



УДК 575+598.1

## ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И СИСТЕМАТИКА СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ КОМПЛЕКСА *DAREVSKIA (SAXICOLA)* (SAURIA: LACERTIDAE) ПО ДАННЫМ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО И МОЛЕКУЛЯРНОГО АНАЛИЗОВ

И.В. Доронин<sup>1\*</sup>, Б.С. Туниев<sup>2</sup> и О.В. Кукушкин<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. 1, e-mail: ivdoronin@mail.ru

<sup>2</sup>Сочинский национальный парк, Россия, 354000, Краснодарский край, Сочи, ул. Московская, 21, e-mail: btuniyev@mail.ru

<sup>3</sup>Карадагский природный заповедник НАН Украины, Украина, 98188, автономная республика Крым, Феодосия, пгт. Курортное, ул. Науки, 24, e-mail: vipera\_kuk@pochta.ru

### РЕЗЮМЕ

Результаты статистического анализа морфологических признаков шести распространенных на Кавказе и в Крыму форм скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)*, наряду с данными исследования изменчивости фрагмента гена цитохром *b* митохондриальной ДНК, указывают на глубокую дифференциацию внутри этого комплекса, говорят в пользу видовой самостоятельности *D. szczerbaki* (Lukina, 1963) и обособленности недавно описанного таксона *D. brauneri myusserica* Doronin, 2011. Вместе с тем внутривидовая изменчивость *D. brauneri* (Méhely, 1909) позволяет выделить только две валидные формы подвидового статуса: *D. b. brauneri* и *D. b. myusserica*. По нашему мнению, *Lacerta saxicola darevskii* Szczerbak, 1962 (= *D. brauneri darevskii*) должна рассматриваться как младший синоним *D. b. brauneri*. Обсуждаются возможные сценарии происхождения форм комплекса.

**Ключевые слова:** комплекс *Darevskia (saxicola)*, цитохром *b*, филогения, систематика, Кавказ, Крым

## DIFFERENTIATION AND TAXONOMY OF THE ROCK LIZARDS *DAREVSKIA (SAXICOLA)* COMPLEX (SAURIA: LACERTIDAE) ACCORDING TO MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR ANALYSES

I.V. Doronin<sup>1\*</sup>, B.S. Tuniyev<sup>2</sup> and O.V. Kukushkin<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Zoological institute of the Russian Academy of Sciences, Russia, 199034, St.-Petersburg, Universitetskaya Emb. 1, e-mail: ivdoronin@mail.ru

<sup>2</sup>Sochi National Park, Russia, 354000, Sochi, Moscovskaya str., 21, e-mail: btuniyev@mail.ru

<sup>3</sup>Karadagh Nature Reserve of Ukrainian National Academy of Sciences, Ukraine, 98188, Theodosiya, Kurortnoe, Nauki str., 24, e-mail: vipera\_kuk@pochta.ru

### ABSTRACT

The results of statistical analysis of morphological characters and the study of the cytochrome *b* gene variability (mtDNA) of rock lizards of the *Darevskia (saxicola)* complex distributed in the Caucasus and the Crimea, have shown significant differentiation within this complex, assuming specific independence of *D. szczerbaki* (Lukina, 1963) and subspecific status of recently described *D. brauneri myusserica* Doronin, 2011. According to our data, within *D. brauneri* (Méhely, 1909) only two forms of subspecific status can be distinguished, namely *D. b. brauneri* and *D. b. myusserica*. In our opinion, *Lacerta saxicola darevskii* Szczerbak, 1962 (= *D. brauneri darevskii*) should be considered to be a junior synonym of *D. b. brauneri*. The possible scenarios of range formation in the *Darevskia (saxicola)* complex are discussed.

