

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

© 2024 г. И. В. Доронин<sup>а,\*</sup>, М. А. Доронина<sup>а</sup>, К. Ю. Лотиев<sup>б,с</sup>,  
С. А. Луконина<sup>д</sup>, Л. Ф. Мазанаева<sup>е</sup>, К. Д. Мильто<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>б</sup>Сочинский национальный парк, Сочи, 354000 Россия

<sup>с</sup>Национальный парк “Кисловодский”, Кисловодск, 357700 Россия

<sup>д</sup>Пензенский государственный университет, Пенза, 440026 Россия

<sup>е</sup>Дагестанский государственный университет, Махачкала, 367025 Россия

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

Поступила в редакцию 03.07.2024 г.

После доработки 20.07.2024 г.

Принята к публикации 20.07.2024 г.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

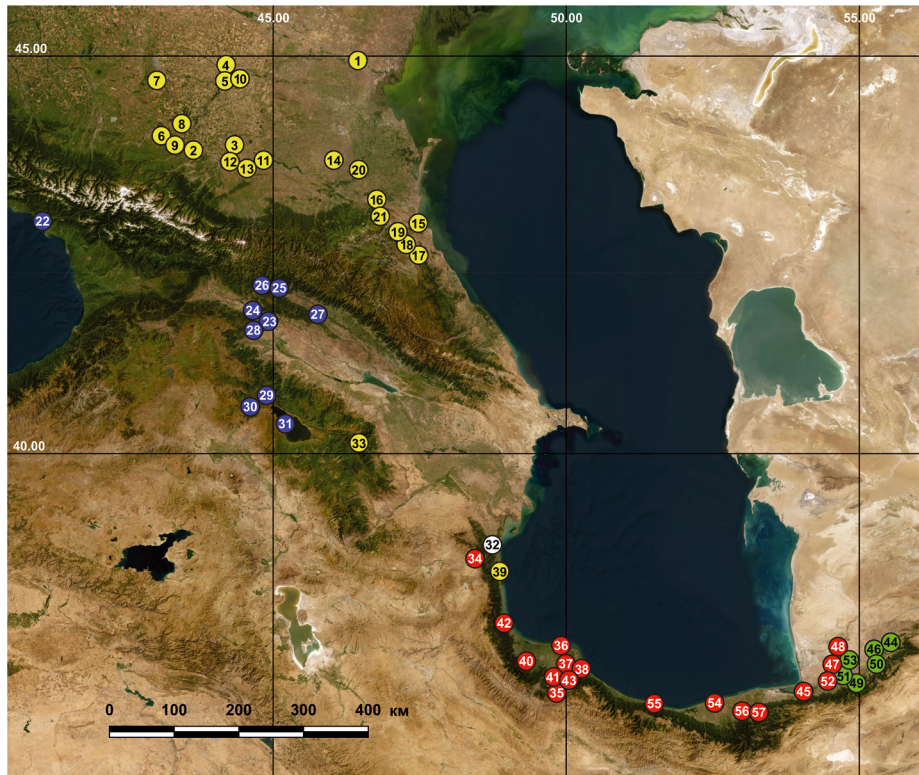
Для выделения геномной ДНК использованы части регенерированных хвостов или фаланги пальцев передних конечностей ящериц, фиксированные в 96% этаноле. 39 ваучерных экземпляра и фрагменты из тканей хранятся в коллекции лаборатории герпетологии Зоологического института РАН (ZISP и ZISP TS). В филогенетический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

Выделение тотальной ДНК было проведено стандартным солевым методом с лизированием протеиназой К (Aljanabi, Martinez, 1997). Для амплификации *cytb* использована пара праймеров GluDG 5' – GCC CCA AAA TAA GGA GAT GG – 3' и ThR5' – TAG TGA TGG GGG ATT AAA GC – 3' (Marzahn et al., 2016; Кукушкин и др., 2020) при следующих условиях: начальная денатурация 95°C (3 мин), затем 32 цикла (95°C – 30 с, 56°C – 30 с, 72°C – 90 с) и конечная элонгация 72°C (5 мин).

