



Сравнительная характеристика посткраниального скелета скальных ящериц комплексов *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)* (Lacertidae: Sauria)

А.В. Лищук¹, И.В. Доронин^{2*} и О.В. Кукушкин^{2,3}

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия.

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

³ Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», ул. Науки 24, п. Курортное, 298188 Феодосия, Республика Крым, Россия.

Представлена 28 июля 2023; после доработки 11 марта 2024; принята 5 апреля 2024.

РЕЗЮМЕ

Впервые на репрезентативных выборках изучены анатомо-морфологические особенности посткраниального скелета девяти таксонов скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1999, принадлежащих к комплексам *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*. В обоих комплексах найдены особи с реберной формулой 3+1 (ранее для рода *Darevskia* были известны только два варианта – 3+2 и 3+3). Описаны различия между надвидовыми комплексами и входящими в них таксонами с использованием типовых экземпляров или топотипов. Изученные комплексы дифференцируются по размаху изменчивости количества пресакральных позвонков (у *D. (caucasica)* их минимальное число – 26, у *D. (saxicola)* – 27), количеству последних пресакральных позвонков с ребрами (среднее значение этого признака у *D. (caucasica)* меньше 6, у *D. (saxicola)* – больше 6). У *D. (saxicola)* В-тип хвостовых позвонков встречается в 5 раз чаще, чем у *D. (caucasica)*. В свою очередь последняя группа характеризуется заметно большей долей особей с окостеневшими ребрами при третьем шейном позвонке и большей вариабельностью реберной формулы. Данные по морфологии скелета *D. alpina* свидетельствуют о ее большем сходстве с представителями комплекса *D. (caucasica)*. Установлено определенное своеобразие *D. s. venedica*. Изучение особей *D. saxicola* из зоны симпатрии с *D. s. caucasica* (Чегемское ущелье) не выявило их сходства с последней, кроме наличия двух вариантов реберной формулы. Криптические формы внутри *D. lindholmi* различаются как минимум по двум признакам: наименьшему количеству последних пресакральных позвонков с короткими ребрами и наличию особей с В-типом хвостовых позвонков.

Ключевые слова: анатомо-морфологические отличия, *Darevskia (caucasica)*, *Darevskia (saxicola)*, Кавказ, Крым, систематика

Comparative characteristics of the postcranial skeleton of Rock lizards from the *Darevskia (caucasica)* and *Darevskia (saxicola)* complexes

A.V. Lishchuk¹, I.V. Doronin^{2*} and O.V. Kukushkin^{2,3}

¹ Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia.

* Автор-корреспондент / Corresponding author

² Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mails: Igor.Doronin@zin.ru; ivdoronin@mail.ru

³ T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve – Branch of the Federal Research Center “A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences”, Nauki Str. 24, stm. Kurortnoe, 298188 Feodosia, Republic of Crimea, Russia.

Submitted July 28, 2023; revised March 11, 2024; accepted April 5, 2024.

ABSTRACT

Anatomical-morphological features of the postcranial skeleton of nine taxa of the rock lizards of the genus *Darevskia* Arribas, 1999 belonging to the *Darevskia (caucasica)* and *Darevskia (saxicola)* complexes were studied for the first time on representative samples. Specimens with the rib formula 3+1 were found in both complexes (previously, only two variants were known for the genus *Darevskia* 3+2 and 3+3). Differences between supraspecific groups and their members were described with the use of type specimens or topotypes of each taxon. The studied complexes are differentiated by the range of variability of presacral vertebrae (in the *D. (caucasica)* their minimum number is 26, in the *D. (saxicola)* – 27), the number of the posterior presacral vertebrae with ribs (the average value of this trait in the *D. (caucasica)* is less than 6, in *D. (saxicola)* – more than 6). B-type of the tail vertebrae in 5 times more common in the *D. (saxicola)* than in the *D. (caucasica)*. In turn, the latter group is characterized by a larger share of individuals with ossified ribs at the third cervical vertebra and a greater variability of the sternal-xiphisternal costal (rib) formula. Skeletal morphology of *D. alpina* indicates its greater similarity with representatives of the *D. (caucasica)* complex. A certain originality of *D. c. vedenica* was recorded. The study of *D. saxicola* specimens from the zone of sympatry with *D. c. caucasica* (Chegem Gorge) did not reveal their similarity with the latter, except for the presence of two variants of the sternal-xiphisternal formula. Cryptic forms within *D. lindholmi* differ at least in two traits: the minimum number of posterior presacral vertebrae with short ribs and the presence of individuals with caudal vertebrae of B-type.

Key words: anatomical-morphological differences, *Darevskia (caucasica)*, *Darevskia (saxicola)*, Caucasus, Crimea, systematics

ВВЕДЕНИЕ

Изучение посткраниального скелета – важная составляющая в исследованиях систематики ящериц трибы Lacertini (Arnold et al. 2007; Arribas et al. 2022). Морфология скелета выступает источником ценной информации о межвидовой и внутривидовой изменчивости и успешно применяется для решения вопросов филогении (Congrad 2008; Gauthier et al. 2012). Для обоснования самостоятельного родового статуса скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1999, включаемых ранее в подрод *Archaeolacerta* Mertens, 1921, Аррибас (Arribas 1999) использовал набор из 70 признаков, 28 из которых относились к характеристике скелета, а в качестве основного диагностического признака указывалось число пресакральных позвонков (27–28 у самцов и 28–29 у самок). Тем не менее для многих представителей обширного рода *Darevskia*, включающего на сегодняшний день

около 40 видов (www.lacerta.de), анатомо-морфологическая характеристика скелета отсутствует вовсе, а половой диморфизм признаков скелета по сей день остается малоизученным. При этом, несмотря на продолжительную историю изучения и сотни публикаций, посвященных филогении и систематике *Darevskia*, многие таксоны и популяции имеют спорный таксономический статус, а особенности их биологии почти не известны. В значительной мере сказанное относится к комплексам *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*, представители которых распространены в основном в пределах Большого Кавказа, его отрогов и в горной части Крымского полуострова. Изучение посткраниального скелета этих надвидовых комплексов с использованием рентгеновской установки было проведено ранее Аррибасом (Arribas 1998) на 45 особях 5 таксонов из 5 локалитетов, что не позволило дать их подробное описание.

Надвидовой комплекс *Darevskia (caucasica)* в настоящее время включает 4 таксона видового и подвидового ранга: *D. alpina* (Darevsky, 1967), *D. caucasica caucasica* (Méhely, 1909), *D. c. vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999) и *D. daghestanica* (Darevsky, 1967); комплекс *Darevskia (saxicola)* – 6 таксонов: *D. arribasi* Tuniyev, Petrova et Lotiev, 2023, *D. brauneri brauneri* (Méhely, 1909), *D. b. myusserica* Doronin, 2011, *D. lindholmi* (Szczerbak, 1962), *D. saxicola* (Eversmann, 1834) и *D. szczerbaki* (Lukina, 1963) (Доронин и др. [Doronin et al.] 2013, 2021; Tuniyev et al. 2023). Оба комплекса недостаточно изучены в систематическом плане и могут быть признаны проблемными группами – в том числе по причине межвидовой гибридизации (Tarkhnishvili et al. 2016; Tarkhnishvili and Iankoshvili 2023). Так, исходя из морфологических данных, популяция *D. saxicola* ущелья р. Чегем (Россия, Карачаево-Черкесия) предположительно может испытывать влияние гибридизации с симпатричной *D. c. caucasica* (Даревский [Darevsky] 1967). Возможность гибридного происхождения (*D. brauneri* × *D. saxicola*) указывалась для *D. szczerbaki* (Tarkhnishvili et al. 2016; Spreybroeck et al. 2020). Вследствие гибридного характера генома *D. alpina* различные исследователи придерживаются противоположных взглядов на ее принадлежность к одному из упомянутых выше комплексов (Tarkhnishvili 2012; Tarkhnishvili et al. 2016; Murtskhvaladze et al. 2020; Доронин и др. [Doronin et al.] 2021). Предполагается существование неописанных таксонов видового и/или подвидового ранга на периферии области распространения комплекса *Darevskia (saxicola)*: в юго-восточной Грузии (Tarkhnishvili et al. 2016) и Крыму (Kukushkin et al. 2021); нуждается в уточнении систематическое положение *alpina*-подобных ящериц Южной Осетии и северного склона Большого Кавказа в Дагестане (Туниев и др. [Tuniyev et al.] 2017); обсуждается возможный видовой статус *D. c. vedenica* (Лотиев и Доронин [Lotiev and Doronin] 2011; Доронин и др. [Doronin et al.] 2021). Многие популяции скальных ящериц Большого Кавказа, особенно в высокогорье, до настоящего времени остаются почти не изученными, что в перспективе может повлечь за собой корректировку их таксономического статуса.

Цель нашей работы заключалась в изучении посткраниального скелета скальных ящериц

комплексов *D. (caucasica)* и *D. (saxicola)*. Были сформулированы следующие задачи: выявить особенности строения скелета обозначенных комплексов, охарактеризовать межвидовую и внутривидовую изменчивость, уточнить филогенетическое положение спорных таксонов и популяций на основе полученных данных.

Сокращения учреждений. ЗИН (ZISP) – Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия); SNP – Сочинский национальный парк.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе исследования были изучены 538 особей ящериц, фиксированных в этаноле или формалине, из коллекций ZISP и SNP: *D. (caucasica)* – 310 особей из 15 локалитетов, *D. (saxicola)* – 228 особей из 44 локалитетов (Табл. 1, 2). Важно отметить, что в работе были использованы типовые экземпляры (голотипы, паратипы, лектотип, неотип) или топотипы практически всех таксонов обозначенных комплексов (Доронин [Doronin] 2012, 2014). Принадлежность особей *D. lindholmi* к одной из трех эволюционных (митохондриальных) линий устанавливалась, исходя из локализации пунктов сбора, поскольку случаи их синтопии крайне редки (Kukushkin et al. 2021). При изучении внутривидовой изменчивости скелета *D. lindholmi* учитывались данные только по двум основным линиям – “Common” и “Central” (Табл. 2).

Для получения рентгеновских снимков использовали многофункциональную передвижную установку ПРДУ-2021 (ЗАО «ЭЛТЕХ-Мед», Санкт-Петербург, Россия), предоставленную ЦКП «Таксон» ЗИН РАН. Образцы помещали в бокс аппарата и производили съемку (75 кВ, 90 мкА; время экспозиции 3 с). Получение одного снимка в среднем занимало около 5 с. Цифровые снимки выводили на экран подключенного к ПРДУ компьютера в базовой программе аппарата. Для получения более полной информации о некоторых признаках съемку образцов проводили с дорсальной и вентральной стороны, некоторых особей снимали в латеральной проекции. В ходе изучения снимков для каждой особи по предложенной Арнольдом с соавторами схеме (Arnold et al. 2007) подсчитывали общее количество пресакральных позвонков

Таблица 1. Коллекционные экземпляры ящериц комплексов *Darevskia caucasica* и *Darevskia saxicola* (Кавказ), использованные для изучения посткраниального скелета.

