XXI ҒАСЫРДАҒЫ ҚАЗАҚСТАНДАҒЫ ЗООЛОГИЯЛЬІҚ ЗЕРТТЕУЛЕР: ҚОРЫТЫНДЫЛАР, МӘСЕЛЕЛЕР МЕН ПЕРСПЕКТИВАЛАР

ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В КАЗАХСТАНЕ В ХХІ ВЕКЕ: ИТОГИ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

ZOOLOGICAL RESEARCH IN KAZAKHSTAN IN THE XXI CENTURY: RESULTS, PROBLEMS AND PROSPECTS


# Министерство науки и высшего образования Республики Казахстан РГП «Институт зоологии» Комитета науки 

Китайская Академия наук
Синьцзяньский институт экологии и географии

Международная научная конференция

# «ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В КАЗАХСТАНЕ В ХХІ ВЕКЕ: ИТОГИ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ», <br> посвященная 90-летию РГП «Институт зоологии» КН МНВО РK 

## 13-16 апреля 2023 года

Сборник статей


Алматы, 2023

Pallas P.S. Zoographia Rosso-Asiatica, systens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentis mariubus observattorum recensionem domicilia, mores et descriptiones anatomen atque icones plurimorum. Petropoli (Lipsiae), 1814. Vol. 3. 428 s.

Tarkhnishvili D.N., Gokhelashvili R.K. The Amphibians of the Caucasus. Advances in Amphibian Res. in the F. Soviet Union. Sofia-Moscow: Pensoft, 1999. Vol. 4. 239 p.

Walter A. Die Amphibien Transkaspiens // Zool. Jahrb., Abt. Syst. 1888. Vol. 3. № 6. P. 972-986.

# К истории изучения ящериц рода Lacerta Linnaeus, 1758 в Дагестане 

У.А. Гичиханова1,2, Л.Ф. Мазанаева¹, М.А. Доронина², И.В. Доронин²*<br>'ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет», г. Махачкала, Россия<br>Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия, *ivdoronin@mail.ru

Территория Республики Дагестан простирается от северо-восточного склона Кавказа до югозапада Прикаспийской низменности и представляет собой связующее звено между Европой и Передней Азией. Высоты здесь колеблются от -28 до 4466 м н.у.м. Значительная часть республики (56\%) занята горами, остальная часть - равнинами с пустынным и полупустынным рельефом и низменной полосой побережья Каспийского моря. От береговой полосы моря до Главного Кавказского хребта отмечается смена рельефа от равнин, предгорий, передовых хребтов, межгорий и высокогорий, характеризующихся чрезвычайным разнообразием ландшафтов (Акаев, 1996). Главной климатической особенностью является аридность, наложившая отпечаток на все составляющие природных зон и вертикальных поясов (Агаханянц, 1981). Природно-климатические особенности республики способствовали формированию на её территории уникальной фауны пресмыкающихся, современный список которой включает 42 вида, представляющих различные зоогеографические группы. Наряду с эндемиками Кавказа здесь обитают виды, основные ареалы которых находятся в Европе и Средней Азии, а также в Восточном Средиземноморье. Особо следует отметить родство фауны пресмыкающихся Дагестана с таковой Восточного и Южного Закавказья, а также Иранского нагорья, которое более нигде не отмечено в пределах Большого Кавказа (Мазанаева, Туниев, 2011). В Дагестане обитает 18 видов ящериц, относящихся к 11 родам (Paralaudakia Baig, Wagner, Ananjeva et Böhme, 2012, Trapelus Cuvier, 1817, Phrynocephalus Kaup, 1825, Cyrtopodion Fitzinger, 1834, Anguis Linnaeus, 1758, Pseudopus Merrem, 1820, Eumeces Wiegmann 1834, Eremias Fitzinger, 1834, Ophisops Ménétries, 1832, Darevskia Arribas, 1999, Lacerta Linnaeus, 1758). Род зелёные ящерицы, или настоящие ящерицы, представлен тремя видами: прыткая, L. agilis Linnaeus, 1758, средняя, L. media Lantz et Cyrén, 1920 и полосатая, L. strigata Eichwald, 1831 ящерицы (рис. 1). В горной части Дагестана выявлен единственный для Северного Кавказа случай их совместного обитания (Доронина и др., 2022 а).

Данная статья посвящена истории изучения ящериц рода Lacerta в Дагестане, которая насчитывает почти 200 лет. Если применить периодизацию истории герпетологических исследований, предложенную Львом Яковлевичем Боркиным (Боркин, 2003), то изучение рода Lacerta в регионе берет свое начало с периода «Становления герпетологии» (1814-1860 гг.), с работы Эдуарда Ивановича (Карла Эдуарда) Эйхвальда (Karl Eduard von Eichwald) (1795-1876). В 1825 г. он наблюдал в районе с. Тарки «L. deserti, viridis, velox, muralis (agilis L.)» (Eichwald, 1834) (рис. 2). Согласно современной систематике в этом списке мы можем идентифицировать ящерицу Бёме, L. a. boemica Suchow, 1929 и L. strigata (Доронин и др., 2017).