Для амплификации участка  $\beta$ -*fib* использована пара праймеров FIB-B17U5' – GGA GAA AAC AGG ACA ATG ACA ATT CAC – 3' и FIB-B17L 5' – TCC CCA GTA GTA TCT GCC ATT AGG GTT – 3' (Prychitko, Mooge, 1997) при следующих условиях: начальная денатурация 95°C (3 мин), затем 30 циклов (95°C – 30 с, 60°C – 30 с, 72°C – 50 с) и конечная элонгация 72°C (5 мин).

Реакционная смесь для ПЦР (25 мкл) содержала 50–100 нг ДНК, 0.5 мкМ каждого праймера, 0.2 мМ dNTPs, 1.5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 2.5 мкл 10× ПЦР буфера (10 мМ Tris-HCl, pH 8.3, 50 мМ KCl) и 2 ед. Taq-полимеразы (Thermo Scientific). Секвенирование проводилось на генетическом анализаторе ABI PRIZM 3500xL (Applied Biosystems).

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



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

RAxML (Стаматакис 2016) через CIPRES Science Gateway V. 3.3 ([http://www.phylo.org/sub\\_sections/portal/](http://www.phylo.org/sub_sections/portal/)) (Miller et al., 2010). Мы использовали инструмент RAxML-НРС BlackBox с 10000 итераций начальной загрузки и последующим поиском ML с использованием алгоритма General-Time-Reversible (GTR), гамма-распределенными скоростями замещения (GTR+G) для каждого раздела независимо. Для ВА использованы 5 млн генераций; статистическая надежность узлов ML-деревьев оценена путем бутстреп анализа (1500 псевдо-реплик). Устойчивость узлов дендограмм в случае Байесова анализа было оценено с помощью расчета апостериорных вероятностей. Уровень поддержки узлов 0.95 – высокий, 0.90–0.95 – средний, менее 0.90 – неподдержанный; значения бутстреп-поддержек в ML-анализе: более 75% – достоверная, 50–75% – тенденция, менее 50% – отсутствие поддержки (Felsenstein, 2004).

Выбор модели эволюции для нуклеотидных последовательностей осуществлен в программе MrModeltest 2.4 (Nylander, 2004) с использованием информационного критерия Акаике (AIC): для *cytb* – GTR+G, для  $\beta$ -*fib* – GTR+G.

Графические изображения деревьев получены с помощью программы FigTree 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>). Построение сети гаплотипов осуществлялось методом TCS в программе PopART (Leigh, Bryant, 2015). При анализе генетической изменчивости с использованием программы DnaSP v.5.10.01 (Librado, Rozas, 2009) вычислены следующие параметры: общее количество полиморфных позиций ( $S$ ), общее количество замен ( $\eta$ ), количество гаплотипов ( $H$ ), разнообразие гаплотипов ( $h$ ), разнообразие нуклеотидов на сайт ( $\pi$ ), среднее количество нуклеотидных замен ( $K$ ), значение теста Таджимы (Tajima's  $D$ ) и тест на нейтральность  $\Phi$  (Fu's  $F_s$ ). Генетические дистанции ( $p$ -дистанции) вычисляли в программе MEGA X.

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

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

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

Продолжение таблицы 1.

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

Продолжение таблицы 1

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

Окончание таблицы 1

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



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

## РЕЗУЛЬТАТЫ

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

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

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

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

иерархический подход<sup>1</sup>, то в нашем случае мы также получим деление на две клады, одна из которых образована тремя субкладами.