Table 1. Collection specimens of lizards of the *Darevskia caucasica* and *Darevskia saxicola* (Caucasus) used to study the postcranial skeleton.

| Коллекционные номера /topotypes Collection numbers | Кол-во экз. /number of specimens | Таксон/локалитет Taxon/locality | Географические координаты N, E Geographical Coordinates N, E | Коллекторы Collectors | Даты сбора Date of collecting |
|---|----------------------------------|--|---|---|----------------------------------|
| <i>Darevskia alpina</i> | | | | | |
| ZISP 17795, топотипы /topotypes | 2 | Россия, Кабардино-Балкария, Эльбрусский р-н, окр. с. Терскол Russia, Kabardino-Balkaria, Elbrusky District, vicinity of Terskol Village | 43°15'48.6" 42°30'51.1" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 26.08.1964 |
| ZISP 17942, голотип /holotype | 1 | Россия, Кабардино-Балкария, Эльбрусский р-н, р. Баксан в районе туристической базы Азау Russia, Kabardino-Balkaria, Elbrus Region, Baksan River in the area of the Azau tourist base | 43°16'05.5" 42°28'49.4" | К.Д. Мильго, М.Г. Парамонов K.D. Milto, M.G. Paramonov | 15.08.1965 16–17.08.1998 |
| ZISP 21170 | 17 | Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, окр. пос. Камышанова Russia, Krasnodar Krai, Apsheronsky District, vicinity of Kamyshanova Polyana Village | 44°09'59.9" 40°00'10.9" | П.С. Очирова P.S. Ochirova | 15.07.2002 |
| ZISP 17432, паразиты /paratypes | 26 | Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Адлерский р-н, перевал Псеашхо Russia, Krasnodar Krai, Sochi City, Adler District, Pseashkho Pass | 43°43'47.8" 40°23'25.5" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 14.07.1961 |
| <i>Darevskia caucasica caucasica</i> | | | | | |
| ZISP 18806 | 41 | Грузия, Кахетия, Ахметский муниципалитет, с. Омало Georgia, Kakheti, Akhmeta Municipality, Omalo Village | 42°22'19.7" 45°37'48.4" | С. Левинсон S. Levinson | 18.06.1976 |
| ZISP 17819 | 29 | Грузия, Кахетия, Лагодехский муниципалитет, район г. Лагодехи, Лагодехский заповедник Georgia, Kakheti, Lagodekhi Municipality, vicinity of Lagodekhi City, Lagodekhi Reserve | 41°52'42.2" 46°23'23.3" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 25.07.1964 |
| ZISP 17443 | 37 | Грузия, Мцхета-Мтианети, Душетский муниципалитет, между с. Млети (= Земо-Млета) и пос. Гулдаури Georgia, Mtskheta-Mtianeti, Dusheti Municipality, between of the Mleti (= Zemo-Mleta) Village and Gudauri Village | 42°27'10.3" 44°29'21.5" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 20–22.07.1959 |
| ZISP 23102, топотипы /topotypes | 3 | Грузия, Мцхета-Мтианети, Казбегский муниципалитет, гора Казбек Georgia, Mtskheta-Mtianeti, Kazbegi Municipality, Kazbek Mountain | 42°39'47.2" 44°35'15" | И.А. Порчинский J.A. Portschinsky | 1876 |
| ZISP 30877–30890 | 14 | Россия, Кабардино-Балкария, Чегемский р-н, Чегемское ущелье, 3–5 км ниже с. Хушто-Сырт, скальные выходы и стена у поворота на водопад Девичьи слёзы Russia, Kabardino-Balkaria, Chegemsky District, Chegem Gorge, 3–5 km below the village of Khushto-Syrt, rock outcrops and a wall at the turn to the Devich' i slozy Waterfall | 43°28'08.5" 43°15'48.5" | К.Ю. Лотиев K.Yu. Lotiev | 15.08.2004 |
| ZISP 21171 | 5 | Россия, Кабардино-Балкария, Черекский р-н, район Голубых озер Russia, Kabardino-Balkaria, Chereksky District, vicinity of Blue Lakes | 43°13'40.4" 43°34'10.2" | К.Д. Мильго, М.Г. Парамонов K.D. Milto, M.G. Paramonov | 26–30.08.1998 |

| | | | | | |
|--|----|--|----------------------------|--|------------|
| ZISP 24341–24361 | 21 | Россия, Северная Осетия-Алания, Алагирский р-н, ущелье р. Ардон, Ю. пос. Бурон, в окр. урочища Уилса Russia, North Ossetia-Alania, Alagirsky District, Ardon River Gorge, south of the Buron Village, vicinity of the Uilsa natural boundaries | 42°46'55.6" 43°59'33.4" | К.Ю. Лотиев, К.Д. Милто, А.Х. Лебедев K.Yu. Lotiev, K.D. Milto, A.Kh. Lebedev | 14.08.2006 |
| ZISP 17742 | 31 | Южная Осетия, Дзауский р-н, дорога на Рокский перевал между с. Ванели (= Уанел) и с. Земо-Рока (= Верхний Рук) South Ossetia, Dzaui District, the road to the Roki Pass between of Vaneli (= Uanel) Village and Zemo-Roka (= Verkhny Ruk) Village | 42°32'20" 44°06'11.2" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 27.07.1963 |
| <i>Darevskia caucasica vedenica</i> | | | | | |
| ZISP 17744, голотип и паратипы holotype and paratypes | 40 | Россия, Чечня, Веденский р-н, скальные выходы вдоль дороги с. Ведено – с. Харачой (= Хорачой) Russia, Chechnya, Vedeno District, rock outcrops along the road Vedeno Village – Kharachoy (= Khorachoy) Village | 42°55'57" 46°08'04.6" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 14.08.1963 |
| <i>Darevskia daghestanica</i> | | | | | |
| ZISP 17744.41 | 1 | Россия, Чечня, Веденский р-н, скальные выходы вдоль дороги с. Ведено – с. Харачой (= Хорачой) Russia, Chechnya, Vedeno District, rock outcrops along the road Vedeno Village – Kharachoy (= Khorachoy) Village | 42°55'57" 46°08'04.6" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 14.08.1963 |
| ZISP 22219 | 31 | Россия, Дагестан, Дахадаевский р-н, окр. с. Кубачи Russia, Dagestan, Dakhadaevsky District, vicinity of Kubachi Village | 42°04'50" 47°35'58.1" | Д.Д. Дурканаев D.D. Durkanaev | 08.2000 |
| ZISP 22435 | 10 | Россия, Дагестан, Дахадаевский р-н, пос. Киша Russia, Dagestan, Dakhadaevsky District, Kishcha Village | 42°10'31.4" 47°34'37.9" | Д.А. Мельников D.A. Melnikov | 14.07.2002 |
| <i>Darevskia brauneri brauneri</i> | | | | | |
| ZISP 26824 | 1 | Абхазия, Гагрский р-н, нижнее течение р. Бзыбь, развалины Бзыбского храма Abkhazia, Gagra District, lower reaches of the Bzyb River, ruins of the Bzyb temple | 43°14'26.5" 40°23'45.6" | И.В. Доронин I.V. Doronin | 14.09.2012 |
| ZISP 19492 | 8 | Абхазия, Гудаутский р-н, окр. оз. Рица Abkhazia, Gudauta District, vicinity of Ritsa Lake | 43°29'03.5" 40°33'25.2" | М.А. Баградзе M.A. Bakradze | 29.07.1980 |
| SNP 1194 | 7 | Абхазия, Гудаутский р-н, ущелье р. Юпшара (= Юпсара), водопад Каменный мешок Abkhazia, Gudauta District, Yurshara (= Yupsara) River Gorge, Kamenny meshok Waterfall | 43°25'36.7" 40°31'04.7" | Б.С. Туниев B.S. Tuniyev | 25.07.2001 |
| ZISP 25975 | 1 | Грузия, Рача-Лечхуми и Квемо-Сванетия, Амбролаурский муниципалитет, район впадения р. Лухунискале в р. Рион Georgia, Racha-Lechkhumi and Kvemo-Svaneti, Ambrolauri Municipality, the area where the Lukhunistkale River flows into the Rion River | 42°32'42" 43°13'25.7" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 08.08.1979 |
| ZISP 16352, лектотип /lectotype | 1 | Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Адлерский р-н, пос. Красная Поляна Russia, Krasnodar Krai, Sochi City, Adler District, Krasnaya Polyana Village | 43°40'37.2" 40°11'44.9" | А.А. Браунер A.A. Brauner | 06.1905 |

Таблица 1. Окончание.
Table 1. Ending.

| Коллекционные номера Collection numbers | Кол-во экз. Number of specimens | Таксон/локалитет Taxon/locality | Географические координаты N, E Geographical Coordinates N, E | Коллекторы Collectors | Дата сбора Date of collecting |
|--|------------------------------------|---|---|--|----------------------------------|
| ZISP 25735 | 1 | Россия, Краснодарский край, г. Туапсе Russia, Krasnodar Krai, Tuapse Town | 44°04'49.9" 39°05'27.9" | И.В. Доронин, М.А. Доронина | 18.08.2009 |
| ZISP 26312–26313 | 2 | Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, мыс Кодош Russia, Krasnodar Krai, Tuapse District, Kodosh Cape | 44°05'46.3" 39°02'17.9" | И.В. Доронин, М.А. Доронина | 12.08.2011 |
| ZISP 29687–29689 | 3 | Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, пос. Отдаленный Russia, Krasnodar Krai, Arshevonsky District, Ottdalenny Village | 44°03'58.3" 39°42'29.1" | Н.Е. Шевченко N.E. Shevchenko | 07.07.2016 |
| ZISP 22050 | 12 | Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Адлерский р-н, скальные выходы в районе впадения р. Лаура в р. Мзымта Russia, Krasnodar Krai, Sochi City, Adler District, rock outcrops in the area where the Laura River flows into the Mzymta River | 43°40'54.5" 40°16'33.2" | Е.А. Голынский E.A. Golynsky | 25–28.08.2001 |
| <i>Darevskia braueri myusserica</i> | | | | | |
| ZISP 17913 | 16 | Абхазия, г. Гагры (= Гагра) Abkhazia, Gagra Town | 43°19'04.1" 40°14'32.3" | Л.И. Хозацкий L.I. Khozatsky | 28.10.1937 |
| ZISP 24397, паразит /paratypе | 1 | | | М.В. Пестов, К.Д. Мильто M.V. Pestov, K.D. Mילו | 08.2006 |
| ZISP 25816-25818, паразиты /paratypes | 3 | Абхазия, Гагрский р-н, приморские обрывы Мюссерской возвышенности Abkhazia, Gagra District, coastal cliffs of the Myusser Upland | 43°09'40.7" 40°25'24.9" | О.С. Безман- Мосейко O.S. Bezman- Moseiko | 5–6.07.2008 |
| ZISP 25964–25971, голотип и паратипы Holotype and paratypes | 8 | | | И.В. Доронин, М.А. Доронина I.V. Doronin, M.A. Doronina | 17, 19.07.2010 |
| <i>Darevskia saxicola</i> | | | | | |
| ZISP 22083 | 6 | Россия, Кабардино-Балкария, Зольский р-н, урочище Долина Нарзанов Russia, Kabardino-Balkaria, Zolsky District, Dolina Narzanov natural boundaries | 43°41'52.4" 42°40'30" | (?) | 09.08.1967 |
| ZISP 17880 | 9 | Россия, Кабардино-Балкария, Черемский р-н, тесина р. Черем у водопадов Russia, Kabardino-Balkaria, Chegemsky District, Chegem River Gorge near waterfalls | 43°24'50" 43°12'46.8" | И.С. Деревский I.S. Darevsky | 08.08.1965 |
| ZISP 17974 | 2 | Россия, Карачаево-Черкессия, Карачаевский р-н, Тебердинский заповедник, долина р. Гоначхир Russia, Karachay-Cherkessia, Karachayevsky District, Teberdinsky Nature Reserve, Gonachkhir River Valley | 43°18'09.4" 41°45'27.5" | В.Ф. Орлова V.F. Orlova | 03.07.1966 |

| | | | | | |
|--|----|---|----------------------------|--|------------|
| ZISP 26610 – 26621 | 12 | Россия, Краснодарский край, Мостовской р-н, долина р. Малая Лаба, балка Капустина ручья Russia, Krasnodar Krai, Mostovskoy District, Malaya Laba River Valley, Kapustina creek gully | 43°58'01.9" 40°39'26.6" | А.А. Кидов A.A. Kidov | 05.2011 |
| ZISP 22128, топоишы /topotypes | 9 | Россия, Ставропольский край, г. Кисловодск Russia, Stavropol Krai, Kislovodsk Town | 43°57'19.4" 42°44'47" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 07.09.1916 |
| <i>Darevskia szcherbaki</i> | | | | | |
| ZISP 17835, топоишы /topotypes | 9 | Россия, Краснодарский край, г. Анапа, приморский клиф Russia, Krasnodar Krai, Anapa Town, coastal cliffs | 44°53'16.8" 37°17'53.9" | И.С. Даревский I.S. Darevsky | 14.05.1964 |
| ZISP 17968, парагишы /paratypes | 5 | | | Г.П. Лукина G.P. Lukina | 08.07.1962 |
| ZISP 25747 – 25750, топоишы /topotypes | 4 | | | И.В. Доронин, М.А. Доронина I.V. Doronin, M.A. Doronina | 14.08.2009 |
| ZISP 25962 – 25963 | 2 | | | М.А. Доронина M.A. Doronina | 12.07.2010 |

