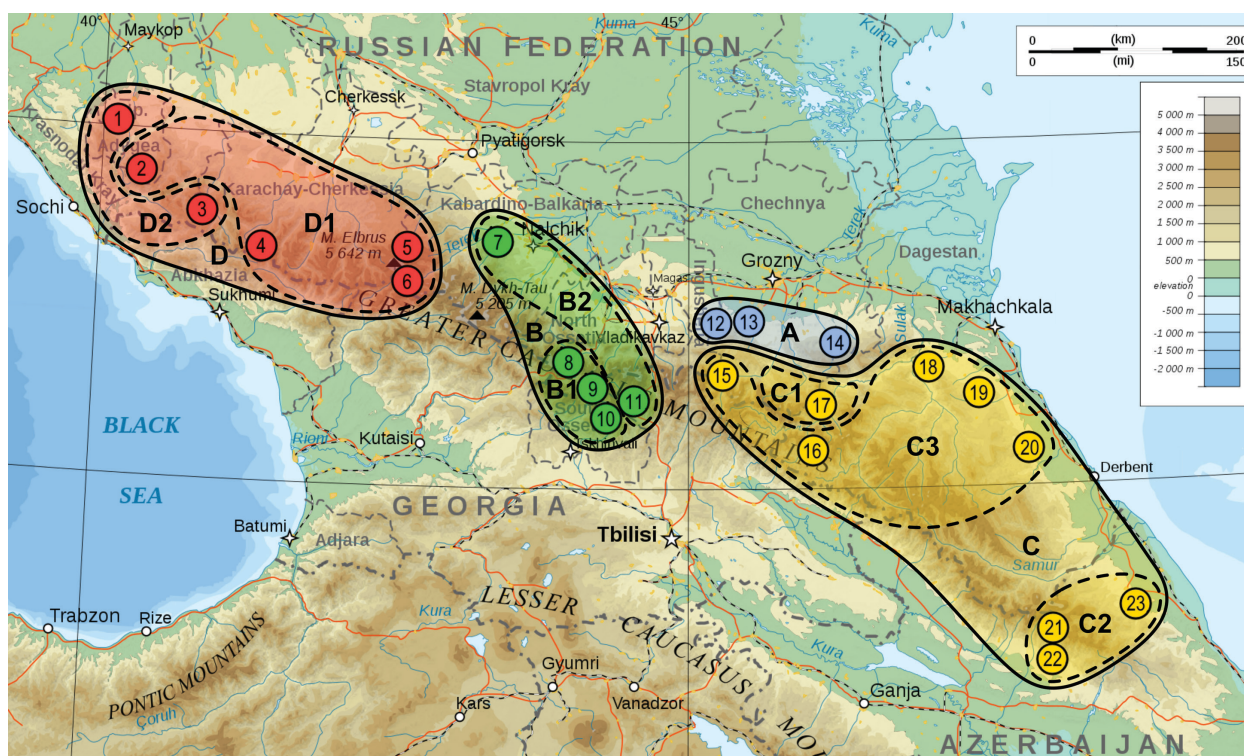


Рис. 6. Распространение гаплогрупп цит *b* мтДНК представителей комплекса *Darevskia (caucasica)*: *D. alpina* (красный цвет), *D. c. caucasica* (зеленый цвет), *D. c. venedica* (синий цвет) и *D. daghestanica* (желтый цвет). Номера локалитетов соответствуют таковым в Табл. 1.

Fig. 6. Distribution of cyt *b* mtDNA haplogroups of *Darevskia (caucasica)*: *D. alpina* (red), *D. c. caucasica* (green), *D. c. venedica* (blue) and *D. daghestanica* (yellow). Numbers of localities are identical to those in the Table 1.