**Key words:** *Darevskia (saxicola)* complex, cytochrome *b*, phylogeny, systematic, Caucasus, Crimea

\*Автор-корреспондент / Corresponding author

**ВВЕДЕНИЕ**

Систематика скальных ящериц, входящих в комплекс *Darevskia (saxicola)* рода *Darevskia* Arribas, 1997, активно разрабатывается. На сегодняшний день в объеме этого комплекса принято рассматривать шесть форм: *Darevskia saxicola*, *D. lindholmi*, *D. b. brauneri*, *D. b. darevskii*, *D. [brauneri] szczerbaki* и *D. b. myusserica* (Доронин 2011а, 2012).

Первой из их числа с территории Кисловодска Ставропольского края была описана собственно скальная ящерица, *Lacerta saxicola* Eversmann, 1834. Типовая серия ящерицы Браунера, *L. s. brauneri* Méhely, 1909 включала экземпляры, собранные на южном макросклоне Западного Кавказа: по дороге между Адлером и Романовском (старое название пос. Красная Поляна), из Романовска и с перевала Псеашхо (Méhely 1909). После выделения лектотипа (Доронин 2012) типовой территорией этой формы следует считать пос. Красная Поляна Краснодарского края.

Единственный представитель комплекса, обитающий за пределами Кавказского перешейка (в Горном Крыму) – ящерица Линдгольма, *L. s. lindholmi*. Принято считать (Щербак 1962; Даревский 1967; MacCulloch et al. 2000; и др.), что авторами описания данной формы являются Ланц и Сирен (Lantz and Sugén 1936). Проведенная таксономическая ревизия (Доронин 2012) позволила установить, что в действительности авторство описания принадлежит Щербаку. Типовая территория *L. s. lindholmi* Szczerbak, 1962 по месту сбора выделенного лектотипа – г. Ялта на Южном Берегу Крыма.

В указанной работе Щербака (1962), посвященной скальным ящерицам Северного Кавказа и Крыма, приводится и описание нового кавказского подвида – *L. s. darevskii* Szczerbak, 1962 (типовая территория – пос. Ходжох, Адыгея). Спустя год Лукиной (1963) было опубликовано описание *L. s. szczerbaki* Lukina, 1963 с территории г. Анапа Краснодарского края.

Аррибас (Arribas 1999), выделив скальных ящериц в описанный им род *Darevskia* с типовым видом *D. saxicola*, подразделил его на ряд видовых групп, среди которых была и «*saxicola*». В состав этой группы были включены *D. saxicola*, *D. lindholmi*, *D. clarkorum* (Darevsky et Vedmederja, 1977) и *D. dryada* (Darevsky et Tuniyev, 1997), причем включение двух последних видов ставилось

под сомнение. Вероятно, это было связано с тем, что ранее *D. clarkorum* была включена в комплекс «*Lacerta caucasica*» (= *Darevskia (caucasica)*) (Murphy et al. 1996).

Анализ изменчивости 35 аллозимных локусов девяти популяций всех известных на тот момент подвигов *D. saxicola* позволил повысить таксономический статус *D. lindholmi* и *D. brauneri* до видового. *D. lindholmi* и *D. saxicola* s. str. рассматривались как монотипические виды, а *D. brauneri* включал три подвида: *D. b. brauneri*, *D. b. darevskii* и *D. b. szczerbaki*. При этом выборки ящерицы Браунера и Даревского продемонстрировали минимальные генетические различия, а у популяции ящерицы Щербака были выявлены уникальные наборы аллелей (MacCulloch et al. 2000).

Последней на сегодняшний день описанной формой комплекса является мюссерская ящерица, *D. b. myusserica* Doronin, 2011 – узкоареальный эндемик, известный с приморских обрывов Мюссерской возвышенности (типовая территория) и Гагрского карниза Абхазии (Доронин 2011а). При этом ранее эти популяции были отнесены к *D. b. szczerbaki* (Milton et al. 2010).