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

Относительно высокие значения  $h$  и низкие значения  $\pi$  у *L. strigata* характерны для популяций с быстрым ростом численности от изначально небольшого числа основателей в случае, когда прошло достаточное время для восстановления гаплотипической изменчивости за счет мутационного процесса, но недостаточное для того, чтобы накопились значительные различия между нуклеотидными последовательностями (Абрамсон, 2007). О возможном недавнем расселении полосатой ящерицы могут свидетельствовать также низкие значения других показателей генетического разнообразия ( $S$ ,  $\eta$ ,  $K$ ). Минимальные показатели гаплотипического и нуклеотидного разнообразия выявлены в кладе D. Отрицательные значения тестов на нейтральность Tajima's  $D$  и Fu's  $F_s$  (хотя они не являются статистически значимыми) также могут свидетельствовать об экспансивном росте популяции в прошлом и/или положительном отборе (Fu, 1997; Grant, 2015).

В нашем исследовании изменчивости фрагмента митохондриального гена первой субъединицы

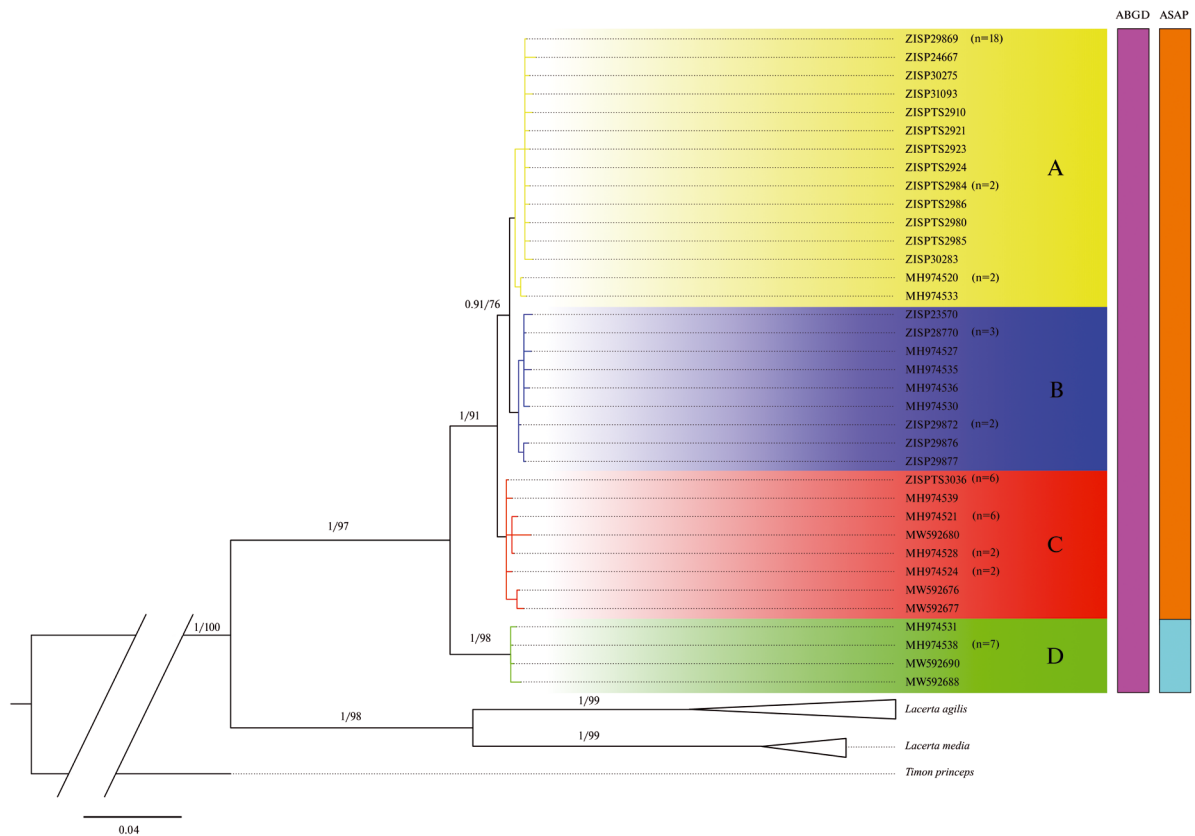
**Таблица 2.** Показатели генетического разнообразия в изученной выборке *Lacerta strigata* по данным анализа последовательностей фрагмента гена *cytb* (1143 п.н.)