Рис. 1 - Зелёные ящерицы Дагестана: A. Lacerta agilis boemica (Агульский р-н, окрестности с. Буршаг, 21.06.2007); B. L. m. media (Рутульский р-н, окрестности с. Рутул, 24.07.2009); C. L. strigata (Каякентский р-н, окрестности оз. Папас, 09.05.2016)


Рис. 2 - Титульная страница первого тома отчета Э.И. Эйхвальда о путешествии по Каспийскому морю и Кавказу, осуществлённому в 1825-1826 гг. (1834) и фрагмент с описанием герпетофауны района Тарки Дагестана (s. 97)

Следующий период «Оформления герпетологии как самостоятельной дисциплины» охватывает промежуток времени примерно от 1860-х до начала 1920-х гг., в котором можно выделить эпоху Александра Михайловича Никольского (18581942). В монографии, посвященной герпетофауне Кавказа, он привел L. viridis (= L. strigata) для долины р. Кумы, Ногайской степи, г. Кизляра и c. Тарки (Никольский, 1913).

Период «Советской герпетологии» охватывает 1921-1991 гг. и подразделяется на два этапа. Первый из них (с 1921 по 1964 гг.) назван «Этапом институционального роста советской герпетологии». В это время Лев Борисович Бёме (1895-1954) отметил зелёную ящерицу L. v. strigata (= L. strigata) для Самурского заказника (Бёме, 1929). Дмитрий Борисович Красовский (1908-1938) в ходе поездки в Хасав-Юртовский округ (ныне - Хасавюртовский район) собрал герпетологическую коллекцию из 131 экземпляра, в числе которых были L. v. strigata (= L. strigata) и L. a. exigua (= L. a. boemica). Полосатая ящерица была отмечена им в окр. Хасав-Юрта (= Хасавюрт), Костек, Яндрей-аул (= Эндирей), р. Якташ (= Акташ), где она встречалась в лесных и степных биотопах с зарослями кустарников, на опушках лесов, в садах. Прыткая ящерица была отмечена им в окр. Хасав-Юрта, Карлан-Юрта (= Карланюрт) и Яндрейаула (= Эндирей), где она была немногочисленна и населяла степные биотопы и сады (Красовский, 1929). В 1929 г. в ходе экспедиции по изучению фауны наземных позвоночных в наименее изученных районах Дагестана Д.Б. Красовский посетил Рутульский кантон (ныне - Рутульский район), где он обнаружил L. v. media (= L. media). Эта находка была новой не только для Дагестана, но и Северного Кавказа. Помощь в определении этой ящерицы ему оказал ведущий специалист по изучению зелёных ящериц довоенного периода Георгий Федорович Сухов (1899-1942). По его данным, эта ящерица была широко распространена и многочисленна на территории всего района, но не поднималась высоко в горы. Она придерживалась сухих хорошо прогреваемых склонов с травянистой растительности (Красовский, 1932). По данным Сергея Сергеевича Турова (1891-1975) и Красовского L. v. strigata (= L. strigata) была обычным видом для окр. Нечаевского хутора, населяла лесные биотопы и поляны (Туров, Красовский, 1933). Николай Владимирович Шибанов (1903-1960) указал для окр. г. Кизляра прыткую ящерицу со следующим примечанием: «Единственный экземпляр коллекции я определяю как subsp. exigua Eichw, хотя по отдельным признакам она приближается к "L. boemica Suchow", оценивать таксономическое значение которой я в настоящее время воздерживаюсь» (Шибанов, 1935). Начиная с 1940 г. Андрей Григорьевич Банников (1915-1985) совершил три экспедиции в Южный Дагестан (устье р. Самур, ст. Мамед-Кала и Огни, от устья р. Берикей до р. Куры), в ходе которых наблюдал полосатую и прыткую ящериц. Он опубликовал сведения по биотопической приуроченности, размножению, эктопаразитам и

естественным врагам этих видов (Банников, 1954). Сведения о зараженности клещами L. agilis и L. viridis (= L. strigata) в Дагестане опубликовал Николай Александрович Золотарев (1903-1975). Он выявил 10 видов клещей на полосатой и 13 видов на прыткой ящерице (Золотарев, 1949).