репродуктивной изоляции у скальных ящериц, на что впервые указал Даревский ([Darevsky] 1967). Показательно, что гадюка Динника *Vipera dinniki* (Nikolsky, 1913), схожая с *D. alpina* очертаниями ареала и типом распространения в пределах горно-лугового пояса Большого Кавказа (Tuniyev et al. 2019), входит в сложный гибридный комплекс горных гадюк (Zinenko et al. 2015). Также нельзя исключать и фенотипическую конвергенцию, известную для разных групп скальных ящериц (Tarkhnishvili et al. 2020). До проведения исследований с использованием ядерных маркеров мы продолжаем рассматривать альпийскую ящерицу как представителя комплекса *Darevskia (caucasica)*.

Несмотря на значительное географическое расстояние между изученными популяциями *D. c. venedica* и *D. daghestanica*, достигающее 60 км для первой и 325 км для второй, и предполагаемый дизъюнктивный характер ареала венденской ящерицы (Лотиев и Доронин [Lotiev and

Doronin] 2011), их выборки продемонстрировали низкие показатели генетического разнообразия. Это говорит о вероятном прохождении популяций через «бутылочное горлышко», которое происходит при резком сокращении численности и ареала. Согласно данным по генетическому разнообразию (Табл. 2) *D. alpina* и *D. c. caucasica*, напротив, в недавнем эволюционном прошлом претерпели рост численности и расширение ареалов. В то же время для дагестанской ящерицы мы наблюдаем наличие структурированности – обособление гаплогрупп, локализованных на северных отрогах восточной гряды Главного Кавказского хребта в юго-восточной части Дагестана (C1), южном склоне Главного Кавказского хребта на севере Азербайджана (C2) и на территории от Аргунского ущелья Чечни на западе до предгорий Дагестана на востоке (C3) (Рис. 6). При этом их дистанционированность друг от друга значительно уступает таковой у гаплогрупп *D. alpina* и *D. c. caucasica*.



Рис. 7. Биотоп *D. daghestanica* в окрестностях с. Манасаул, Дагестан (фото Л.Ф. Мазанаевой, 15.04.2012).

Fig. 7. Biotope of *D. daghestanica* in the vicinity of the Manasaul village, Dagestan (photo by L.F. Mazanaeva, 15.04.2012).

Достаточно неожиданным стало географическое распределение выборки альпийской ящерицы: особи с хребта Азиш-Тау и окрестностей пос. Закан – удаленных друг от друга локалитетов, образовали гаплогруппу D2, тогда как особь с расположенной относительно близко от них горы Тыбга вошла в гаплогруппу D1 вместе с ящерицами из района Архыза и Приэльбрусья. Схожую картину расхождения выборки, отражающую сложную историю расселения скальных ящериц, мы наблюдаем у *D. s. caucasica* (Рис. 6): особи из близко расположенных локалитетов в Грузии и Южной Осетии подразделились на гаплогруппы B1 и B2.

В данном исследовании были задействованы экземпляры *D. daghestanica*, собранные в окрестностях с. Манасаул Дагестана и возле туристической базы «Терменлик». Эта изолированная популяция представляет значительный интерес, так как вид обитает здесь в лесном био-

топе без скальных выходов (Рис. 7), где он впервые был найден в мае 2012 г. В июле 2020 г. мы обнаружили их повторно в лесу на территории самой базы, а также в развалинах старых зданий на железобетонных плитах. Локалитет находится в лесной зоне предгорного Дагестана на северном макросклоне Гимринского хребта, относящегося к передовым хребтам Внешнегорного района Дагестана. Ранее лесные массивы в этом районе покрывали значительные площади, но в настоящее время их большая часть вырублена (Добрынин [Dobrynin] 1925). Ящерицы были отмечены на стволах и под корой дуба грузинского (*Quercus iberica*) и черешчатого (*Q. robur*), а также граба кавказского (*Carpinus caucasica*), поросшего мхом аномодонном утонченным (*Anomodon attenuates*), и под валежником. На учетном маршруте фиксировали до 4 экз./200 м.

Ряд видов скальных ящериц населяет и лесные биотопы (Даревский [Darevsky] 1967;



Рис. 8. Биотоп *D. daghestanica* в Аргунском ущелье, Чечня (фото К.Ю. Лотиева, 12.07.2011).

Fig. 8. Biotope of *D. daghestanica* in the Argun gorge, Chechnya (photo by K.Yu. Lotiev, 12.07.2011).