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

Примечания.  $n$  – объем выборки,  $S$  – общее количество полиморфных позиций,  $\eta$  – общее количество замен,  $h$  – разнообразие гаплотипов,  $\pi$  – разнообразие нуклеотидов на сайт,  $K$  – среднее количество нуклеотидных замен, Tajima's  $D$  – значение теста Таджimy, Fu's  $F_s$  – значение теста на нейтральность Фу.

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

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



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

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

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

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

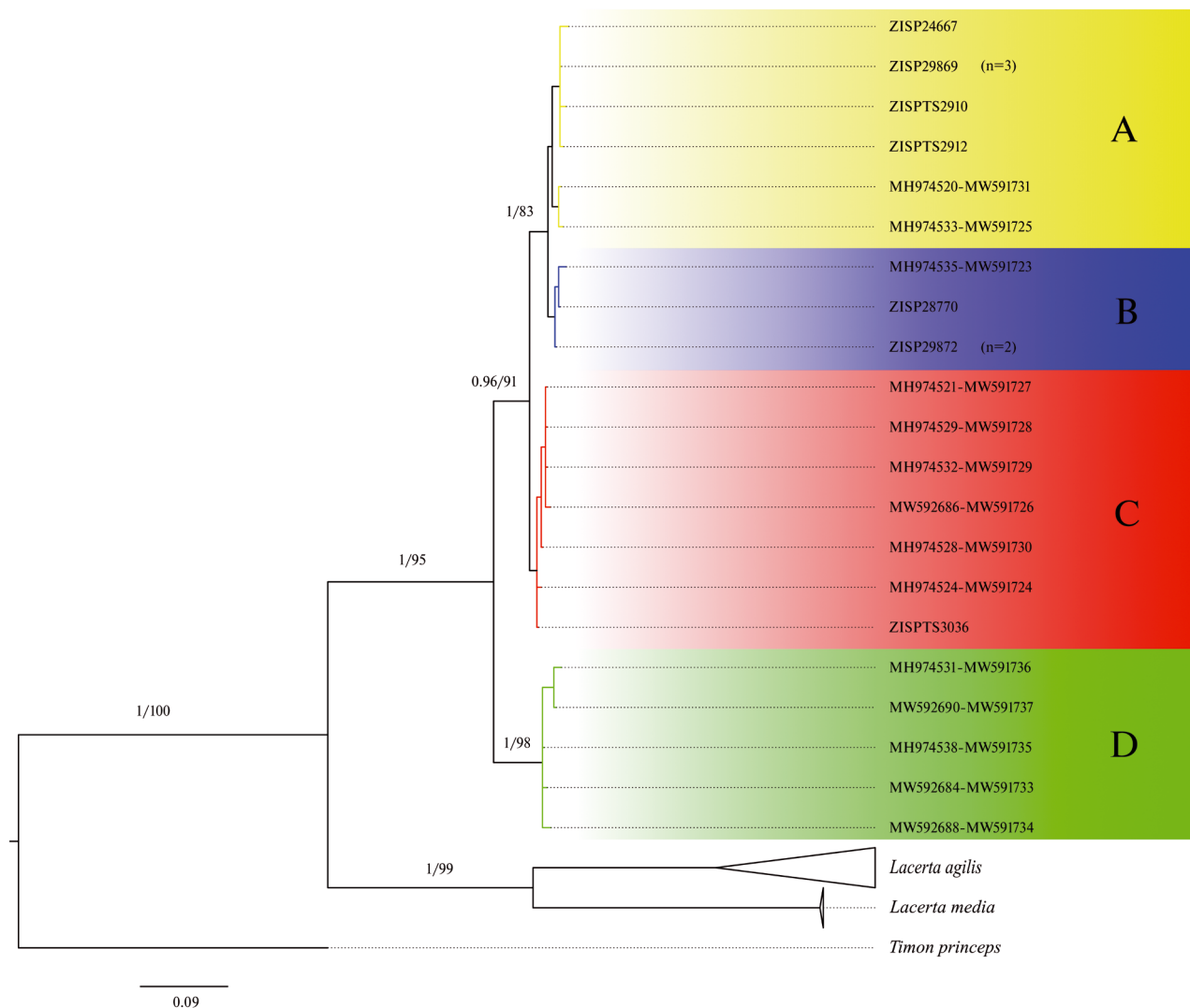
Анализ ASAP/ABGD показал наличие четкого разрыва между значениями популяционной изменчивости (threshold distance = 1.40%, barcoding gap = 3.40%). Применение данных алгоритмов позволило выявить в объеме *L. strigata* соответственно