Второй этап (1965-1991 гг.) «Советского периода» назван «Эпохой расцвета советской герпетологии». Плодотворная деятельность первого в республике герпетолога Зои Павловны Хонякиной (1914-1998) практически полностью пришлась на это время. В 1964 г. под руководством Ильи Сергеевича Даревского (1924-2009) она защитила кандидатскую диссертацию «Ящерицы Дагестана», в которой привела обзор данных по распространению, особенностям внешней морфологии и биологии всех известных на тот период ящериц республики, в том числе и зелёных (рис. 3). Позже ею были опубликованы работы, в которых приведены оригинальные данные об их внешней морфологии, особенностям размножения и питания, а также степени зараженности гельминтами (Хонякина, 1964, 1966, 1967, 1970, 1972, 1976; Хонякина, Ферхатова, 1976).

Единственный кадастр находок


Рис. 3 - Фотографии и карта из диссертационной работы Зои Павловны Хонякиной «Ящерицы Дагестана» (1964), иллюстрирующие очерк о L. strigata прыткой ящерицы на Кавказе, в том числе в Дагестане, был опубликован в монографическом описании вида Николаем Николаевичем Щербаком (1927-1998) с соавторами (Щербак и др., 1976). Начиная с 1980-х гг. Евгений Самуилович Ройтберг изучал изменчивость признаков чешуйчатого покрова (фолидоза) L. agilis и L. strigata. Одним из первых в отечественной практике им был применён метод дискриминантного анализа особей из симпатрических и аллопатрических популяций двух видов (Ройтберг, 1982). Эти данные опровергли предположение об интрогрессивной гибридизации между ними (Даревский идр.,1976).Вдальнейшемониполучили подтверждение результатами по скрещиванию зелёных ящериц (Рудик, 1986; Rykena et al, 2001) и молекулярногенетическими данными (Nettmann, 2001), показавшими их явно «не сестринский» уровень генетического сходства. Несколько позже он обнаружил различия во внутри- и межпопуляционной изменчивости фолидоза (L. agilis продемонстрировала большую изменчивость, чем L. strigata). Обнаруженные им в Дагестане тенденции проявляются и на Кавказе в целом: L. strigata - вид монотипичный, а L. agilis образует на той же территории несколько подвидов. Согласно гипотезе автора, одной из причин более слабой фенетической дифференциации L. strigata может быть более высокий уровень канализованности морфогенеза (Ройтберг, 1988, 1989; Roytberg, 1993, 1994). Ряд работ Ройтберга посвящён дискретной изменчивости щиткования головы популяций прыткой и полосатой ящериц. В отличие от предыдущих исследований по фенетике прыткой ящерицы, в которых дискретные признаки щиткования использовали лишь как неспецифические индикаторы общего уровня фенетической дивергенции между популяциями, его интересовало

морфологическое содержание вариационного спектра. Им были предложены общие принципы классификации таких вариаций и выявлен ряд общих тенденций дискретной изменчивости, вероятно, отражающих характер становления структурных мозаик (типа покрова головы прытких ящериц) в онто- и филогенезе (Ройтберг, 1989, 1990, 1991). В этом же ряду находятся его короткие сообщения о слабой направленной асимметрии некоторых меристических структур головы описываемых выше видов (Ройтберг, 1985, 1989; Roitberg, 1995). Данные работы стали широко известными в нашей стране и за ее пределами.