и количество последних пресакральных позвонков с короткими ребрами, определяли наличие или отсутствие окостеневших ребер при третьем (шейном) пресакральном позвонке (Рис. 1), реберную формулу (3+1, 3+2 или 3+3) (Рис. 2), форму отверстия грудины (овальное или сердцевидное), форму медиальных концов ключиц (сливаются или нет) (Рис. 3), форму ребер при шестом пресакральном позвонке (широкая укороченная или иная) (Рис. 4), тип поперечных отростков хвостовых позвонков (А-type – одиночные, В-type – раздвоенные, вторая пара короче первой) (Рис. 5). Важно отметить, что признаки диагностируются как у взрослых, так и у неполовозрелых ящериц.

С методических позиций важной является информация о сложностях, неминуемо возникающих в ходе проведения исследования на основе музейных коллекций. Так, некоторые ювенильные особи были слишком малого размера (менее 2 см) для проведения рентгенографии на имеющейся установке. Несколько особей были повреждены из-за наличия внутри туловища проволоки, соединявшей части обломанного хвоста. Слишком концентрированный формалин, использовавшийся при фиксации части образцов, также отрицательно повлиял на состояние экземпляров, в том числе и скелетных структур. У ряда особей отсутствовали хвосты, либо хвостовые позвонки были замещены на хрящ вследствие аутономии, что не позволяло определить их тип. Такие образцы были исключены из анализа по признакам, которые не удавалось диагностировать на снимках. Кроме того, из-за посмертного смещения ребер относительно своей оси и отсутствия в литературе схем/фотоснимков, демонстрирующих различия, судить об их форме только лишь по текстовым описаниям в некоторых случаях затруднительно.

Для статистического анализа количественных признаков использовали описательную статистику и двухвыборочный *t*-тест в Microsoft Excel 2019 (лимиты по выборкам и среднее с учетом стандартной ошибки). По этим признакам были построены диаграммы вида «ящик с усами», позволившие визуализировать различия в выборках. Встречаемость вариантов качественных признаков в выборках была подсчитана в процентном соотношении.

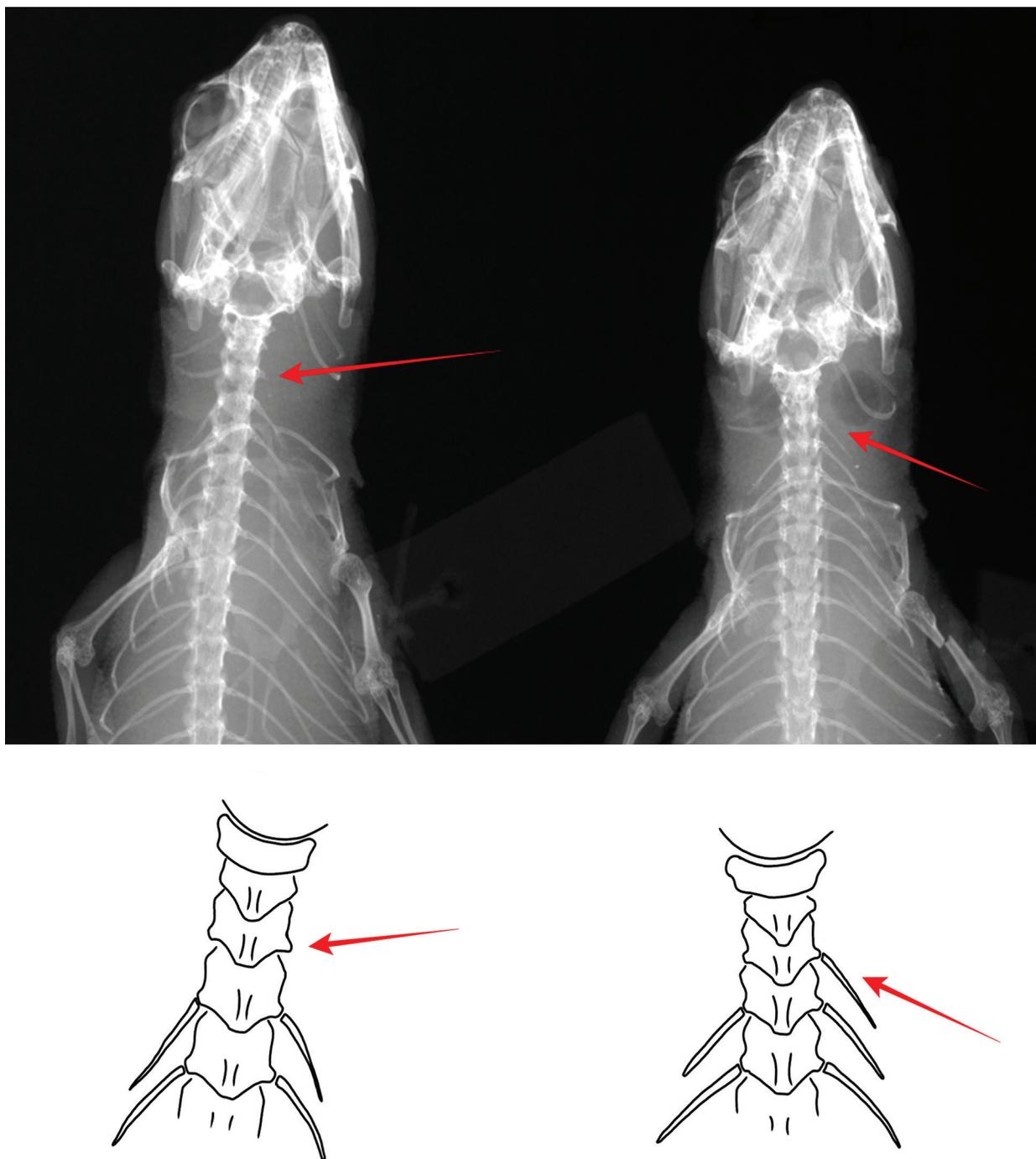


Рис. 1. Пример наличия и отсутствия окостеневших ребер при третьем (шейном) пресакральном позвонке *Darevskia c. caucasica*: ZISP 17443.19 (слева) – отсутствует, ZISP 17443.20 (справа) – имеется.

Fig. 1. An example of the presence and absence of ossifying ribs in the third (cervical) presacral vertebra of *Darevskia c. caucasica*: ZISP 17443.19 (left), absent, ZISP 17443.20 (right), present.

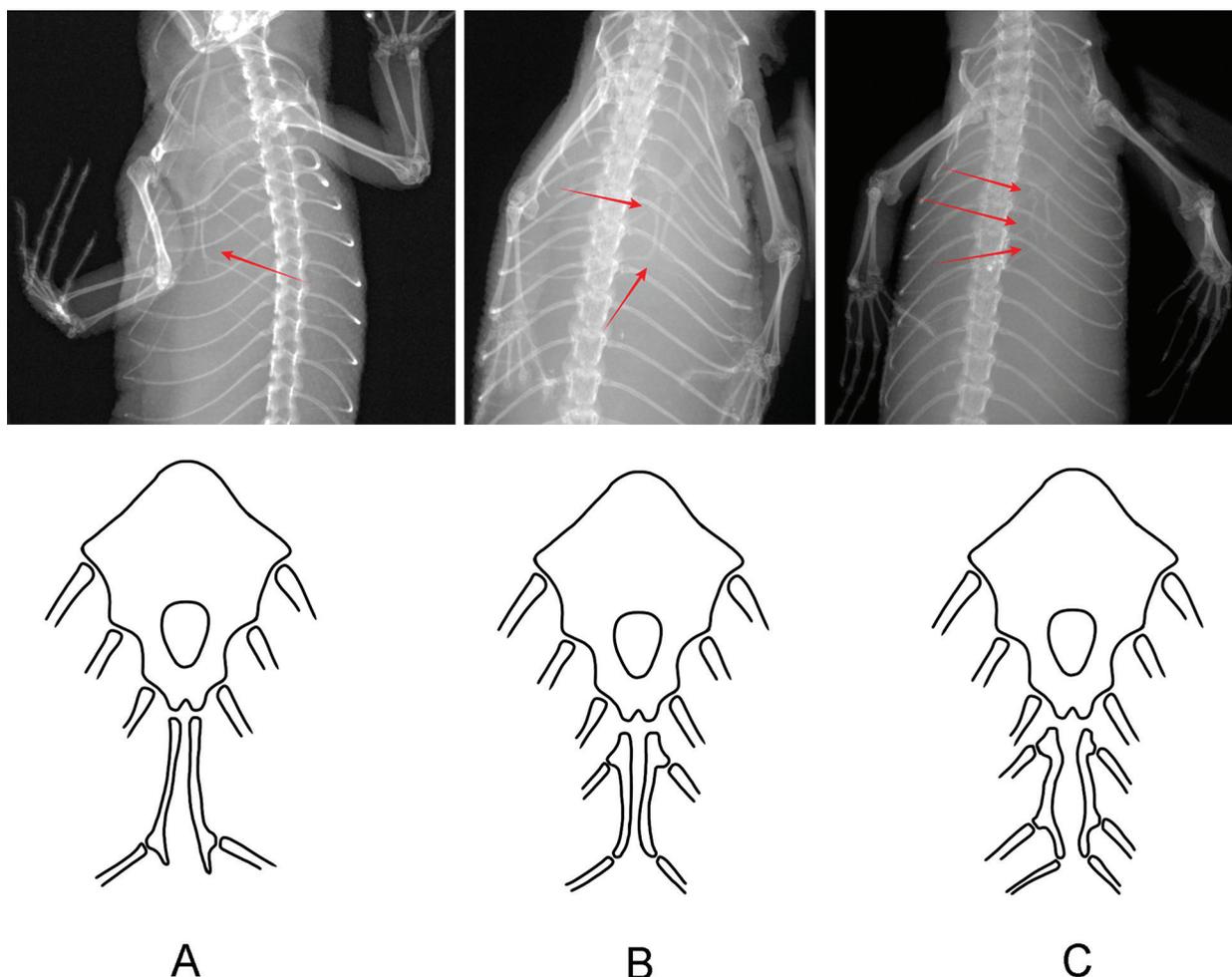


Рис. 2. Варианты реберной формулы *Darevskia c. caucasica*: А – 3+1 (ZISP 24343); В – 3+2 (ZISP 17443.11); С – 3+3 (ZISP 17443.15). Стрелками показаны точки крепления ребер к мечевидному отростку.