Примечательной является работа Соколенко (1992), в которой делается вывод о видовом статусе скальных ящериц (*Lacerta saxicola* ssp.) из района оз. Лиманчик (= Малый Лиман, Анапский р-н, Краснодарский край), традиционно относимых к *D. [brauneri] szczerbaki*. Кроме того, сама *D. [brauneri] szczerbaki* в последние годы рассматривается рядом исследователей как самостоятельный вид (Туниев 2008; Акатов и др. 2009; Туниев и др. 2009; Tuniyev and Tuniyev 2012). Заметим, что еще в работе Трофимова (1981) приводятся результаты кластерного анализа 916 экз. скальных ящериц, среди которых выборка «*Lacerta saxicola szczerbaki*» из Анапы показала крайнюю морфологическую дистанцированность: «Выборки из Анапы и хребта Каменное море (по-видимому, автор не смог идентифицировать собранную здесь альпийскую ящерицу, *D. alpina* (Darevsky, 1967) – прим. авторов) наиболее сильно отличаются друг от друга и от всех других выборок *Lacerta saxicola*, при этом различия между ними превышают даже различия между скальной и куринской (*D. portschinskii* (Kessler, 1878), – прим. авторов) ящерицами» (Трофимов 1981, с. 9), однако, таксономическая ревизия комплекса не входила в задачи автора.

Еще одним нерешенным вопросом остаются родственные взаимоотношения двух трудно различимых форм со спорным таксономическим статусом – *D. b. brauneri* и *D. b. darevskii* (Туниев 2005). Результаты проведенных нами морфологического и хорологического (с применением ГИС-технологий) анализов показали высокое морфологическое сходство этих подвидов при значительном перекрытии их потенциальных ареалов (Доронин 2011а, б).

Анализ филогении комплекса *Darevskia (saxicola)* по данным изучения изменчивости фрагмента митохондриального гена цитохром *b (cyt b)* был дан в работе Фу (Fu 1999). Однако выводы этого автора носят предварительный характер (например, отнесение *D. alpina* и *D. praticola* к кладе «*saxicola*»), а построенные филогенетические древа полностью не разрешают филогенетические связи между исследованными представителями рода *Darevskia*. Вероятными причинами неоднозначности выводов является ограниченный материал, использованный в данной работе, его происхождение из зон гибридизации, а также возможные ошибки в видовой и подвидовой идентификации ящериц.

Нерешенным остался вопрос таксономического взаимоотношения представителей комплекса и при использовании молекулярных маркеров RAPD (Рябинина 1999; Гречко 2000).

Отмеченные разногласия свидетельствуют об актуальности продолжения исследований филогенетических взаимоотношений между членами комплекса *Darevskia (saxicola)* с использованием как классических методов изучения внешней морфологии, так и современных молекулярно-генетических маркеров.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Морфологический анализ.** При изучении внешней морфологии были использованы 237 экземпляров ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* из коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) (ZIN), Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Киев) (NMNH), Сочинского национального парка (Сочи) (SNP) и Зоологического музея Ставропольского государственного университета (Ставрополь) (ЗМСГУ) (Табл. 1; Рис. 1, 2). Полевые наблюдения и сборы проводили в

1999–2011 гг. на территории Ставропольского и Краснодарского краев, в Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкесии, Адыгее, Абхазии, а также в Крыму.