Орлова [Orlova] 1975), но для данного вида подобные местообитания ранее не были отмечены. И.С. Даревский ([Darevsky] 1967) отнес *D. daghestanica* к группе «сухлюбивых» видов, населяющих сухие и умеренно сухие скалы (обычно сложенные из осадочных горных пород), их подножия и склоны с кустарниковой и травянистой растительностью, выходы твердых (нередко вулканического происхождения) пород и, реже, глинистые обрывы в горно-степной и горно-луговой зонах (Рис. 8). Вероятно, дагестанская ящерица могла проникнуть в лесной пояс Гимринского хребта с Левашинского плато по склонам ущелий рек Пулеувла и Губденозень (хребет Чонкатау). На это указывает близость по молекулярно-генетическим данным особей из района Терменлик и хребта Чонкатау. Этот пример говорит о способности скальных ящериц осваивать не свойственные им биотопы за короткий период времени.

Обращает на себя внимание высокий уровень генетической дистанции между веденской и номинативной кавказской ящерицами (8.48%), сопоставимый с таковым для пары номинативной кавказской и дагестанской ящериц (8.31%). Эти показатели превышают межвидовые дистанции для многих представителей рода, к примеру в комплексе *Darevskia (saxicola)* (Доронин и др. [Doronin et al.] 2013) и *Darevskia (parvula)* (Kurnaz et al. 2019). Дальнейшие исследования филогении комплекса, в том числе с использованием ядерных маркеров, позволят сделать вывод об их таксономическом положении. Нельзя исключать придание *D. s. venedica* видового статуса.

В дальнейшем особое внимание следует уделить вопросу взаимоотношения двух подвидов кавказской ящерицы в предполагаемой зоне симпатрии, которая в настоящее время неизвестна. Возможность контакта двух форм

подтверждается недавним обнаружением высокогорной субальпийской популяции веденской ящерицы на северном склоне горы Дайхох в Чечне (Лотиев [Lotiev] 2020). Напомним, что именно изучение симпатрических популяций *D. caucasica* и *D. daghestanica* с территории Чечни позволило говорить об их видовом статусе (Roitberg, 1994, 1999; Roitberg Lotiev, 1992²).

Аналогична ситуация и с югоосетинскими популяциями *D. caucasica*: ранее уже было показано их значительное своеобразие, проявляющееся не только в особенностях окраски и рисунка (в частности, доминирование зеленоокрашенных самцов и наличие зеленоватых самок), но и в характере фolidоза (Рис. 1Е) (Туниев и др. [Tuniyev et al.] 2017). Согласно полученным нами данным их представители сформировали самостоятельную субкладу (гаплогруппа В1 на Рис. 4) совместно с особью из Кассарского ущелья в Северной Осетии, географически близко к территории Южной Осетии; она значительно отличается от северокавказской субклады (гаплогруппа В2 на Рис. 4) – *p*-дистанция между ними равняется 5.36%. Вероятно, в данном случае речь может идти о новом подвиде.

О выделении новых подвидов в «*Lacerta caucasica* group» писал Даревский (Darevsky 1993), включивший в эту группу *L. c. caucasica*, «*L. c. subsp. 1*» и «*L. c. subsp. 2*». Под одним из этих подвидов, вероятнее всего, подразумевалась описанная через шесть лет веденская ящерица, а под другим – закавказские популяции кавказской ящерицы.

Отметим, что особи *D. caucasica*, схожие по окраске и элементам фolidоза с югоосетинскими, обнаружены в окрестностях с. Камилух на р. Джурмут (приток р. Андийское Койсу, Дагестан) (Туниев и др. [Tuniyev et al.] 2017), а нами были выявлены на сопредельной территории Грузии – в долине р. Арагви (Мцхета-Мтианети).

Не меньший интерес представляет изучение сим- и парапатричных популяций *D. caucasica* и *D. daghestanica* высокогорий Дагестана, где морфологическая разобщенность этих видов выражена довольно слабо, что может свидетельствовать о гибридизации между ними (Roitberg 1999).