Fig. 2. Variants of the sternal-xiphisternal costal formula *Darevskia c. caucasica*: А – 3+1 (ZISP 24343); В – 3+2 (ZISP 17443.11); С – 3+3 (ZISP 17443.15). The arrows show the attachment points of the ribs to the xiphoid process.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основе полученных данных были составлены описания посткраниального скелета для отдельных таксонов и надвидовых комплексов в целом. Результаты сравнения самцов и самок внутри таксонов по общему количеству пресакральных позвонков и количеству последних позвонков с короткими ребрами представлены в Табл. 3–7 и на Рис. 6 и 7. У самок всех таксонов и популяций количество позвонков в среднем превышает таковое у самцов, однако различия

между полами в большинстве случаев не достигают порога доверительной вероятности 0.05.

Из приведенных данных (Табл. 3–7; Рис. 6, 7) следует, что ящерицы комплексов *D. (caucasica)* и *D. (saxicola)* характеризуются почти идентичными средними значениями количества пресакральных позвонков (27.64 и 27.65 соответственно) при более низком минимальном значении признака у первых – 26 и 27 позвонков соответственно. Отметим, что данные комплексы имеют характерные половые отличия в длине тела: в *D. (caucasica)* (за исключением

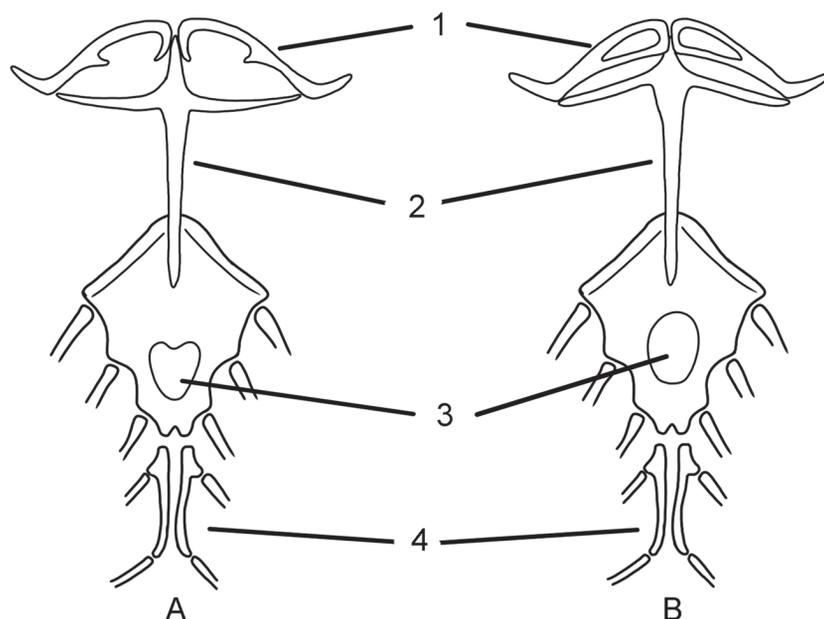


Рис. 3. Пояса передних конечностей: 1 – ключица, 2 – межключица, 3 – отверстие грудины, 4 – мечевидный отросток. А – ключицы открытые, межключица с перпендикулярными или изогнутыми кпереди боковыми отростками, отверстие грудины сердцевидное; В – ключицы закрытые, межключица с направленными кзади боковыми отростками, отверстие грудины овальное.

Fig. 3. Belts of the forelimbs: 1, clavicle, 2, interclavicle, 3, sternal fontanelle, 4, xiphisternum. А – medial loop of clavicle interrupted posteriorly, interclavicle with arms roughly perpendicular to sagittal axis or directed slightly forwards, sternal fontanelle heart-shaped; В – medial loop of clavicle intact, interclavicle with arms clearly directed obliquely backwards, sternal fontanelle oval.

D. daghestanica) самки крупнее, чем самцы, а в *D. (saxicola)* – наоборот, самцы крупнее самок (Даревский [Darevsky] 1967). Можно было ожидать обнаружения различий в количестве пресакральных позвонков (по лимитам и/или средним показателям) у самок таксонов этих комплексов, что в результате нами выявлено не было.

Среднее значение количества последних пресакральных позвонков с короткими ребрами ниже в комплексе *D. (caucasica)*, чем *D. (saxicola)* (5.92 и 6.19, соответственно $t=1.96$, $p>0.05$), при одинаковых лимитах изменчивости в обеих надвидовых группах. Межгрупповые отличия касаются также качественных характеристик скелетной морфологии, притом что преобладающие варианты строения в обоих комплексах совпадают. Однако в комплексе *D. (saxicola)* В-туре хвостовых позвонков встречается в 5 раз чаще, чем у *D. (caucasica)* (8.7 и 1.7% соответственно). Напротив, окостеневшие ребра при третьем шейном позвонке значительно чаще

встречались у *D. (caucasica)* – 8.4%, против 0.4% у *D. (saxicola)*. В последнем из комплексов вариант реберной формулы 3+1 найден менее, чем у 1% особей (у *D. (caucasica)* – более 3%), а вариант 3+3, отмеченный у *D. (caucasica)*, не обнаружен вовсе.

По возрастанию числа пресакральных позвонков таксоны комплекса *D. (caucasica)* располагаются в следующей последовательности: *D. c. caucasica* = *D. alpina* < *D. c. vedenica* < *D. daghestanica*. Средние значения числа последних пресакральных с короткими ребрами следуют друг за другом в иной последовательности: *D. c. vedenica* < *D. alpina* < *D. c. caucasica* = *D. daghestanica*. В комплексе *D. (saxicola)*: число пресакральных позвонков возрастает в ряду *D. szcerbaki* < *D. b. myusserica* < *D. lindholmi* < *D. saxicola* < *D. b. brauneri*; а число последних пресакральных с короткими ребрами – *D. lindholmi* = *D. b. brauneri* < *D. saxicola* < *D. b. myusserica* < *D. szcerbaki*, причем у последних трех таксонов средние значения этого признака очень близки.

Таблица 2. Коллекционные экземпляры *Darevskia tindholmii* (Россия, Крым), использованные для изучения посткраниального скелета.
Table 2. Collection specimens of *Darevskia tindholmii* (Russia, Crimea) used to study the postcranial skeleton.

| Коллекционные номера Collection numbers | Митохондриальная линия* Mitochondrial lineage* | Кол-во экз. Number of specimens | Локалитет Locality | Географические координаты N, E Geographical coordinates N, E | Коллекторы Collectors | Даты сбора Date of collecting |
|--|---|------------------------------------|---|---|--|----------------------------------|
| ZISP 29214–29215 | Common | 2 | Севастополь, между с. Терновка (= Шулю) и с. Залесье (= Юхары-Каралез), балка Ураус-Дереси в окр. пещерного города Шулдан Sevastopol City, between of Ternovka (= Shulyu) village and Zalesye (= Yukhary-Karalez) village, Uraus-Deresi ravine in the vicinity of Shuldan cave city | 44°35'54.1" 33°47'02.4 | О.В. Кукушкин O.V. Kukushkin | 06.10.2014 |
| ZISP 29211–29213 | Common | 3 | Алуштинский гор. округ, ю.-в. край плато Караби-Яйла, ущелье Чигенитра, окр. с. Рыбачье (= Туак) Alushta Urban Territory, southeastern edge of the Karabi-Yayla Plateau, Chigenitra Gorge, vicinity of Rybachie (= Tuak) Village | 44°46'14 34°35'23 | | 19– 20.07.2014 |
| ZISP 32355–32369 | Common | 15 | Бахчисарайский р-н, окр. с. Куйбышево (= Албат), бывш. биобазы Таврического национального университета им. В.И. Вернадского Bakhchisarai District, vicinity of Kuibyshevo (= Albat) Village, former biobase of the Tauride National University named after V.I. Vernadsky | 44°37'58.1 33°53'43.3 | Е.Ю. Свириденко E.Yu. Sviridenko | 2004 |
| ZISP 32391–32403 | Common | 13 | Бахчисарайский р-н, пещерный город Эски-Кермен Bakhchisarai District, Eski-Kermen cave city | 44°36'44.6 33°44'16.4 | (?) | 06.1987 |
| ZISP 29210 | Common | 1 | Феодосийский гор. округ, Карадагский природный заповедник, хребет Хоба-Тепе, урочище Мёртвый город, над Львиной бухтой Feodosia Urban Territory, Karadag Nature Reserve, Khoba-Tepe ridge, Morytuyu Gorod locality, above the Lvinauya Bay | 44°55'09.2 35°14'03 | О.В. Кукушкин O.V. Kukushkin | 28.07.2014 |
| ZISP 17082 | Common | 7 | Бахчисарайский р-н, 10 км от с. Соколиное, каньон р. Розовая Bakhchisarai District, 10 km from the Sokolinoe Village, Rozovaya River Gorge | 44°31'34 34°00'51.8 | М.С. Чернецов M.S. Chernetsov | 08.1949 |
| ZISP 29209 | Common | 1 | Г. Севастополь, Балаклавский р-н, между с. Родное (= Уппа) и с. Черноречье (= Чоргунь), «Манштейновская» дорога Sevastopol, Balaklava District, between of Rodnoe (= Uppa) Village and Chernorechye (= Chorgun) Village, "Manstein's" road | 44°31'55.3 33°42'58.3 | | 05.05.2014 |
| ZISP 29220 | Common | 1 | Феодосийский гор. округ, окр. пос. Курортное, Карадагский природный заповедник, близ источника под скалой Левинсона-Лес-синга Feodosia Urban Territory, vicinity of Kurortnoye settlement, Karadag Nature Reserve, near the spring under the Levinson-Lessing Rock | 44°54'45.8 35°13'06.5 | О.В. Кукушкин O.V. Kukushkin | 10.07.2014 |
| ZISP 14461 | Common | 2 | Ялтинский гор. округ, окр. пгт Симеиз, подножие горы Шан-Кая (= Нишан-Кая) Yalta Urban Territory, vicinity of Simeiz settlement, at the foot of Shaan-Kaya (= Nishan-Kaya) Mount | 44°54'34.8 34°33'37.6 | Л.А. Ланц L.A. Lantz | 07.09.1916 |
| ZISP 17060 | Common | 1 | Ялтинский гор. округ, д. Нижние Лимены (= пос. Голубой Залив) Yalta Urban Territory, Nizhnie Limeny (= Goluboy Zaliv) Village | 44°25'11.4 33°59'05.7 | | 03.09.1916 |
| ZISP 23085 | Common | 2 | Ялтинский гор. округ, окр. г. Алупка Yalta Urban Territory, vicinity of Alupka Town | 44°25'21.9 34°02'14.5 | К.Ф. Кесслер K.F. Kessler | 08.1879 |

Таблица 2. Окончание.
Table 2. Ending.