При описании внешней морфологии скальных ящериц за основу была взята схема из монографии Даревского (1967), дополненная рядом признаков, предложенных другими авторами (Туниев и Островских 2006; Arnold et al. 2007). Промеры, мм: L. – длина тела от кончика морды до клоакальной щели; Pil. – расстояние от кончика морды до заднего края теменных щитков; Lt. с. – наибольшая ширина головы на уровне барабанных щитков; Al. с. – высота головы на уровне затылочного щитка. Фолидоз: G. – число горловых чешуй по линии между серединой воротника и соединением нижнечелюстных щитков; Sq. – число спинных чешуй в одном поперечном ряду вокруг середины тела; P. fm. – число бедренных пор (слева – справа); Lab. – число верхнегубных щитков (слева – справа); F. l. – число верхнегубных щитков спереди от подглазничного; S. l. – число нижнегубных щитков (слева – справа); Mas. – наличие и размер центральновисочного щитка; Mas./Tum. – число чешуй в наиболее узком месте между центральновисочным и барабанным щитками (слева – справа); Sup. gran. – число гранул между верхнересничными и надглазничными щитками (слева – справа), а также наличие разрывов в их ряду; Supracil. – число чешуй вдоль края теменного за верхневисочным щитком; Col. – число увеличенных щитков в горловом воротнике; Pr. an.1 (Scuta preanalia) – число прианальных щитков в первом ряду; P. an.2 – число увеличенных прианальных щитков. В связи с тем, что 79% особей имели регенерированный или поврежденный хвост, такие промеры, как длина нерегенерированного хвоста (L. cd.) и общая длина тела (L. tot. = L. + L. cd.) не были включены в статистический анализ.

Все промеры выполнены первым автором с использованием штангенциркуля с точностью до 0.1 мм; изучение фолидоза произведено под стереоскопическим микроскопом МСП-1. Полученные данные обрабатывали отдельно для самок и самцов с использованием программы Statistica 6.0.

В качестве внешней группы при кластерном анализе была использована луговая ящерица *Darevskia p. praticola* (Eversmann, 1834): ZIN 22125, 15 экземпляров, ZIN 23562, 10 экземпляров, Ставропольский край, Россия.

**Таблица 1.** Коллекционные экземпляры ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)*, использованные при морфологическом анализе.  
**Table 1.** Specimens of lizards of *Darevskia (saxicola)* complex, used in the morphological analysis.

Номер точки на Рис. 1 и 2 (Number of points on Figs. 1 and 2)	Коллекционный номер (Collection number)	Кол-во экз. (Number of specimens)	Место сбора (Locality)	Дата сбора (Date of collection)	Коллектор (Collector)
<i>Darevskia saxicola</i>					
16	ZIN 16912	10	Россия, Карачаево-Черкесия, Карачаевский р-н, пос. Коста Хетагурова (Russia, Karachay-Cherkessia, Karachai District, Costa Khetagurov Village)	8.08.1915	Крыжановский, Богданов-Катьков (Kryzhanovskiy, Bogdanov-Kat'kov)
17	ZIN 23563	17	Россия, Ставропольский кр., Предгорный р-н, ущелье р. Аlikоновка выше пос. Зеленогорский (Russia, Stavropol Territory, Predgorniy District, gorge Alikonovka River, near Zelenogorsk Village)	4.07.2005	К.Ю. Лотиев, К.Д. Мильто (K.J. Lotiev, K.D. Milto)
	ZIN 25729-25732	4	Россия, Ставропольский кр., г. Кисловодск, южный отрог хребта Боргустан (Russia, Stavropol Territory, Kislovodsk, southern spur of Borgustan Ridge)	27.07.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
<i>Darevskia lindholmi</i>					
18	ZIN 23082	6	Украина, Крым, Симферопольский р-н, с. Кизил-Коба (=Красные пещеры) (Ukraine, Crimea, Simferopol District, Kizil-Koba (=Krasnye peshery) Village)	18.07.1879	К.Ф. Кесслер (K.F. Kessler)
	ZIN 23083	1		18.08.1879	
21	ZIN 23086	1	Украина, Крым, Бахчисарайский р-н, с. Яни-Сала (=Новополе) (Ukraine, Crimea, Bakhchisarai district, Jani-Sala (=Novopol'e) Village)	13.05.1878	
19	ZIN 3137	1	Украина, Крым, Симферопольский р-н, с. Карагач (=Кизиловка) (Ukraine, Crimea, Simferopol District, Karagach (=Kizilovka) Village)	1864	Кушакевич (Kushakevich)
26	ZIN 16345	3	Украина, Крым, Севастопольский горсовет, с. Байдары (=Орлиное) (Ukraine, Crimea, Sevastopol City Council, Baidary (=Orlinoe) Village)	14.06.1930	С.А. Чернов (S.A. Chernov)
22	ZIN 17082	7	Украина, Крым, Бахчисарайский р-н, каньон р. Розовая (Ukraine, Crimea, Bakhchisarai District, Canyon Rozovaya River)	08.1949	
23	NMNH SR 2057	1	Украина, Крым, Ялтинский горсовет, окр. г. Ялта (Ukraine, Crimea, Yalta City Council, near Yalta)	18.05.1961	Н.Н. Щербак (N.N. Szczerbak)
24	NMNH SR 2104	2	Украина, Крым, Ялтинский горсовет, г. Алушка (Ukraine, Crimea, Yalta City Council, Alupka)	10.08.1961	
	ZIN 23085	2		18.07.1879	К.Ф. Кесслер (K.F. Kessler)
25	ZIN 9628	2	Украина, Крым, Ялтинский горсовет, д. Мухалатка (=пос. Санаторное) (Ukraine, Crimea, Yalta City Council, Mukhalatka (=Sanatornoe) Village)	06.1900	Агеенко (Ageenko)
27	ZIN 20699	2	Украина, Крым, г. Севастополь, мыс Фиолент (Ukraine, Crimea, Sevastopol, Fiolent Cape)	10.08.1996	
20	ZIN 22626	1	Украина, Крым, Алуштинский горсовет, ниже Ангарского перевала и Кутузовского вдхр. (Ukraine, Crimea, Alushta City Council, below the Angarskyi Pass and Kutuzovskoe Reservoir)	6.08.1997	С.Н. Литвинчук (S.N. Litvinchuk)