Последний период - «Постсоветской герпетологии», начало которого приходится на 1991 г., характеризуется продолжением работ Ройтберга совместно с Эллой Моисеевной Смириной. Они исследовали половые, микрогеографические и межвидовые различия в возрастном составе популяций и характере роста прыткой и полосатой ящериц посредством анализа регистрирующих структур. В этих работах впервые для исследований на чешуйчатых рептилиях были использованы методы так называемого обратного расчисления длины тела по ростовым меткам в костях (Roitberg, Smirina, 1995, 2006). Сведения о распространении и состоянии популяций средней ящерицы обобщены в изданиях Красной книги Республики Дагестан (Ройтберг, 1998; Мазанаева, Орлова, 2009; Мазанаева, Аскендеров, 2020). Полученные данные по распространению ящериц в Дагестане к началу текущего столетия были сведены Ройтбергом с соавторами в единую фаунистическую сводку (Roitberg et al., 2000). В работах, опубликованных Людмилой Фейзулаевной Мазанаевой с соавторами (рис. 4), L. media отнесена к редким видам для горных районов в биотопах с фриганоидной растительностью, a L. strigata - к массовым и широко распространённым (Ройтберг, Мазанаева, 1995 a, b). Л.Ф. Мазанаева и Зульфия Султановна Султанова привели сведения о распространении полосатой ящерицы на о. Чечень в Каспийском море и отметили её биотопическую приуроченностьктравянистым участкам подкустами тамарикса, атакже невысокую численность в этом локалитете (Мазанаева, Султанова, 2001). Они же опубликовали данные о распространении прыткой и полосатой ящериц для заповедника «Дагестанский»: оба вида указаны для участка «Сарыкумские барханы», а полосатая - дополнительно и для участка «Кизлярский залив» (Mazanaeva, Sultanova, 2003). Начиная с 2003 г. на кафедре зоологии Дагестанского государственного университета Мазанаевой и её учениками была начата работа над созданием фондовой герпетологической коллекции; в ряде работ опубликованы сведения о коллекционных сборах трёх видов зелёных ящериц (Мазанаева и др., 2006; Мазанаева и др., 2022). В этот же период опубликованы работы о распространении и биотопических преференциях зелёных ящериц во Внутригорном и Высокогорном Дагестане (Мазанаева, Ильина, 2007; Мазанаева, Аскендеров, 2014), о распространении полосатой ящерицы в Южном Дагестане (Мазанаева, Орлова, 2009; Мазанаева и др., 2009, 2011; Гичиханова и др., 2021) и в низинах приморских дюн на побережье Каспийского моря (Leontyeva, Mazanaeva, 2010; Мазанаева, Гичиханова, 2021). В работе по зоогеографическому анализу герпетофауны Дагестана фигурируют четыре таксона: L. a. boemica, L. a. exigua, L. strigata и L. media (Мазанаева, Туниев, 2011). Л.Ф. Мазанаева и Валентина Фёдоровна Орлова (2014), делая краткий обзор таксономического и экологического разнообразия заурофауны, отнесли L. agilis и L. strigata к широко распространённым в регионе видам. По их данным, полосатая ящерица освоила субаридные и мезофитные биотопы низменности и предгорий, проникая местами во внутригорные районы и высокогорье. Прыткая ящерица на низменности занимает мезофитные биотопы луговостепных и лесостепных ландшафтов, но в горах придерживается сухих биотопов. L. media в высокогорье населяет сухие горные степи и зону нагорных ксерофитов, во внутригорных районах - послелесные луга, лесостепь и горные леса. Сведения о широком распространении полосатой ящерицы и редких находках прыткой на Терско-Кумской и Терско-Сулакской низменностях изложены в работах Л.Ф. Мазанаевой с соавторами (Мазанаева и др., 2016; Аскендеров и др., 2017).


Рис. 4 - Герпетологическая группа Дагестанского государственного университета во время экспедиции в юго-восточных аридных предгорьях Сулейман-Стальского р-на, 18.10.2020 (слева направо): 3.С. Султанова, Л.Ф. Мазанаева и У.А. Гичиханова

В работах, опубликованных в последние годы, нашли отражение новые сведения о распространении L. media: в горной части республики диапазон населяемых ею высот составил 840-2250 м н.у.м. в семиаридных котловинах крупных горных рек (Самур, Курах, Андийское Койсу и Аварское Койсу), а площадь ареала - 521 км² (Мазанаева, Аскендеров, 2016). Позже Игорем Владимировичем Дорониным с соавторами было проведено ГИС-моделирование с помощью программы MaxEnt 3.3.3k области распространения средней ящерицы в прошлом, настоящем и будущем. Исследование показало отсутствие существенных подвижек границ ареала вида при потенциальном изменении климата в будущем. Авторами выявлены перспективные территории для поиска новых популяций (Доронин и др., 2018). В 2021 г. Доронин и др. описали миазы на коже полосатой ящерицы. Такое повреждение является следствием откладки яиц мух в области бедренных пор ящерицы. В ранах были обнаружены личинки Calliphoridae и Muscidae (Doronin et al., 2021). Анализ литературных источников, коллекций отечественных и зарубежных научных учреждений1 всовокупности срезультатамипланомерныхэкспедиционныхработпозволил Марине Анатольевне Дорониной с соавторами провести анализ пространственного распространения зелёных ящериц рода Lacerta на северо-востоке Кавказа: был создан набор векторных (точек находок) и растровых синтетических карт, отражающих пространственное распределение видов; проведено биоклиматическое моделирование пригодности местообитаний. Минимальное перекрывание экологических (эколого-климатических) ниш отмечено для L. media со всеми изученными видами, максимально у L. agilis и L. strigata (Доронина и др., 2022 a; Doronina et al., 2022 а). Результаты проведенных молекулярно-генетических исследований с использованием митохондриального гена цитохрома $b$ показали, что дагестанские особи L. media входят в одну кладу с большинством кавказских образцов, внутри которой нет значимой генетической гетерогенности (Доронина и др., 2022 b; Doronina et al., 2022 b). Собранная коллекция тканей кавказских зелёных

[^0]ящериц позволила нам осуществить ДНК-штрихкодирование (DNA barcoding) L. agilis, L. media и L. strigata (Доронина и др., 2023).