| Коллекционные номера Collection numbers | Митохондриальная линия* Mitochondrial lineage* | Кол-во экз. Number of specimens | Локалитет Locality | Географические координаты N, E Geographical coordinates N, E | Коллекторы Collectors | Даты сбора Date of collecting |
|--|---|------------------------------------|---|---|---|----------------------------------|
| ZISP 22626 | Central | 1 | Алуштинский гор. округ, ниже Ангарского перевала и вдрхр. Кутузское Alushta Urban Territory, below the Angarsky Pass and Kutuzovskoe reservoir | 44°44'03.1" 34°20'30.5" | С.Н. Литвинчук S.N. Litvinchuk | 06.08.1997 |
| ZISP 32384–32390 | Central | 7 | Алуштинский гор. округ, окр. пос. Виноградный (= Кастель), подьем к Бабуган-яйле Alushta Urban Territory, vicinity of Vinogradny (= Kastel) settlement, ascent to Babugan-Yayla Ridge | 44°38'39.5" 34°20'18.4" | Е.Ю. Свириденко Е.Yu. Sviridenko | 04.05.2002 |
| ZISP 32328 | Central | 1 | Алуштинский гор. округ, окр. села Лучистое, гора Южная Демержи, урочище Долина Привидений Alushta Urban Territory, vicinity of Luchistoye Village, Yuzhnaya Demerdzhi Mount, Dolina Privideniy locality | 44°45'04" 34°24'21.8" | О.В. Кукушкин, С.А. Луконина O.V. Kukushkin, S.A. Lukonina | 12.09.2020 |
| ZISP 32370–32383 | Central | 14 | Алуштинский гор. округ, окр. села Лучистое, южный склон горы Демержи Alushta Urban Territory, vicinity of Luchistoye Village, southern slope of Demerdzhi Mount | 44°44'41.9" 34°24'32.3" | Е.Ю. Свириденко Е.Yu. Sviridenko | 05.2003 |
| ZISP 32331 | Central | 1 | Алуштинский гор. округ, окр. с. Лавровое (= Куркулет) и пгт Партенит, гора Аю-Даг, близ вершины Alushta Urban District, vicinity of Lavrovoye (= Kurkulet) Village and Partenit Settlement, Ayu-Dag Mount, near the summit | 44°33'30.1" 34°20'08.6" | О.В. Кукушкин O.V. Kukushkin | 11.06.2020 |
| ZISP 32327, 32330 | Central | 2 | Белогорский р-н, окр. с. Литвиненково (= Кентугай), долина р. Зуя, святылище Кырк-Азизлер Belogorsk District, vicinity of Litvinenkovo (= Kentugay) Village, Zuya River Valley, Kyrk-Azizler sanctuary | 45°06'12.2" 34°18'21.8" | О.В. Кукушкин, П.В. Оксиненко O.V. Kukushkin, P.V. Oksinenko | 21.07.2017, 27.07.2017 |
| ZISP 32404–32412 | Central | 9 | Симферопольский р-н, окр. села Красное (= Тавель), гора Кош-Кая, близ бывш. биобазы Таврического национального университета им. В.И. Вернадского Simferopol District, vicinity of Krasnolesye (= Tavel) Village, Kosh-Kaya Mount, vicinity of former biological base of the V.I. Vernadsky Taurida National University | 44°49'29.5" 34°12'39.1" | Е.Ю. Свириденко Е.Yu. Sviridenko | 2004 |
| ZISP 32326, 32329 | Central | 2 | Симферопольский р-н, с. Полярник (= Терскунда), гора Кош-Кая Simferopol District, Polyarnik (= Terskunda) Village, Kosh-Kaya Mount | 44°49'24.7" 34°12'40.3" | О.В. Кукушкин O.V. Kukushkin | 15.05.2021 |
| ZISP 23082 | Central | 6 | Симферопольский р-н, с. Кизил-Коба (= Краснопещерное) Simferopol District, Kizil-Koba (= Krasnopeshcherno) Village | 44°51'44.8" 34°20'03" | К.Ф. Кесслер K.F. Kessler | 07.07.1879 |
| ZISP 23083 | Central | 1 | | | | 08.1879 |
| ZISP 23086 | Central | 1 | Симферопольский р-н, с. Чайковское (= Яни-Сала, Ени-Сала) Simferopol District, Chaikovskoye (= Yani-Sala, Yeni-Sala) Village | 44°50'22" 34°20'11.3" | К.Ф. Кесслер K.F. Kessler | 13.05.1878 |

| | | | | | | |
|--|-----------------------|---|--|----------------------------|-------------------------------------|------------|
| ZISP 10363 | Southwestern | 1 | Севастополь, бухта Ласпи Sevastopol City, Laspi Bay | 44°25'16.2" 33°42'28.9" | А.А. Браунер A.A. Brauner | 25.05.1904 |
| ZISP 20699 | Southwestern | 2 | Севастополь, мыс Фиолент Sevastopol City, Fiolent Cape | 44°30'10.8" 33°29'41.1" | С.Н. Литвинчук S.N. Litvinchuk | 10.08.1996 |
| ZISP 16345 | Southwestern | 5 | Севастополь, с. Орлиное (= Байдары) Sevastopol City, Orliное (= Baidary) Village | 44°26'32.6" 33°47'16.8" | С.А. Чернов S.A. Chernov | 14.06.1930 |
| ZISP 29216 | Southwestern | 1 | Севастополь, Балаклавский р-н, гора Форос (лесистый «сбор» Байдарской Яйлы, 0.5 км ю. от перевала Байдарские Ворота Sevastopol City, Balaklavsky District, Foros Mount (wooded "landslip" of the Baidarskaya Yayla, 0.5 km south of the Baidarskiye Vorota Pass | 44°24'17.1" 33°46'51.6" | О.В. Кукушкин O.V. Kukushkin | 04.10.2014 |
| ZISP 23087, топотипы / topotypes | Неизвестно Unknown | 2 | Окр. г. Ялта Vicinity of Yalta Town | 44°30'50" 34°08'59.6" | А.М. Никольский А.М. Nikolsky | 06.1888 |
| ZISP 26237–26238, топотипы / topotypes | Неизвестно Unknown | 2 | | | (?) | 10.04.1911 |

* Принадлежность к митохондриальным кладам указана по Kukushkin et al. (2021).
The belonging to mitochondrial lineages indicated by Kukushkin et al. (2021).

Описание посткраниального скелета таксонов *Darevskia (caucasica)*

Характеристика всего комплекса: обычно 27 пресакральных позвонков у самцов и 28 у самок; лимиты: 26–29 у самцов и 27–29 у самок (Рис. 6А). Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – чаще 6 и у представителей обоих полов; лимиты: 5–7 у самцов и самок (Рис. 6В). При третьем позвонке окостеневших ребер обычно нет. Реберная формула: обычно 3+2, реже 3+1 и 3+3. Форма ребер при шестом пресакральном позвонке широкая укороченная; отверстие грудины овальное; медиальные концы ключиц не сливаются (т.е. ключицы открыты). Тип хвостовых позвонков – обычно А-type, реже В-type.

Darevskia alpina. У самцов 27 и 28 пресакральных позвонков встречаются почти с равной частотой (28 – на одну особь больше), у всех самок их 28; лимиты у самцов: 26–28. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – чаще 6 у ящериц обоих полов; лимиты: 5–6 у самцов и 5–7 у самок. При третьем позвонке окостеневших ребер нет. Реберная формула: 3+2. Тип хвостовых позвонков – А-type.

Darevskia c. caucasica. Обычно 27 пресакральных позвонков у самцов и 28 у самок; лимиты: 26–29 у самцов, 27–29 у самок. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – чаще 6 и у самцов, и у самок; лимиты: 5–7 у обоих полов. При третьем позвонке окостеневших ребер обычно нет (выявлены у 11 самцов, 7 самок и одной неполовозрелой особи неопределенного пола – 10.5%). Реберная формула: обычно 3+2, у шести особей 3+1 (2 самца, 2 самки и 2 неполовозрелые особи – 3.4%), у одного самца и одной самки 3+3 (0.6%). Тип хвостовых позвонков – в основном А-type, у двух самцов и трех самок В-type (3%).

Darevskia c. venedica. У самцов 27 и 28 пресакральных позвонков встречаются почти в равной пропорции, у самок их обычно 28; лимиты: 26–29 у самцов и 27–29 у самок. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – 5 и 6 встречаются почти с равной частотой у обоих полов; лимиты: 5–6 у самцов и самок. При третьем позвонке окостеневших ребер нет. Реберная формула: 3+2. Тип хвостовых позвонков – А-type. *D. c. venedica*

Таблица 3. Количество пресакральных позвонков в комплексе *Darevskia (caucasica)*.**Table 3.** Number of presacral vertebrae in the *Darevskia (caucasica)*.

| Таксоны Taxa | Все особи All specimens <u>min-max</u> M±m (n) | Самцы Males <u>min-max</u> M±m (n) | Самки Females <u>min-max</u> M±m (n) | <i>t</i> | <i>P</i> |
|-------------------------------------|---|---|---|----------|----------|
| <i>D. alpina</i> | <u>26–28</u> 27.59±0.07 (47) | <u>26–28</u> 27.45±0.12 (24) | <u>28</u> 28.0±0.00 (15) | 2.02 | <0.05 |
| <i>D. s. caucasica</i> | <u>26–29</u> 27.59±0.05 (172) | <u>26–29</u> 27.24±0.07 (83) | <u>27–29</u> 28.0±0.06 (69) | 1.97 | >0.05 |
| <i>D. s. venedica</i> | <u>26–29</u> 27.75±0.09 (40) | <u>26–29</u> 27.46±0.19 (15) | <u>27–29</u> 27.95±0.11 (22) | 2.03 | <0.05 |
| <i>D. daghestanica</i> | <u>26–29</u> 27.78±0.1 (41) | <u>26–28</u> 27.11±0.2 (9) | <u>27–29</u> 27.94±0.11 (17) | 2.06 | <0.05 |
| Весь комплекс Complex as a whole | <u>26–29</u> 27.64±0.03 (300) | <u>26–29</u> 27.29±0.053 (131) | <u>27–29</u> 27.98±0.04 (123) | 1.96 | >0.05 |

Примечания. Здесь и далее во всех таблицах данные приведены без учета особей с аномалиями позвонков и повреждениями костных структур. *Обозначения:* min-max – диапазон; M±m – среднее значение; n – размер выборки; *t* – значения *t*-критерия Стьюдента; *P* – уровень значимости.

Notes. Here and below, in all tables, the data are given without taking into account individuals with vertebral anomalies and damage to bone structures. *Designations:* min-max – range; M±m – mean; n – sample size; *t* – Student's *t*-test values; *P* – significance level.

при сравнении с *D. s. caucasica* характеризуется несколько большим в среднем количеством пресакральных позвонков (27.75 и 27.59 соответственно), меньшим количеством последних пресакральных с короткими ребрами (5.52 и 6.02 соответственно) и более узкими пределами варибельности реберной формулы и хвостовых позвонков. В настоящее время мы не можем прийти к заключению, является ли эта специфика признаком таксона, или же она имеет своей причиной недостаточный охват его ареала, т.к. мы располагали выборкой из единственного локалитета (Табл. 1).

Darevskia daghestanica. Обычно 27 пресакральных позвонков у самцов и 28 у самок; лимиты: 26–28 у самцов и 27–29 у самок. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – чаще 6 у обоих полов; лимиты: 5–6 у самцов и 5–7 у самок. При третьем позвонке окостеневших ребер обычно нет (выявлены у четырех самок и трех неполовозрелых особей – 16.7%). Реберная формула: обычно 3+2,

у 3-х самок 3+1 (8.1%). Тип хвостовых позвонков – А-типе.