Таблица 1. Продолжение  
Table 1. Continued

Номер точки на Рис. 1 и 2 (Number of points on Figs. 1 and 2)	Коллекционный номер (Collection number)	Кол-во экз. (Number of specimens)	Место сбора (Locality)	Дата сбора (Date of collection)	Коллектор (Collector)
<i>Darevskia brauneri brauneri</i>					
12	ZIN 17066	7	Абхазия, Ясочка близ Сухума (Abkhazia, Yasochka near Sukhum)	7.06.1914	Л.А. Ланц (L.A. Lantz)
7	ZIN 17439	14	Россия, Краснодарский кр., Адлерский р-н, окр. пос. Красная Поляна (Russia, Краснодар Territory, Adler District, near Krasnaya Polyana)	10.07.1961	
13	ZIN 18380	13	Абхазия, Гулрыпшский р-н, окр. с. Цебельда (=Цабал) (Abkhazia, Gulripsh District, near Tsebelda (= Tsabal) Village)	29.07.1973	И.С. Даревский (I.S. Darevsky)
14	ZIN 19307	7	Грузия, Рача-Лечхуми и Квемо-Сванети, пос. Чихареши (Georgia, Racha-Lechkhumi and Kvemo Svaneti, Chihareshi Village)	9.08.1979	
15	ZIN 19433	10	Южная Осетия, Дзауский р-н, оз. Эрцо (South Ossetia, Dzau District, Ertso Lake)	7.08.1979	
9	ZIN 19492	8	Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица (Abkhazia, Gudauta District, Riza Lake)	29.07.1980	М.А. Баκραдзе (M.A. Bakradze)
12	ZIN 23078, 23088	5	Абхазия, окр. г. Сухум (Abkhazia, near Sukhum)	16.08.1912	Н.С. Дороватовский (N.S. Dorovatovskiy)
7	ZIN 25726-25728	3	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, скальные обнажения долины р. Мзымта, район Красной Поляны (Russia, Краснодар Territory, Adler District, rocky outcrops of Mzymta Valley, near Krasnaya Polyana)	20.08.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
8	ZIN 25805-25807	3	Абхазия, Гагрский р-н, окр. пос. Гантиади (=Цандрыпш), ущелье р. Хашупса (Abkhazia, Gagra District, near Gantiadi (= Tsandrypsh) Village, gorge of Hashupsa River)	6,7, 10.10.1977	Л.Я. Боркин (L.J. Borokin)
	ZIN 25815	1	Абхазия, Гагрский р-н, ущелье р. Хашупса, крепость Хашупса (Abkhazia, Gagra District, gorge of Hashupsa River, fortress Hashupsa)	10.10.1977	
9	SNP 1194	7	Абхазия, Гудаутский р-н, ущелье р. Юпшара (=Юпсара) (Abkhazia, Gudauta District, gorge of Yupshara (= Yupsara) River)	25.07.2001	Б.С. Туниев (B.S. Tuniyev)
<i>Darevskia brauneri darevskii</i>					
5	ZIN 20109	11	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, пос. Никель (Russia, Adygea, Maikop District, Nickel Village)	06.1976	Г.П. Лукина (G.P. Lukina)
3	ZIN 25735-25741	7	Россия, Краснодарский край, г. Туапсе (Russia, Краснодар Territory, Tuapse)	18.08.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
6	ZIN 25833-25835	3	Россия, Краснодарский край, окр. г. Сочи (Russia, Краснодар Territory, near Sochi)	1998	Экспедиция ИМБ РАН (expedition of the Institute of Molecular Biology)
4	NMNH Re 1, 1/16, 1/22, 1/31, 1/33, 1,62	6	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, ст-ца Ходжох (Russia, Adygea, Maikop District, Hodzhoh Village)	7-8.06.1961	Н.Н. Щербак (N.N. Szczerbak)
	ЗМСГУ 2533/R-1000, 2534/R-1001	2	Россия, Адыгея, Майкопский р-н, ущелье р. Руфабго (Russia, Adygea, Maikop District, gorge Rufabgo River)	26.09.2004	И.В. Доронин, (I.V. Doronin)