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

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

### ОБСУЖДЕНИЕ

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

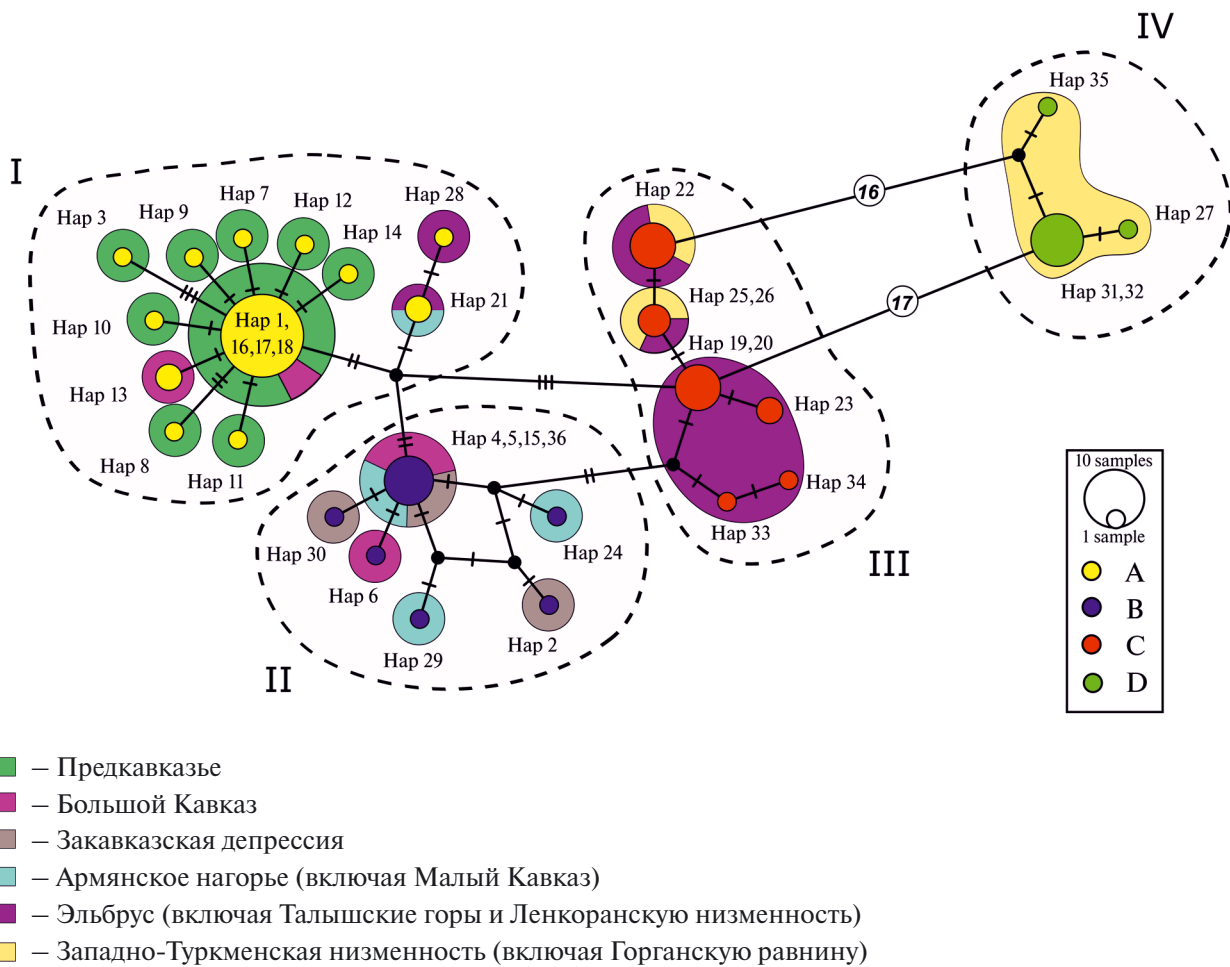


**Рис. 3.** Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta strigata* по результатам анализа *cytb* + *β-fib* (1626 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстрэп-поддержки (ВА/BS). Буквенные обозначения клад соответствуют таковым в табл. 1 и 2.

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

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

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



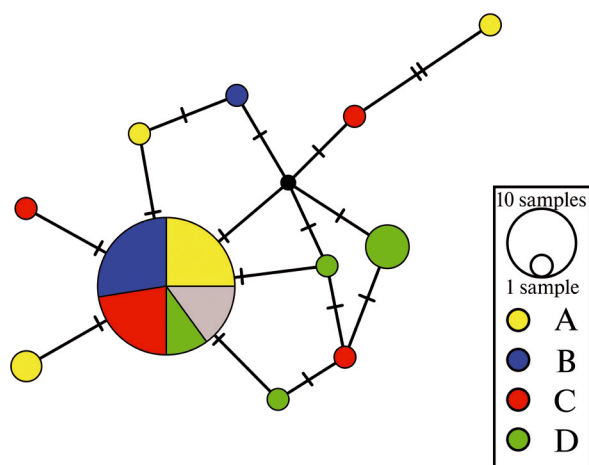
**Рис. 4.** Медианная сеть гаплотипов *cytb* представителей *Lacerta strigata* (1143 п.н.). Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип; размер значка пропорционален встречаемости в выборке, его цвет соответствует цвету клады на Рис. 1 и 2. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## БЛАГОДАРНОСТИ

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

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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