Особое внимание уделялось сравнению *D. alpina* с представителями обоих обозначенных выше надвидовых комплексов (Табл. 8). По количеству пресакральных позвонков *D. alpina* тяготеет к *D. (caucasica)*, к которому её относят, исходя из данных внешней морфологии (Даревский [Darevsky] 1967; Доронин и др. [Doronin et al.] 2021). По нашим данным у всех входящих в этот комплекс таксонов минимальное число пресакральных позвонков составляет 26. Количество последних пресакральных позвонков, несущих короткие ребра, у *D. alpina* в среднем составляет 5.84±0.06, у остальных представителей *D. (caucasica)*, взятых совокупно – 5.94±0.03, в то время как у *D. (saxicola)* – 6.19±0.03. Среди *D. alpina* не были найдены особи с В-типом хвостовых позвонков. Примечательно, что в комплексе *D. (caucasica)* были выявлены всего пять особей с этим вариантом (только у *D. s. caucasica*), тогда как в комплексе *D. (saxicola)* – 18 особей,

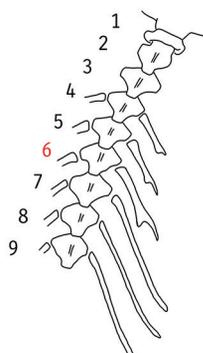
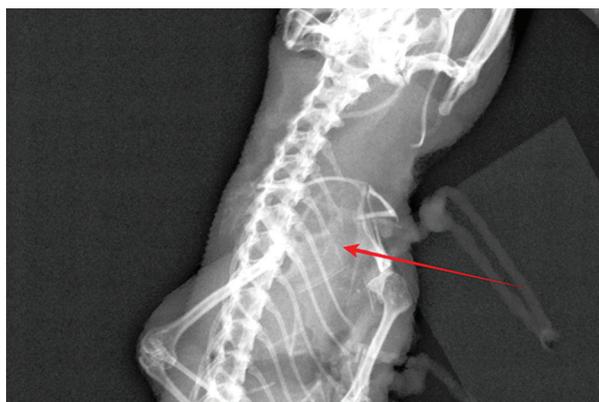


Рис. 4. Форма ребра (широкое укороченное) при шестом пресакральном позвонке у *Darevskia saxicola* (ZISP 22128.1).

Fig. 4. Shape of the rib (wide shortened) at the sixth presacral vertebra in *Darevskia saxicola* (ZISP 22128.1).

которые принадлежали к четырем таксонам из пяти изученных. В то же время по признаку отсутствия окостеневших ребер при третьем пресакральном позвонке *D. alpina* стоит ближе к комплексу *D. (saxicola)*, в котором они были обнаружены у единственной особи *D. saxicola* (0.4%). Для сопоставления, в комплексе *D. (caucasica)* окостеневающие ребра имелись у 26 особей двух таксонов (8.4%).

Описание посткраниального скелета таксонов *Darevskia (saxicola)*

Характеристика всего комплекса: обычно 27 пресакральных позвонков у самцов и 28 у самок; лимиты: 27–29 у обоих полов (Рис. 7А). Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – чаще 6 и у самцов, и у самок; лимиты: 5–7 у самцов и самок (Рис. 7В). При третьем позвонке окостеневших ребер обычно

нет. Реберная формула: обычно 3+2. Форма ребер при шестом пресакральном позвонке широкая укороченная; отверстие грудины овальное; медиальные концы ключиц не сливаются (ключицы открыты). Тип хвостовых позвонков – обычно А-type, реже В-type.

Darevskia b. brauneri. Обычно 27 пресакральных позвонков у самцов и 28 у самок; лимиты: 27–29 у обоих полов. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – чаще 6 у обоих полов, но у одной неполовозрелой особи их было 5; лимиты: 6–7 у обоих полов. При третьем позвонке окостеневших ребер нет. Реберная формула: 3+2. Тип хвостовых позвонков – в основном А-type, у двух самцов – В-type (6.3%).

Darevskia b. myusserica. Обычно 27 пресакральных позвонков у самцов и 28 у самок; лимиты: 27–28 у самцов, 27–29 у самок. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – чаще 6 у самцов, тогда как у самок 6 и 7 позвонков встречаются в равной пропорции; лимиты: 6–7 у самцов и 5–7 у самок. При третьем позвонке окостеневших ребер нет. Реберная формула: 3+2, у одной самки 3+1 (5.6%). Тип хвостовых позвонков – в основном А-type, но по четыре особи самцов и самок характеризовались В-type (44.4%).

Darevskia lindholmi. Обычно 27 пресакральных позвонков у самцов и 28 у самок; лимиты: 27–28 у самцов и 27–29 у самок. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – чаще 6 у обоих полов; лимиты: 5–7 у самцов, 6–7 у самок. При третьем позвонке окостеневших ребер нет. Реберная формула: 3+2. Тип хвостовых позвонков – в основном А-type, у одного самца и одной самки – В-type (2.0%). При сравнении *D. lindholmi*, географически изолированной от остальных таксонов комплекса и всего рода, со взятыми совокупно представителями *D. (saxicola)* существенных отличий не обнаружено (Табл. 9). Можно отметить, что среди *D. lindholmi* отсутствуют особи с реберной формулой 3+1, а число особей с В-типом хвостовых позвонков крайне мало (все они принадлежат к линии “Common”). При сравнении двух основных эволюционных линий внутри *D. lindholmi* (Табл. 10) различия наблюдаются только по двум признакам: количество последних пресакральных позвонков, несущих короткие ребра (6–7 у представителей линии “Common” и 5–7 – у “Central”,

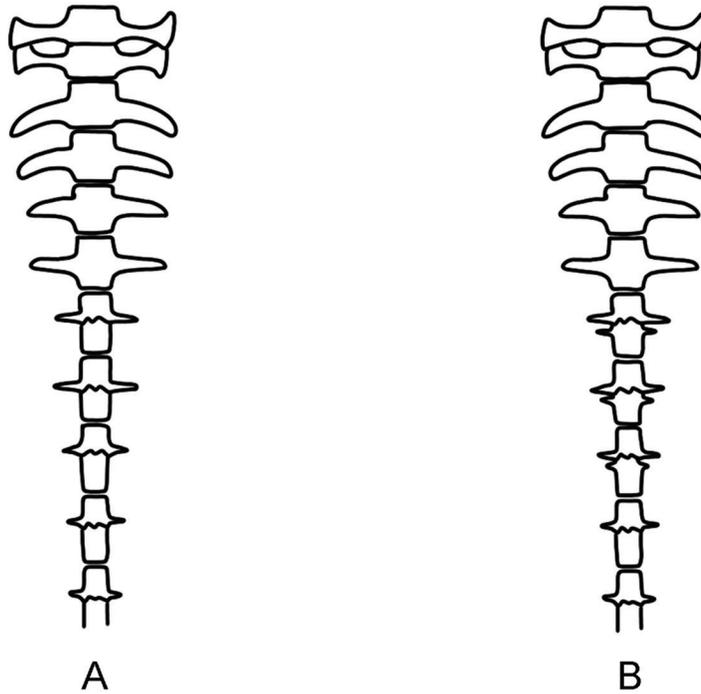
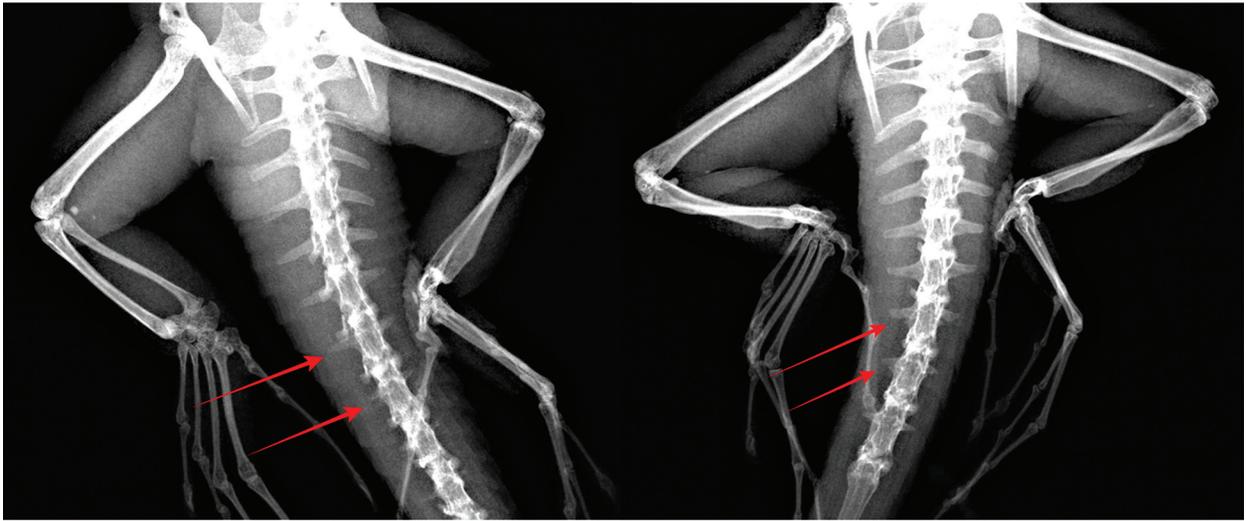


Рис. 5. Типы хвостовых позвонков *Darevskia brauneri myusserica*: А – А-тип (ZISP 25966); В – В-тип (ZISP 25965). Стрелки указывают на поперечные отростки.

Fig. 5. Types of tail vertebrae of *Darevskia brauneri myusserica*: А – А-type (ZISP 25966); В – В-type (ZISP 25965). The arrows point to the transverse processes of the vertebrae.

средние значения, соответственно, равны 6.23 и 6.11), и тип хвостовых позвонков (у “Common” отмечены особи с В-типом). Линия “Central” характеризуется также несколько меньшим в среднем количеством пресакральных позвонков.

Darevskia saxicola. Обычно 27 пресакральных позвонков у самцов и 28 у самок; лимиты: 27–29 у самцов, 28–29 у самок. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – 6 у всех самцов, в то время как у самок 6

Таблица 4. Количество последних пресакральных позвонков с короткими ребрами в комплексе *Darevskia (caucasica)*.
Table 4. Number of posterior presacral vertebrae with short ribs in the *Darevskia (caucasica)*.

| Таксоны Таха | Все особи All specimens <u>Min-max</u> M±m (n) | Самцы Males <u>Min-max</u> M±m (n) | Самки Females <u>Min-max</u> M±m (n) | <i>t</i> | <i>P</i> |
|-------------------------------------|---|---|---|----------|----------|
| <i>D. alpina</i> | <u>5-7</u> 5.84±0.06 (46) | <u>5-6</u> 5.86±0.07 (23) | <u>5-7</u> 6.0±0.09 (15) | 2.02 | >0.05 |
| <i>D. c. caucasica</i> | <u>5-7</u> 6.02±0.03 (163) | <u>5-7</u> 5.93±0.04 (81) | <u>5-7</u> 6.09±0.05 (62) | 1.97 | <0.05 |
| <i>D. c. venedica</i> | <u>5-6</u> 5.52±0.07 (40) | <u>5-6</u> 5.46±0.13 (15) | <u>5-6</u> 5.54±0.11 (22) | 2.03 | >0.05 |
| <i>D. daghestanica</i> | <u>5-7</u> 6.02±0.05 (40) | <u>5-6</u> 5.89±0.11 (9) | <u>5-7</u> 6.06±0.11 (16) | 2.06 | >0.05 |
| Весь комплекс Complex as a whole | <u>5-7</u> 5.92±0.02 (289) | <u>5-7</u> 5.86±0.03 (128) | <u>5-7</u> 5.97±0.04 (115) | 1.96 | >0.05 |

Примечания: см. Табл. 3.

Notes: see Table 3.