К настоящему времени мы не располагаем достоверными сведениями об обитании подвида L. a. exigua (Eichwald, 1831) в регионе, хотя на ряде карт его ареал занимает север республики (Щербак, 1966; Bischoff, 1988; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004 и др.), и он был провизорно включен в список герпетофауны Дагестана при зоогеографическом анализе (Мазанаева, Туниев, 2011). Есть вероятность, что L. a. exigua может быть обнаружена в долине р. Кума, где этот таксон известен на сопредельной территории Черноземельского района Калмыкии (Киреев, 1981; Доронина и др., 2022 a).

Говоря о дальнейших перспективах, отметим, что нами запланировано включение выборок ящериц Дагестана в филогенетические и филогеографические исследования, что позволит более детально проследить историю расселения этих видов и формирование современных рефугиумов. Имеющийся в нашем распоряжении кадастр находок представителей описываемого рода позволяет в будущем провести мониторинг динамики области их распространения; особое внимание должно быть уделено популяциям на границе ареала и изолированным местонахождениям. Так, перспективной площадкой выступает Терско-Кумская низменность (междуречье), где наблюдаемое зарастание песчаных массивов и трансформация полупустынных ландшафтов в степные приводят к изменениям в структуре герпетофауны. Мы можем ожидать здесь расселения полосатой ящерицы и, возможно, прыткой. В настоящее время остро назрела необходимость продолжения паразитологических исследований заурофауны региона, имеющих значительное практическое значение.

Исследование выполнено при поддержке РНФ (грант № 22-24-00079).

## Литература

Агаханянц О.Е. Аридные горы СССР. М.: Мысль, 1981. 270 с.
Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С. Гаджиева, Ганиев М.И., Гасангусейнов М.Г., Залибеков З.М., Исмаилов Ш.И., Каспаров С.А., Лепехина А.А., Мусаев В.О., Рабаданов Р.М., Соловьев Д.В., Сурмачевский В.И., Тагиров Б.Д., Эльдаров Э.М. Физическая география Дагестана. Махачкала: ДГПУ, «Школа», 1996. 380 с.

Аскендеров А.Д., Мазанаева Л.Ф., Гичиханова У.А. Фауна амфибий и рептилий Терско-Кумской низменности Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. 2017. № 66. С. 6-13.

Банников А.Г. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана // Ученые записки Московского городского педагогического института имени В.П. Потемкина. Т. 28. 1954. С. 75-88.

Бёме Л.Б. Результаты обследования охотничьего хозяйства Парабочевского и Самурского заказников НКЗ Дагестанской СС Республики и краткий обзор фауны наземных позвоночных их населяющей // Изв. Горского пед. ин-та. Владикавказ. Т. 6. 1929. С. 115-156.

Боркин Л.Я. Краткий очерк развития герпетологии в России. В кн.: О.Л. Россолимо, Е.А. Дунаева (ред.). Московские герпетологи. М.: КМК, 2003. С. 7-33.

Гичиханова У.А., Кахриманов И.И., Магомедова А.М. Фауна пресмыкающихся сухих ландшафтов Сулейман-Стальского района. Экология и управление природопользованием. Экологическая безопасность территорий (проблемы и пути решения): сборник научных трудов IV Всероссийской научно-практ. конф. с международным участием, г. Томск, 27 ноября 2020 г.; под ред. А.М. Адама. Вып. 4. Томск: Литературное бюро, 2021. 114 с.

Даревский И.С., ЩербакН.Н., ПетерсГ., БарановА.С., Булахов В.К., Константинова Н.Ф., Жаркова В.К., Турутина Л.В., Окулова Н.М., Лукина Г.П., Ванци С., Кутузова В.А., Симонян А.А. Систематика и внутривидовая структура. В кн.: А.В. Яблоков (отв. ред.). Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука. 1976. С. 53-95.

Доронин И.В., Мазанаева Л.Ф., Доронина М.А. Использование ГИС-моделирования для анализа распространения средней ящерицы, Lacerta media Lantz et Cyrén, 1920, на территории Дагестана (Россия) // Труды Зоологического института РАН. Т. 322. № 4. 2018. С. 463-480.

Доронина М.А., Доронин И.В., Луконина С.А., Мазанаева Л.Ф., Барабанов А.В. Филогеография Lacerta media Lantz et Cyrén, 1920 (Lacertidae: Sauria) по результатам анализа митохондриального гена цитохрома $b$ // Генетика. 2022. T. 58. № 2. С. 177-186.

Доронина М.А., Доронин И.В., Луконина С.А., Мазанаева Л.Ф., Лотиев К.Ю., Ананьева Н.Б. Применение ДНК-штрихкодирования для изучения зеленых ящериц (Sauria: Lacertidae: Lacerta) // Генетика. 2023. Т. 59. № 3 С. 345-355.