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

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

- Huelsenbeck J., Ronquist F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // *Bioinformatics*. V. 17. № 8. P. 754–755.
- Jablonski D., Mebert K., Masroor R., Simonov E., Kukushkin O., Abduraupov T., Hofmann S., 2023. The Silk Roads: phylogeography of Central Asian dice snakes (Serpentes: Natricidae) shaped by rivers in desert and mountain valleys // *Current Zoology*: zoad008. P. 1–13.
- Kornilios P., Thanou E., Lymberakis P., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Leaché A., 2019. Genome-wide markers untangle the green-lizard radiation in the Aegean Sea and support a rare biogeographical pattern // *Journal of Biogeography*. V. 46. Iss. 3. P. 552–567.
- Larsson A., 2014. AliView: A fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets // *Bioinformatics*. V. 30. № 22. P. 3276–3278.
- Maier A.-R.-M., Cupşa D., Ferentş S., Cadar A.-M., 2022. New records of *Darevskia praticola* at the northern limit of its distribution range in Romania // *Herpetozoa*. Iss. 35. P. 45–50.
- Marzahn E., Mayer W., Joger U., Ilgaz Ç., Jablonski D., Kindler C., Kumlutaş Y., Nistri A., Schneeweiss N., Vamberger M., Žagar A., Fritz U., 2016. Phylogeography of the *Lacerta viridis* complex: mitochondrial and nuclear markers provide taxonomic insights // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 54. № 2. P. 85–105.
- Miller M.A., Pfeiffer W., Schwartz T., 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees // *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, New Orleans, LA, USA. P. 1–8.
- Palcu D.V., Patina I.S., Şandric I., Lazarev S., Vasiliev I., Stoica M., Krijgsman W., 2021. Late Miocene megalake regressions in Eurasia // *Scientific Reports*. V. 11. № 1. 11471.
- Popov S.V., Rogl F., Rozanov A.Y., Steininger F.F., Shcherba I.G., Kovac M. (Eds), 2004. Lithological-paleogeographic maps of Paratethys. 10 maps late Eocene to Pliocene. Scale: 1:5000000. Stuttgart: Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 46 p.
- Popov S.V., Shcherba I.G., Ilyina L.B., Nevesskaya L.A., Paramonova N.P., Khondkarian S.O., Magyar I., 2006. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 238. Iss. 1–4. P. 91–106.
- Prychitko T.M., Moore W.S., 1997. The utility of DNA sequences of an intron from the  $\beta$ -fibrinogen gene in phylogenetic analysis of woodpeckers (Aves: Picidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 8. № 2. P. 193–204.
- Ronquist F., Huelsenbeck J. Ph. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. V. 19. № 12. P. 1572–1574.
- Roytberg E.S., 1994. A comparative study of intra- and inter-population variation in two sympatric lizards, *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* in Daghestan // *Russian Journal of Herpetology*. V. 1. № 1. P. 77–85.