Сопоставление клад и гаплогрупп (Рис. 3) с типовыми местонахождениями таксонов комплекса (Доронин [Doronin] 2014) показало следующее:

- *D. alpina* описана из окрестностей с. Терскол Кабардино-Балкарии (43°15'N 42°30'E, по месту сбора голотипа); последовательности топотипов (ZISP TS 2927, TS 2928) вошли в субкладу, соотносящуюся с гаплогруппой D1, вместе с ящерицами из Адыгеи и Карачаево-Черкесии;
- *D. caucasica* описана с горы Казбек в Грузии (≈ 42°40'N 44°35'E, по месту сбора лектотипа); последовательность от наиболее близко собранного к этому локалитету экземпляра с южного склона Крестового перевала (МН481131), ведущего из долины р. Терек в долину р. Арагви, вошел в субкладу, соотносящуюся с гаплогруппой В2, вместе с ящерицами из Кабардино-Балкарии;
- *D. c. venedica* описана по экземпляру (голотипу), пойманному у дороги Ведено-Харачой (= Харачой) в 1 км южнее с. Ведено Чечни (42°57'N 46°07'E); последовательности от наиболее близко собранных к этому локалитету экземпляров из с. Харачой (ZISP TS 2956, TS 2959, ZISP 30997), как и все имеющиеся в нашем распоряжении последовательности таксона, вошли в кладу А, не делящуюся на субклады;
- *D. daghestanica* описана из с. Леваша (= Лаваша) Дагестана (42°25'N 47°19'E, по месту сбора лектотипа); последовательности от наиболее близко собранных к этому локалитету экземпляров из Левашинского р-на (ZISP TS 2943, TS 2944) вошли в гаплогруппу С3 вместе с ящерицами из Дагестана и Чечни.

Таким образом предполагаемое описание нового подвида *D. caucasica* ssp. с территории Закавказья не нарушит стабильности номенклатуры данного комплекса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Н.Б. Ананьевой, С.А. Галкиной, О.А. Ермакову, О.В. Кукушкину, К.Д. Мильто, А.А. Намятовой, А.В. Сморгачевой и Б.С. Туниеву за ценные консультации и помощь в работе. Исследование выполнено в рамках госзадания ЗИН РАН

² В этих публикациях речь идет о не описанной на тот момент *D. c. venedica*.

№ АААА-А19-119020590095-9 и при финансовой поддержке грантов РФФИ № 19-04-00514 и 19-04-00538.