Доронина М.А., Мазанаева Л.Ф., Доронин И.В. 2022 а. Анализ распространения ящериц рода Lacerta на северо-востоке Кавказа (Дагестан, Россия) с использованием ГИС-технологий и методов моделирования пространственного распределения // Зоол. журн. Т. 101. № 1. С. 23-36.

Золотарев Н.А. Значение пресмыкающихся и земноводных в развитии клещей в Дагестане // Труды секции зоологии и животноводства Даг. научно-исследовательской базы АН СССР. 1949. Вып. 2. С. 67-85.

Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б. Филогеография и внутривидовая структура широко ареального вида ящериц Lacerta agilis L., 1758 (Lacertida, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). СПб. 2004. 108 с. (Труды Зоологического института РАН, т. 302).

Киреев В.А. Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии. Дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1981. 235 c.

Красовский Д.Б. Материалы к познанию фауны Reptilia и Amphibia Хасав-Юртовского округа Дагестанской ССР // Известия Горек, педагогич. ин-та. Т. 6 (отдел естеств-историч. и физико-мат.). Владикавказ, 1929. С. 219-228.

Красовский Д.Б. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Рутульского кантона Дагестанской АССР // Известия 2-го Северо-Кавказского педагогического института. Т. 9. 1932. С. 185-218.

Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д. К распространению и экологии средней ящерицы Lacerta media Lantz et Cyren, 1920 (Reptilia: Sauria: Lacertidae) в Дагестане // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 3. С. 93-99.

Мазанаева Л.Ф., АскендеровА.Д. Ландшафтно-зональное распределение амфибий и рептилий во Внутригорном Дагестане // Вестник Дагестанского научного центра. 2014. № 54. С. 53-58.

Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д. Средняя ящерица Lacerta media (Lantz et Cyren, 1920). В кн.: Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Республиканская газетно-журнальная типография, 2020. С. 489-491.

Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д., Исмаилова З.С., Гичиханова У.А. Герпетокомплексы ТерскоСулакской низменности // Природные и антропогенные изменения аридных экосистем и борьба с опустыниванием. Международная научно-практическая конференция, г. Волгоград, 24-26 ноября 2016 г. Волгоград, 2016. С. 252-260.

Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д., Султанова З.С. Фауна рептилий сухих юго-восточных предгорий Дагестана // Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общ. им. А.М. Никольского. СПб: Русская коллекция, 2011. С. 162-167.

Мазанаева Л.Ф., Гичиханова У.А. Биоразнообразие рептилий в окрестностях озера Аджи (Папас) // Экологическая безопасность и сохранение генетических ресурсов растений и животных России и сопредельных территорий: Материалы XIII Всероссийской с международным участием научной Конференции, посвященной 100-летию СОГУ; Сев.-Осет. гос. ун-т им. К.Л. Хетагурова. Владикавказ: ИПЦ СОГУ, 2021. С. 40-43.

Мазанаева Л.Ф., Гичиханова У.А., Аскендеров А.Д., Исмаилова З.С. О герпетологической коллекции Дагестанского государственного университета // Всероссийская конференция «Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны - классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию» 22-23 июня 2022 г. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург. Программа, тезисы докладов и постерных сообщений. СПб: ЗИН РАН, 2022. С. 27.

Мазанаева Л.Ф., Ильина Е.В. Высокогорные комплексы ящериц рода Lacerta в Дагестане // Горные экосистемы и их компоненты. Труды международной конференции 13-18 августа 2007 г. Ч. 2. 2007. С. 134-137.

Мазанаева Л.Ф., Ильина Е.В., Аскендеров А.Д., Султанова З.С. Герпетофауна эфемеровых ландшафтов Южного Дагестан // В кн.: Животный мир горных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК. 2009. С. 347-349.

Мазанаева Л.Ф., Ильина Е.В., Аскендеров А.Д., Султанова З.С. Коллекция биомузея ДГУ: Амфибии (Класс Amphibia) и Рептилии (Класс Reptilia) // Вестник Дагестанского государственного университета. Естественные науки. 2006. Вып. 4. С. 47-50.

Мазанаева Л.Ф., Орлова В.Ф. Новые находки ящериц (Sauria: Lacertidae, Scincidae) в Дагестане // Бюлл. МОИП. Отдел биологический. 2009. Т. 114. Вып. 4. С. 63-66.

Мазанаева Л.Ф., Орлова В.Ф. Средняя ящерица Lacerta media Lantz et Cyrén, 1920. В кн.: Г.М. Абдурахманов (отв. ред. и сост.). Красная книга Республики Дагестан. Махачкала. 2009. С. 382383.

Мазанаева Л.Ф., Орлова В.Ф. Таксономическое и экологическое разнообразие ящериц Дагестана // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы V Всерос. конференции с международным участием, посвященной 25 -летию научной школы чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 20-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова КБНЦ РАН. Нальчик. 2014. С. 74-75.