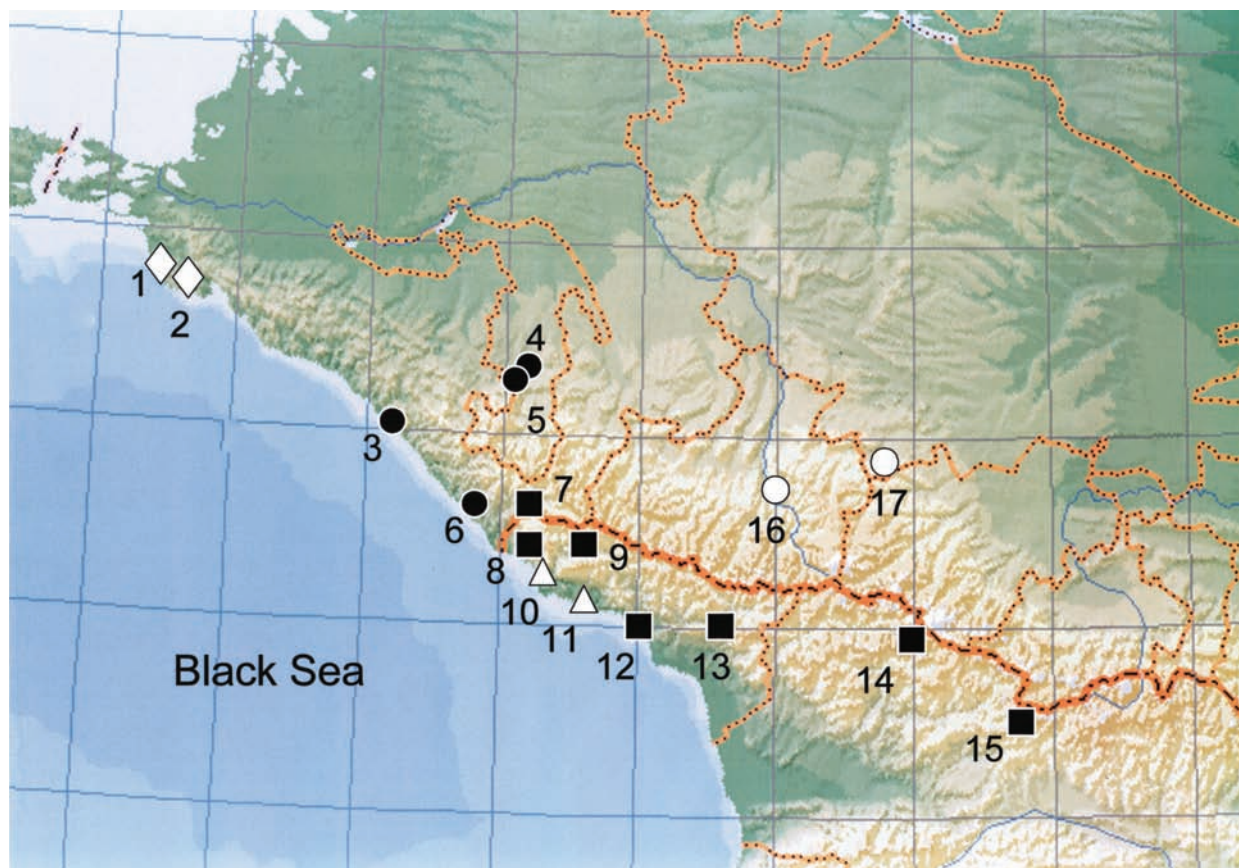
Таблица 1. Продолжение  
Table 1. Continued