Таблица 5. Количество пресакральных позвонков в комплексе *Darevskia (saxicola)*.
Table 5. Number of presacral vertebrae in the *Darevskia (saxicola)*.

| Таксоны Таха | Все особи All specimens <u>min-max</u> M±m (n) | Самцы Males <u>min-max</u> M±m (n) | Самки Females <u>min-max</u> M±m (n) | <i>t</i> | <i>P</i> |
|-------------------------------------|---|---|---|----------|----------|
| <i>D. b. brauneri</i> | <u>27-29</u> 27.94±0.12 (34) | <u>27-29</u> 27.33±0.18 (12) | <u>27-29</u> 28.29±0.14 (17) | 2.05 | <0.05 |
| <i>D. b. myusserica</i> | <u>27-29</u> 27.5±0.11 (28) | <u>27-28</u> 27.25±0.16 (8) | <u>27-29</u> 27.8±0.2 (10) | 2.11 | >0.05 |
| <i>D. lindholmi</i> | <u>27-29</u> 27.57±0.06 (103) | <u>27-28</u> 27.11±0.04 (53) | <u>27-29</u> 28.16±0.08 (37) | 1.98 | >0.05 |
| <i>D. saxicola</i> | <u>27-29</u> 27.88±0.12 (35) | <u>27-29</u> 27.35±0.16 (14) | <u>28-29</u> 28.33±0.12 (15) | 2.05 | >0.05 |
| <i>D. szczerbaki</i> | <u>27-28</u> 27.35±0.11 (20) | <u>27-28</u> 27.25±0.16 (8) | <u>27-28</u> 27.56±0.17 (9) | 2.13 | >0.05 |
| Весь комплекс Complex as a whole | <u>27-29</u> 27.65±0.04 (219) | <u>27-29</u> 27.2±0.04 (94) | <u>27-29</u> 28.11±0.06 (88) | 1.97 | >0.05 |

Примечания: см. Табл. 3.

Notes: see Table 3.

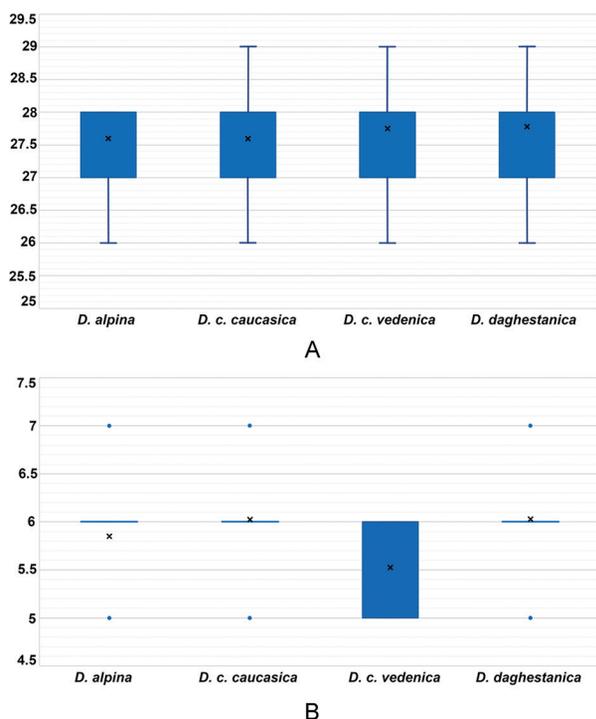


Рис. 6. Диаграммы количества пресакральных позвонков у таксонов комплекса *Darevskia (caucasica)*: А – общее число позвонков; В – число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами.

Fig. 6. Diagrams of the number of presacral vertebrae in taxa of the *Darevskia (caucasica)*: А – total number of vertebrae; В – number of posterior presacral vertebrae with short ribs.

и 7 позвонков встречаются с одинаковой частотой; лимиты: 6–7 у самок. При третьем позвонке окостеневших ребер обычно нет, их наличие отмечено у единственного самца (2.6%). Реберная формула: 3+2, у одной самки 3+1 (2.6%). Тип хвостовых позвонков – в основном А-типе, у четырех самцов и двух самок В-типе (15.8%).

Популяция *D. saxicola* из ущелья р. Чегем по большинству рассмотренных признаков соответствует своему виду: 27–29 пресакральных позвонков и 6–7 последних пресакральных, несущих короткие ребра; В-тип хвостовых позвонков встречается часто относительно количества особей в выборке (Табл. 11). Особи с ребрами при третьем позвонке отсутствуют; по этому признаку выборка ZISP 17880 также ближе к *D. saxicola* (из 26 особей окостеневающие ребра имелись у единственной, в то время как у *D. c. caucasica* – у 19 особей). Необходимо

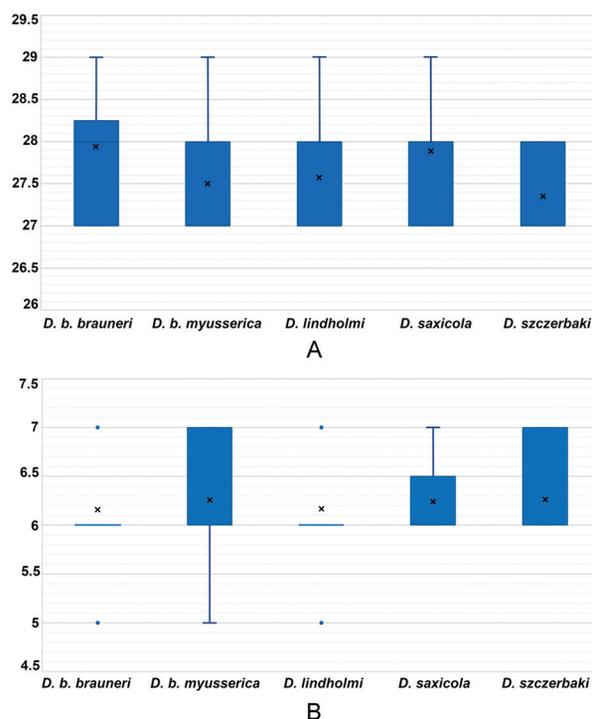


Рис. 7. Диаграммы количества пресакральных позвонков у таксонов комплекса *Darevskia (saxicola)*: А – общее число позвонков; В – число последних пресакральных с короткими ребрами.

Fig. 7. Diagrams of the number of presacral vertebrae in taxa of the *Darevskia (saxicola)*: А – total number of vertebrae; В – number of posterior presacral vertebrae with short ribs.

отметить, тем не менее, что в «Чегемской» выборке имелась одна особь с реберной формулой 3+1 – у остальных представителей вида *D. saxicola* этот вариант признака отсутствует, однако он встречается у *D. c. caucasica*. Вопрос нуждается в дальнейшем исследовании с привлечением нового материала из Чегемского ущелья, т.к. изученная нами выборка очень мала.

Darevskia szczerbaki. Обычно 27 пресакральных позвонков у самцов, у самок 28 и 29 встречаются почти с равной частотой; лимиты: 27–28 у обоих полов. Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами – у самцов 6 и 7 позвонков встречаются почти с одинаковой частотой, у всех самок их 6; лимиты: 6–7 у самцов. При третьем позвонке окостеневших ребер нет. Реберная формула: 3+2. Тип хвостовых позвонков – А-типе.

Таблица 6. Количество последних пресакральных позвонков с короткими ребрами в комплексе *Darevskia (saxicola)*.
Table 6. Number of posterior presacral vertebrae with short ribs in the *Darevskia (saxicola)*.

| Таксоны Taxa | Все особи All specimens $\frac{\text{min-max}}{M \pm m (n)}$ | Самцы Males $\frac{\text{min-max}}{M \pm m (n)}$ | Самки Females $\frac{\text{min-max}}{M \pm m (n)}$ | <i>t</i> | <i>P</i> |
|-------------------------------------|--|--|--|----------|----------|
| <i>D. b. brauneri</i> | $\frac{5-7}{6.16 \pm 0.09}$ (31) | $\frac{6-7}{6.16 \pm 0.11}$ (12) | $\frac{5-7}{6.13 \pm 0.16}$ (15) | 2.05 | >0.05 |
| <i>D. b. myusserica</i> | $\frac{5-7}{6.25 \pm 0.11}$ (27) | $\frac{6-7}{6.29 \pm 0.18}$ (7) | $\frac{6-7}{6.5 \pm 0.16}$ (10) | 2.13 | >0.05 |
| <i>D. lindholmi</i> | $\frac{5-7}{6.16 \pm 0.03}$ (101) | $\frac{5-7}{6.09 \pm 0.04}$ (53) | $\frac{6-7}{6.28 \pm 0.07}$ (35) | 1.98 | <0.05 |
| <i>D. saxicola</i> | $\frac{6-7}{6.24 \pm 0.07}$ (33) | $\frac{6}{6}$ (13) | $\frac{6-7}{6.5 \pm 0.13}$ (14) | 2.05 | <0.05 |
| <i>D. szczerbaki</i> | $\frac{6-7}{6.26 \pm 0.10}$ (19) | $\frac{6-7}{6.57 \pm 0.20}$ (7) | $\frac{6}{6.0 \pm 0.0}$ (9) | 2.14 | <0.05 |
| Весь комплекс Complex as a whole | $\frac{5-7}{6.19 \pm 0.03}$ (210) | $\frac{5-7}{6.13 \pm 0.03}$ (91) | $\frac{5-7}{6.28 \pm 0.05}$ (83) | 1.97 | <0.05 |

Примечания: см. Табл. 3.

Notes: see Table 3.

Таблица 7. Сравнение посткраниального скелета комплексов *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*.
Table 7. Comparison of the postcranial skeleton of *Darevskia (caucasica)* and *Darevskia (saxicola)*.

| Признаки Characteristics | <i>Darevskia (saxicola)</i> | <i>Darevskia (caucasica)</i> |
|--|---|---|
| Число пресакральных позвонков Number of presacral vertebrae | $\frac{27-29}{27.65 \pm 0.04}$ (220) | $\frac{26-29}{27.64 \pm 0.04}$ (300) |
| Число последних пресакральных с короткими ребрами Number of posterior presacral vertebrae with short ribs | $\frac{5-7}{6.19 \pm 0.03}$ (211) | $\frac{5-7}{5.92 \pm 0.03}$ (289) |
| Тип хвостовых позвонков Type of tail vertebrae, (n) % | (206) | (288) |
| | A-type 91.3 | 98.3 |
| | B-type 8.7 | 1.7 |
| Реберная формула Sternal-xiphisternal costal formula, (n) % | (216) | (295) |
| | 3+1 0.9 | 3.0 |
| | 3+2 99.1 | 96.3 |
| | 3+3 0 | 0.7 |
| Окостеневающие ребра при третьем шейном позвонке Ossified ribs at the third cervical vertebra, (n) % | (228) | (310) |
| | Нет / Missing 99.6 | 91.6 |
| | Есть / Available 0.4 | 8.4 |

Таблица 8. Сравнение посткраниального скелета *Darevskia (caucasica)*, *Darevskia (saxicola)* и *D. alpina*.**Table 8.** Comparison of the postcranial skeleton of *Darevskia (caucasica)*, *Darevskia (saxicola)* and *D. alpina*.

| Признаки Characteristics | <i>Darevskia</i> (<i>saxicola</i>) | <i>Darevskia</i> (<i>caucasica</i>) | <i>D. alpina</i> |
|--|---|--|--|
| Число пресакральных позвонков Number of presacral vertebrae (n) | $\frac{27-29}{27.65 \pm 0.04}$ (220) | $\frac{26-29}{27.64 \pm 0.04}$ (253) | $\frac{26-28}{27.59 \pm 0.07}$ (47) |
| Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами Number of posterior presacral vertebrae with short ribs (n) | $\frac{5-7}{6.19 \pm 0.03}$ (211) | $\frac{5-7}{5.94 \pm 0.03}$ (243) | $\frac{5-7}{5.84 \pm 0.06}$ (47) |
| Тип хвостовых позвонков Type of tail vertebrae, (n) % | | | |
| | (206) | (241) | (47) |
| A-type | 91.3 | 97.9 | 100 |
| B-type | 8.7 | 2.1 | 0 |
| Реберная формула Sternal-xiphisternal costal formula, (n) % | | | |
| | (216) | (248) | (47) |
| 3+1 | 0.9 | 3.6 | 0 |
| 3+2 | 99.1 | 95.6 | 100 |
| 3+3 | 0 | 0.8 | 0 |
| Окостеневшие ребра при третьем шейном позвонке Ossified ribs at the third cervical vertebra, (n) % | | | |
| | (228) | (263) | (47) |
| Нет / Missing | 99.6 | 90.1 | 100 |
| Есть / Available | 0.4 | 9.9 | 0 |