Мазанаева Л.Ф., Султанова З.С. Земноводные и пресмыкающиеся острова Чечень (Каспийское море). // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Пущино-Москва: МГУ. 2001. С. 180-181.

Мазанаева Л.Ф., Туниев Б.С. Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Современная герпетология. 2011. Т. 11. Вып. 1/2. С. 55-76.

Никольский А.М. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа (Herpetologia Caucasica). Тифлис: Изд-во Кавказ. Музея, 1913. 272 с.

Ройтберг Е.С. Оценка возможности гибридизации между Lacerta agilis и L. strigata (Sauria, Lacertidae) на территории Дагестана // Зоол. журнал. 1982. Т. 61. Вып. 2. С. 249-253.

Ройтберг Е.С. Направленная асимметрия изменчивости билатеральных структур щиткования головы прыткой и полосатой ящериц // Фенетика популяций. Материалы III всесоюзного совещания (Саратов, 7-8 февраля 1985 г.). М., 1985. С. 184-185.

Ройтберг Е.С. Динамика фенотипического состава популяций прыткой и полосатой ящериц во времени и пространстве на территории Дагестана // Экология популяций. Т. 1. М.: Наука, 1988. С. 147-149.

Ройтберг Е.С. Изменчивость признаков чешуйчатого покрова прыткой и полосатой ящерицы в зоне их симпатрии: Автореф. ... канд. биол. наук. М., 1989. 26 с.

Ройтберг Е.C. К изучению закономерностей внутривидовой изменчивости дискретных морфологических структур животных // Фенетика природных популяций. Материалы IV всесоюзного совещания (Борок, ноябрь 1990 г.). М., 1990. С. 240-242.

Ройтберг Е.С. Изменчивость щиткования головы ящериц рода Lacerta. (Sauria, Lacertidae): тенденции и ограничения // Зоологический журнал. 1991. Т. 70. Вып. 4.С. 85-96.

Ройтберг Е.С. Средняя ящерица Lacerta trilineata Bedr. // В кн.: Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во, 1998. С. 98.

Ройтберг Е.С., Мазанаева Л.Ф. Новые данные о распространении редких видов земноводных и пресмыкающихся в Дагестане // Материалы XIII научно-практической конференции по охране природы Дагестана. Махачкала, 1995 а. С. 57-58.

Ройтберг Е.С., Мазанаева Л.Ф. Современное состояние герпетофауны Дагестана. // Тезисы VIII научно-практической конференции по охране природы Дагестана. Махачкала, 1995 b. C. 58-59.

Рудик А.М. Механизмы репродуктивной изоляции у зеленых ящериц Кавказа // Герпетологические исследования на Кавказе. Л.: ЗИН АН СССР, 1986. С. 139-149. (Труды ЗИН АН СССР, т. 158).

Туров С.С., Красовский Д.Б. Очерки фауны Присулакского оленьего заповедника // Зоол. журн. 1933. Т. 12. Вып. 4. С. 35-56.

Хонякина 3.П. Ящерицы Дагестана. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Махачкала, 1964. 20 с.
Хонякина 3.П. Ящерицы Дагестана и их хозяйственное значение // Тезисы докладов 2-й научной сессии. Биолого-почвенная секция. Ростов-на Дону, 1966. С. 168-170.

Хонякина 3.П. Список позвоночных животных Дагестана // Фауна Дагестана. Махачкала, 1967. С. 24-28.

Хонякина 3.П. Материалы по биологии прыткой ящерицы Дагестана // Исследования по зоологии и паразитологии в Дагестане. Сборник научных сообщений кафедры зоологии Дагестанского государственного университета. Махачкала, 1970. С. 88-93.

Хонякина 3.П. Полосатая и средняя ящерицы Дагестана // Исследования по зоологии и паразитологии в Дагестане. Сборник научных сообщений кафедры зоологии Дагестанского государственного университета. Махачкала, 1972. С. 150-159.

Хонякина 3.П. Значение земноводных и пресмыкающихся и их охрана // Природа Дагестана. Вып. IV. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во, 1976. С. 37-40.

Хонякина 3.П. Ферхатова З.А. Особенности популяций полосатой ящерицы из низменного и предгорного районов Дагестана // Вопросы герпетологии: Авторефераты докладов IV Всесоюз. герпетолог. конф. Ленинград: «Наука» Ленинградское отделение, 1977. С. 216-218.

Шибанов Н.В. Материалы к фауне рептилий Дагестана // Сборник трудов Государственного Зоологического музея (при МГУ). Т. ІІ. 1935. С. 63-68.

Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (Herpetologia Taurica). Киев: Наукова думка, 1966. 239 с.