ЛИТЕРАТУРА

- Ciobanu D.G., Grechko V.V. and Darevsky I.S. 2003.** Molecular evolution of satellite DNA CLsat in lizards from the genus *Darevskia* (Sauria: Lacertidae): correlation with species diversity. *Russian Journal of Genetics*, 39(11): 1292–1305. <https://doi.org/10.1023/B:RUGE.0000004145.00165.ee>
- Darevsky I.S. 1967.** Rock lizards of the Caucasus: systematics, ecology and phylogeny of the polymorphic groups of Caucasian rock lizards of the subgenus *Archaeolacerta*. Nauka, Leningrad, 214 p. [In Russian].
- Darevsky I.S. 1993.** The rock lizards of the Caucasus: the present state of the problem. Abstract book of the 7th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica. Barcelona: 59.
- Darevsky I.S. and Roitberg E.S. 1999.** A new subspecies of the rock lizard *Lacerta caucasica* (Sauria, Lacertidae) from the south-east of Chechen Republic of the Caucasus. *Russian Journal of Herpetology*, 6(3): 209–214.
- Darevsky I.S. 1984.** *Lacerta caucasica* Méhely, 1909 – Kaukasische Felseidechse. In: W. Böhme (Ed.). Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/I. Echsen II (Lacerta). AULA-Verlag, Wiesbaden: 238–239.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. and Posada D. 2012.** jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8): 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Dobrynin B.F. 1925.** Landscape (natural) areas and vegetation of Dagestan. *Memoirs of the Geographical Branch of the Society of Natural History, Anthropology and Ethnography*. 1: 1–42. [In Russian].
- Doronin I.V. 2013a.** The analysis of distribution of rock lizards of *Darevskia (caucasica)* complex (using the Maxent program). Collection of papers of the First International Conference of the Young Herpetologists of Russia and neighboring countries: Modern herpetology: problems and ways of their solutions. (25–27 November 2013, Saint-Petersburg). Zoological institute of RAS, Saint Petersburg: 81–85. [In Russian].
- Doronin I.V. 2013b.** *Darevskia alpina* (Darevsky, 1967). In: V.G. Onipchenko (Ed.). Red Data Book of the Karachay-Cherkessia Republic. Nartizdat, Cherkessk: 77. [In Russian].
- Doronin I.V. 2014.** Review of type specimens of Rock lizards of *Darevskia (caucasica)* complex (Sauria: Lacertidae). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, 318(4): 371–381. [In Russian].
- Doronin I.V., Doronina M.A. and Bekoshvili D. 2019.** New data on the distribution of lizards in Caucasus. *Herpetozoa*, 32: 87–90. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35615>
- Doronin I.V., Melnikov D.A. and Melnikova E.N. 2016.** Species differentiation of the rock lizard *Darevskia (caucasica)* complex (by DNA-barcoding data, cytochrome oxydase subunit I sequences). *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 3: 42–49. [In Russian]. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.308>
- Freitas S., Vavakou A., Arakelyan M., Drovetski S.V., Crnobrnja-Isailovic J., Kidov A.A., Cogalniceanu D., Corti C., Lymberakis P., Harris D.J. and Carretero M.A. 2016.** Cryptic diversity and unexpected evolutionary patterns in the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834). *Systematics and Biodiversity*, 14(2): 184–197 <https://doi.org/10.1080/14772000.2015.1111267>
- Fu J. 1999.** Phylogeny of lacertid lizards (Squamata: Lacertidae) and the evolution of unisexuality. PhD thesis. University of Toronto, Toronto, 168 p.
- Fu J., Darevsky I.S., MacCulloch R.D., Kupriyanova L.A., Roitberg E.S., Sokolova T.M. and Murphy R.W. 1995.** Genetic and morphological differentiation among Caucasian rock lizards of the *Lacerta caucasica* complex. *Russian Journal of Herpetology*, 2(1): 36–42.
- Fu J., Murphy R.W. and Darevsky I.S. 1997.** Toward the phylogeny of Caucasian rock lizards: implications from mitochondrial DNA gene sequences (Reptilia: Lacertidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 121: 463–477. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1997.tb01283.x>
- González-del-Puerto P., Freckleton R.P., Edwards D.P., Koo M.S., Scheffers B.R., Pyron R.A. and Jetz W. 2019.** Phylogenetic and trait-based prediction of extinction risk for data-deficient amphibians. *Current Biology*, 29(9): 1557–1563. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2019.04.005>
- 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*, 77: 135–137. <https://doi.org/10.21805/bzn.v77.a043>
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C. and Tamura K. 2018.** MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35: 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Kurnaz M., Kutrup B., Hosseinian Yousefkhani S.S., Koc H., Bülbül U. and Eroglu A.I. 2019.** Phylogeography of the red-bellied lizard, *Darevskia parvula* in Turkey. *Mitochondrial DNA Part A*, 30(3): 556–566. <https://doi.org/10.1080/24701394.2019.1580270>