Таблица 9. Сравнение посткраниального скелета кавказских таксонов *Darevskia (saxicola)* и *D. lindholmi*.**Table 9.** Comparison of the postcranial skeleton of the Caucasian taxa of *Darevskia (saxicola)* and *D. lindholmi*.

| Признаки Characteristics | <i>Darevskia (saxicola)</i> | <i>Darevskia lindholmi</i> |
|--|---|---|
| Число пресакральных позвонков Number of presacral vertebrae (n) | $\frac{27-29}{27.71 \pm 0.06}$ (117) | $\frac{27-29}{27.57 \pm 0.06}$ (103) |
| Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами Number of posterior presacral vertebrae with short ribs (n) | $\frac{5-7}{6.22 \pm 0.04}$ (110) | $\frac{5-7}{6.16 \pm 0.03}$ (101) |
| Тип хвостовых позвонков Type of tail vertebrae, (n) % | | |
| | (107) | (99) |
| A-type | 85.0 | 98.0 |
| B-type | 15.0 | 2.0 |
| Реберная формула Sternal-xiphisternal costal formula, (n) % | | |
| | (111) | (105) |
| 3+1 | 1.8 | 0 |
| 3+2 | 98.2 | 100 |
| 3+3 | 0 | 0 |
| Окостеневшие ребра при третьем шейном позвонке Ossified ribs at the third cervical vertebra, (n) % | | |
| | (122) | (106) |
| Нет / Missing | 99.2 | 100 |
| Есть / Available | 0.8 | 0 |

Таблица 10. Сравнение посткраниального скелета представителей митохондриальных линий *Darevskia lindholmi*.
Table 10. Comparison of the postcranial skeleton of representatives of the mitochondrial lineages of *Darevskia lindholmi*.

| Признаки Characteristics | “Central” | “Common” |
|--|---|--|
| Число пресакральных позвонков Number of presacral vertebrae | $\frac{27-29}{27.52 \pm 0.1}$ (n = 44) | $\frac{27-29}{27.63 \pm 0.09}$ (n = 47) |
| Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами Number of posterior presacral vertebrae with short ribs | $\frac{5-7}{6.11 \pm 0.06}$ (n=42) | $\frac{6-7}{6.23 \pm 0.06}$ (n=47) |
| Тип хвостовых позвонков Type of tail vertebrae, (n) % | | |
| | (39) | (46) |
| A-type | 100 | 95.7 |
| B-type | 0 | 4.3 |
| Реберная формула Sternal-xiphisternal costal formula, (n) % | | |
| | (44) | (47) |
| 3+1 | 0 | 0 |
| 3+2 | 100 | 100 |
| 3+3 | 0 | 0 |

Таблица 11. Сравнение посткраниального скелета чежемской популяции *Darevskia saxicola* (ZISP 17880) с *D. c. caucasica* и *D. saxicola*.

Table 11. Comparison of the postcranial skeleton of the Chegem population of *Darevskia saxicola* (ZISP 17880) with *D. c. caucasica* and *D. saxicola*.

| Признаки Characteristics | <i>D. c. caucasica</i> | <i>D. saxicola</i> | ZISP 17880 |
|--|---|--|---|
| Число пресакральных позвонков Number of presacral vertebrae (n) | $\frac{26-29}{27.59 \pm 0.05}$ (n=172) | $\frac{27-29}{27.92 \pm 0.14}$ (n=26) | $\frac{27-29}{27.77 \pm 0.22}$ (n=9) |
| Число последних пресакральных позвонков с короткими ребрами Number of posterior presacral vertebrae with short ribs (n) | $\frac{5-7}{6.02 \pm 0.03}$ (n=163) | $\frac{6-7}{6.25 \pm 0.09}$ (n=24) | $\frac{6-7}{6.22 \pm 0.14}$ (n=9) |
| Тип хвостовых позвонков Type of tail vertebrae, (n) % | | | |
| | (166) | (29) | (9) |
| A-type | 97.0 | 86.2 | 77.8 |
| B-type | 3.0 | 13.8 | 22.2 |
| Реберная формула Sternal-xiphisternal costal formula, (n) % | | | |
| | (176) | (29) | (9) |
| 3+1 | 3.4 | 0 | 11.1 |
| 3+2 | 95.5 | 100 | 88.9 |
| 3+3 | 1.1 | 0 | 0 |
| Окостеневшие ребра при третьем шейном позвонке Ossified ribs at the third cervical vertebra, (n) % | | | |
| | (181) | (29) | (9) |
| Нет / Missing | 89.5 | 96.6 | 100 |
| Есть / Available | 10.5 | 3.4 | 0 |

ВЫВОДЫ

В результате нашего исследования были выявлены различия в морфологии посткраниального скелета как между надвидовыми комплексами *D. (caucasica)* и *D. (saxicola)* в целом, так и между входящими в них таксонами. В обоих комплексах найдены особи с реберной формулой 3+1, в то время как Аррибас (Arribas 1997) выделял в роде *Darevskia* только два варианта – 3+2 и 3+3. Установлено, что у *D. (saxicola)* нижний порог изменчивости количества пресакральных позвонков выше, чем у *D. (caucasica)*: 27 и 26 соответственно. Ранее минимальное значение этого признака в роде (26 позвонков) было отмечено только для ящериц группы *D. raddei* (Arnold et al. 2007).

Данные по скелетной морфологии *D. alpina* в целом свидетельствуют в пользу ее принадлежности к комплексу *D. (caucasica)*. Из всех рассмотренных признаков только один сближает её с *D. (saxicola)* – присутствие окостеневших ребер при третьем пресакральном позвонке, однако этот вариант встречается крайне редко у представителей рода в целом и считается атавизмом (Arribas 1997).

На нашем материале выявлены некоторые отличия *D. s. venedica* от *D. s. caucasica*. В то же время популяция *D. saxicola* ущелья р. Чегем отличается от остальных представителей своего вида только наличием особи с реберной формулой 3+1.

Darevskia lindholmi демонстрирует нерезкие отличия от аллопатричных ей кавказских представителей комплекса *D. (saxicola)*. В дальнейшем следует уделить внимание изучению криптических форм внутри *D. lindholmi* (Kukushkin et al. 2021), поскольку между ними имеются различия как минимум по двум скелетным признакам: наименьшему количеству последних пресакральных позвонков с короткими ребрами и наличию особей с В-типом хвостовых позвонков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Б.С. Туниеву (ФГБУ Сочинский национальный парк), Г.О. Черепанову (Санкт-Петербургский государственный университет) за помощь в про-

ведении исследований, О.С. Воскобойниковой (ЗИН РАН) и Д.А. Гордееву (Волгоградский государственный университет) за ценные замечания, сотрудникам ЦКП «Таксон» ЗИН РАН за предоставление доступа к рентгеновской установке. Работа выполнена в рамках научных тем госзаданий №№ 122031100282–2 и 124030100098-0 с частичным использованием ресурса УНУ ГПЗ «Карадагский».

ЛИТЕРАТУРА

- Arnold E.N., Arribas O.J. and Carranza S. 2007. Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa*, **1430**, 1–86. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1430.1.1>
- Arribas O.J. 1997. Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos. PhD thesis. Universidad Autónoma de Barcelona, 353 p.
- Arribas O.J. 1998. Osteology of the Pyrenean Mountain Lizards and comparison with other species of the collective genus *Archaeolacerta* Mertens, 1921 s.l. from Europe and Asia Minor. *Herpetozoa*, **11**(1/2): 47–70.
- 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*, **6**(1): 1–22.
- Arribas O.J., Candan K., Kornilos P., Aya D., Kumlucaş Y., Gül S., Yilmaz C., Yildirim E. and Ilgaz Ç. 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*, **5224**(1), 1–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5224.1.1>
- Conrad J.L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **310**(1): 1–182. <https://doi.org/10.1206/310.1>
- 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].
- Doronin I.V. 2012. Review of type specimens of Rock lizards of *Darevskia (saxicola)* complex (Sauria: Lacertidae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **316**(1): 22–39. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2012.316.1.22>
- Doronin I.V. 2014. Review of type specimens of Rock Lizards of *Darevskia (caucasica)* complex (Sauria: Lacertidae). *Proceedings of the Zoological Institute*

- RAS*, **318**(4): 371–381. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2014.318.4.371>
- Doronin I.V., Dzhelali P.A., Lotiev K.Yu., Mazanaeva L.F., Mustafaeva G.A. and Bunyatova S.N. 2021.** Phylogeography of a *Darevskia (caucasica)* complex (Lacertidae: Sauria) based on the cytochrome *b* mitochondrial gene analysis. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **325**(1): 49–66. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.1.49>
- Doronin I.V., Tuniyev B.S. and Kukushkin O.V. 2013.** Differentiation and taxonomy of the rock lizards *Darevskia (saxicola)* complex (Sauria: Lacertidae) according to morphological and molecular analyses. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **317**(1): 54–84. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2013.317.1.54>
- Gauthier J.A., Kearney M., Maisano J.A., Rieppel O. and Behlke A.D.B. 2012.** Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. *Bulletin of the Peabody Museum Natural History*, **53**(1), 3–308. <https://doi.org/10.3374/014.053.0101>
- Kukushkin O., Ermakov O., Gherghel I., Lukonina S., Doronin I., Svinin A., Simonov E. and Jablonski D. 2021.** The mitochondrial phylogeography of the Crimean endemic lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae): hidden diversity in an isolated mountain system. *Vertebrate Zoology*, **71**: 559–576. <https://doi.org/10.3897/vz.71.e62729>
- Lotiev K.J. and Doronin I.V. 2011.** Vedenskaya lizard, *Darevskia caucasica venedica* (Darevsky et Roitberg, 1999): its study history, taxonomy and distribution. *Current Studies in Herpetology*, **11**(1/2), 48–54. [In Russian].
- Murtskhvaladze M., Tarkhnishvili D., Anderson C.L. and 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*, **15**(6): e0233680. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233680>
- Speybroeck J., Beukema W., Dufresnes C., Fritz U., Jablonski D., Lymberakis P., Martínez Solano I., Razzetti E., Vamberger M., Vences M., Vörös J. and Crochet P.A. 2020.** Species list of the European herpetofauna – 2020 update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica. *Amphibia-Reptilia*, **41**(2): 139–189. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10010>
- Tarkhnishvili D.M. 2012.** Evolutionary history, habitats, diversification and speciation in Caucasian rock lizards. In: O.P. Jenkins (Ed.). *Advances in Zoology Research*, 2. Nova Science Publishers, Hauppauge, 79–120.
- Tarkhnishvili D., Gabelaia M., Mumladze L. and Murtskhvaladze M. 2016.** Mitochondrial phylogeny of the *Darevskia saxicola* complex: two highly deviant evolutionary lineages from the easternmost part of the range. *Herpetological Journal*, **26**: 175–182.
- Tarkhnishvili D. and Iankoshvili G. 2023.** The farther, the closer: geographic proximity and niche overlap versus genetic divergence in Caucasian rock lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, blad034. doi. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blad034>
- 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]. <https://doi.org/10.24189/ncr.2017.002>
- Tuniyev B.S., Petrova T.V. and Lotiev K.Yu. 2023.** A new species of the genus *Darevskia* Arribas, 1999 from South Ossetia (Reptilia: Sauria: Lacertidae). *Russian Journal of Herpetology*, **30**(4): 237–248. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2023-30-4-237-248>