- Rustamov A.K., Shammakov S.M., 1982. On the herpetofauna of Turkmenistan // *Vertebrata Hungarica*. V. 21. P. 215–226.
- Rykena S., 1996. Experimental interspecific hybridization in the genus *Lacerta* // *Israel Journal of Zoology*. V. 42. P. 171–184.
- Saberi-Pirooz R., Rajabi-Maham H., Ahmadzadeh F., Kia-bi B.H., Javidkar M., Carretero M.A., 2021. Pleistocene climate fluctuations as the major driver of genetic diversity and distribution patterns of the Caspian green lizard, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 // *Ecology and Evolution*. V. 11, Iss. 11. P. 6927–6940.
- Sborshchikov I.M., Savostin L.A., Zonenshan L.P., 1981. Present plate tectonics between Turkey and Tibet // *Tectonophysics*. V. 79. Iss. 1–2. P. 45–73.
- Schmidtler J.F., 1986. Orientalische Smaragdeidechsen: 1. Zur Systematik und Verbreitung von *Lacerta viridis* in der Türkei // *Salamandra*. V. 22. № 1. P. 29–46.
- Sindaco R., Jeremčenko V.K., 2008. The Reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated Checklist and Distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Latina (Italy): Edizioni Belvedere. 579 p.
- Shcherbak [Szczerbak] N.N., 1994. Zoogeographic analysis of the reptiles of Turkmenistan. In: Fet V., Atamura-dov K.I. (eds). *Biogeography and Ecology of Turkmenistan*. Monographiae Biologicae. Dordrecht: Springer. P. 307–328.
- Tuck R.J., jun., 1971. Amphibians and reptiles from Iran in the United States National Museum collection // *Bulletin Maryland Herpetological Society*. V. 7. № 3. P. 48–85.
- Tuniyev B., Ananjeva N., Agasyan A., Orlov N., Tuniyev S., Anderson S. 2009. *Lacerta strigata* (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T157287A114558813. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T157287A5070727.en>. Accessed on 09 October 2022.
- Tuniyev B.S., 1990. On the Independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile Speciation // *Asiatic Herpetological Research*. V. 3. P. 67–84.
- Tuniyev B.S., 1995. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian isthmus and its main xerophylous refugia // *Russian Journal of Herpetology*. V. 2. № 2. P. 95–119.
- Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Aghasyan A.L., 2019. Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution, conservation. St. Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press. 276 p.
- Van Baak C.G.C., Grothe A., Richards K., Stoica M., Aliyeva E., Davies G.R., Kuiper K.F., Krijgsman W., 2019. Flooding of the Caspian Sea at the intensification of Northern Hemisphere Glaciations // *Global and Planetary Change*. V. 174. P. 153–163.

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

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

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