- Kuzmin S.L. and Semenov D.V. 2006.** Conspectus of the fauna of amphibians and reptiles of Russia. KMK Scientific Publishing Partnership, Moscow, 139 p. [In Russian].
- Larsson A. 2014.** AliView: a fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets. *Bioinformatics*, **30**(22): 3276–3278. <http://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu531>
- Librado P. and Rozas J. 2009.** DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, **25**: 1451–1452. <http://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Lotiev K.J. 2020.** *Darevskia caucasica vedenica*. In: Red Book of the Chechen Republic (second edition). LLC “Southern Publishing House”, Rostov-on-Don: 347–348. [In Russian].
- Lotiev K.J. and Doronin I.V. 2011.** Vedenskaya lizard, *Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999): its study history, taxonomy and distribution. *Current Studies in Herpetology*, **11**(1/2): 48–54. [In Russian].
- Lotiev K.J. and Tuniyev B.S. 2017.** *Darevskia daghestanica* (Darevsky, 1967). In: I. Nikolaev (Ed.) Red Book of the Republic of South Ossetia. Publishing House M. and V. Kotlyarov (LLC “Polygraphservice and T”), Nalchik: 222–223. [In Russian].
- Murphy R.W., Fu J., MacCulloch R.D., Darevsky I.S. and 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*, **130**(4): 527–549. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb02200.x>
- Mustafaeva G.A., Bunyatova S.N. and Doronin I.V. 2019.** New data on distribution of *Darevskia daghestanica* (Darevsky, 1967) (Lacertidae) in Azerbaijan. Conference proceedings of the Second International Conference of Young Herpetologists of Russia and Neighboring Countries, dedicated to the 100th Anniversary of the Department of Herpetology of the Zoological Institute RAS (Saint Petersburg, Russia, 25–27 November 2019): Modern Herpetology: Problems and Ways of their Solutions. Zoological Institute RAS, Saint Petersburg: 62. [In Russian].
- Orlova V.F. 1975.** Systematic and some ecological-morphological characteristics of forest lizards of genus *Lacerta*. Thesis of the Candidate of Biological Sciences. Moscow, 164 p. [In Russian].
- Roitberg E.S. 1994.** Morphological analysis of the Caucasian rock lizards *Lacerta caucasica caucasica* and *L. c. daghestanica* from the contact zone. *Russian Journal of Herpetology*, **1**(2): 179–184. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-1994-1-2-179-184>
- Roytberg E.S. 1999.** Morphological differentiation between the nominative and Daghestanian forms of *Lacerta caucasica* (Sauria, Lacertidae) complex in their contact zone: sympatric populations of Daghestan and south-eastern Chechen Republic. *Russian Journal of Zoology*, **3**(1): 43–52.
- Roytberg E.S. and Lotiev K.Yu. 1992.** Contribution to the study of intraspecific differentiation of the Caucasian lizard, *Lacerta caucasica*. Book of abstracts of the First International Congress on Lacertids of the Mediterranean Basin. Hellas: 24.
- Tarkhnishvili D., Gabelaia M. and Adriaens D. 2020.** Phenotypic divergence, convergence and evolution of Caucasian rock lizards (*Darevskia*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **130**(1): 142–155. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa021>
- Tuniyev B.S. and Tuniyev S.B. 2012.** *Darevskia alpina* (Darevsky, 1967). In: A.S. Zamotajlov, V.I. Shchurov, M.I. Shapovalov and R.A. Mnatsekanov (Eds). Red Book of Republic of Adygheya. Rare and threatened representatives of the regional fauna and flora. Part 2. Animals. Second edition. Kachestvo, Maykop: 241. [In Russian].
- Tuniyev B.S. and Tuniyev S.B. 2017.** *Darevskia alpina* (Darevsky, 1967). In: A.S. Zamotajlov, Yu.V. Lokhman and B.I. Volfov (Eds). Red Book of the Krasnodar Territory. Animals. 3rd edition. Administration of Krasnodar Territory, Krasnodar: 494–495. [In Russian].
- Tuniyev B.S., Lotiev K.Yu., Tuniyev S.B., Gabaev V.N. and Kidov A.A. 2017.** Amphibians and reptiles of South Ossetia. *Nature Conservation Research* **2**(2): 1–23. [In Russian]. <http://doi.org/10.24189/ncr.2017.002>
- Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B. and Aghasyan A.L. 2019.** Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution, conservation. KMK Scientific Press, Saint Petersburg, Moscow, 276 p.
- Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L., Bakiev A., Shiryaev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Y., Dusebayeva T. and Nilson G. 2015.** Mitochondrial phylogeny shows multiple independent eco-logical transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **84**: 85–100. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.12.005>