Щербак Н.Н., Осташко Н.Г., Даревский И.С., Баранов А.С., Андрушко А.М., Ведмедеря В.И., Гаранин В.И., Ищенко В.Г., Лукина Г.П., Окулова Н.М., Рашкевич Н.А., Тертышников М.Ф., Топорков Л.Я., Хонякина З.П., Швецов Ю.Г., Щербань М.И. Глава І. Ареал. // В кн.: А.В. Яблоков (отв. ред.). Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука. 1976. С. 9-52.

Bischoff W. Zur Verbreitung und Systematik der Zauneidechse, Lacerta agilis Linnaeus, 1758 // Mertensiella. 1988. № 1. P. 11-30.

Doronin I. V., Mazanaeva L. F., Gichikhanova U. A. Lacerta strigata (Caspian Green Lizard). Myiasis // Herpetological Review. 2020. Vol. 51. № 4. P. 852.

Doronina M.A., Doronin I.V., Lukonina S.A., Mazanaeva L.F., Barabanov A.V. Phylogeography of Lacerta media Lantz et Cyrén, 1920 (Lacertidae: Sauria) Based on the Analysis of Mitochondrial Cytochrome b Gene // Russian Journal of Genetics. 2022 b. Vol. 58. № 2. P. 171-180.

Doronina M.A., Mazanaeva L.F., Doronin I.V. An Analysis of the Distribution of the Lizard Genus Lacerta in the Northeastern Caucasus (Dagestan, Russia) Using GIS Technologies and Methods for Building Species Distribution Models // Biology Bulletin. 2022 a. Vol. 49. № 9. P. 1279-1291.

Eichwald E. Reise auf dem Caspischen Meere und in den Caukasus. Unternommen in den Jahren 1825-1826. Erster band. Stuttgart: Verlag der J.G. Gotta'schen Buchhandlung. 1834. 472 p.

Leontyeva O.A., Mazanaeva L.F. Influence of the Caspian Sea coastal zone transformation on herpetofauna of Dagestan // The Caspian region: environmental consequences of the climate change. Proceeding of the International Conferenca. Moscow, 2010. P. 164-166.

Mazanaeva L.F., Sultanova Z.S. Amphibians and reptiles of Dagestansiy nature preserve // Abstracts 12th Ordinary General Meeting Societas European Herpetologica (SEH). Saint-Petersburg, 2003. P. 108.

Nettmann H.K. Die Smaragdechsen (Lacerta s.str.) - Eine Übersicht über Verwandtschaft und Formenvielfalt // Mertensiella. 2001. № 13. P. 11-33.

Roitberg E.S., Mazanaeva L.F., Ilyina E.V., Orlova V.F. Die Echsen Dagestans (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Gekkonidae, Agamidae, Anguidae, Scincidae et Lacertidae) // Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden. 2000. Bd. 22. № 8. P. 97-118.

Roitberg E.S., Smirina E.M. Age and size structure of some populations of the lizards Lacerta agilis boemica and L. strigata from Eastern North Caucasus // Scientia Herpetologica. Barcelona: Asociación Herpetológica Española, 1995. P. 224-228.

Roitberg E.S., Smirina E.M. Age, body size and growth of Lacerta agilis boemica and L. strigata: a comparative study of two closely related lizard species based on skeletochronology // Herpetological Journal. 2006. Vol. 16. № 2. P. 133-148.

Roytberg E.S. 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. 1994. Vol. 1. № 1. P. 77-85.

Roytberg E.S. Directional asymmetry in bilateral variation of head scutellation structures of lizards of the genus Lacerta // Abstr. 2st International Congress on Lacertids of the Mediterranean Basin, Faro, 26-29 April 1995. Berlenga (Portugal), 1995. P. 32.

Roytberg E.S. On some intrinsic trends in patterns of scalation variability in lizards of the genus Lacerta // Second World Congress of Herpetology, Adelaide, South Australia 29 December 1993 - 6 January 1994 Abstracts. 1993. P. 227.

Rykena S., Nettmenn H. K., Mayer W. Lacerta viridis guentherpetersi ssp. nov., einer neue Unterart der Smaragdeidechse aus Griechenland // Mertensiella. № 13. 2001. P. 89-98.


[^0]:    ${ }^{1}$ В настоящее время сборы зелёных ящериц с территории Дагестана хранятся в пяти учреждениях: Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург, ZISP), Зоологическом музее Московского государственного университета (Москва, ZMMU), Дагестанском государственном университете, Харьковском национальном университете им. В. И. Каразина (Харьков, MNKhU) и Национальном музее естественной истории (Вашингтон, NMNH). Наиболее репрезентативные выборки по охвату территории депонированы в ZMMU (35 локалитетов) и ZISP (19 локалитетов).