Номер точки на Рис. 1 и 2 (Number of points on Figs. 1 and 2)	Коллекционный номер (Collection number)	Кол-во экз. (Number of specimens)	Место сбора (Locality)	Дата сбора (Date of collection)	Коллектор (Collector)
<i>Darevskia brauneri myusserica</i>					
10	ZIN 17053	1	Абхазия, г. Гагры (Abkhazia, Gagra)	1911	Л.А. Ланц (L.A. Lantz)
	ZIN 17913	10		28.10.1937	
	ZIN 17914	11		15.06.1937	Л.И. Хозацкий (L.I. Khosatzky)
	ZIN 17981	3		22.09.1937	
11	ZIN 24397	1	Абхазия, Гагрский р-н, приморские обрывы Мюссерской возвышенности (Abkhazia, Gagra District, cliffs of Myussera Upland)	08.2006	М.В. Пестов, К.Д. Мильто (M.V. Pestov, K.D. Milto)
	ZIN 25816-25818	3		5-6.07.2008	О.С. Безман-Мосейко (O.S. Bezman-Moseyko)
	ZIN 25964-25971	7		17, 19.07.2010	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
<i>Darevskia [brauneri] szczerbaki</i>					
1	ZIN 21773	9	Россия, Краснодарский край, г. Анапа (Russia, Краснодар Territory, Anapa)	23.10.2000	К.Д. Мильто, М.Г. Парамонов (K.D. Milto, M.G. Paramonov)
	ZIN 25747-25750	4		14.08.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
2	ZIN 20547	2	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, с. Абрау-Дурсо, окр. оз. Малый Лиман (=Лиманчик) (Russia, Краснодар Territory, Novorossiysk, Abrau-Durso Village, near Malyy Lyman (=Limanchik) Lake)	12.07.2010	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
	ZIN 25962, 25963	14		06-08.1990	А.В. Соколенко (A.V. Sokolenko)

**Молекулярно-генетический анализ.** При изучении филогении скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* было использовано 27 экземпляров (18 локалитетов) из которых нуклеотидные последовательности от 22 экземпляров были получены первым автором в ходе работы и депонированы в Генбанк (JX 041604 – JX 041625), а остальные пять экземпляров – взяты из Генбанка (Табл. 2; Рис. 3, 4). В качестве внешних групп при филогенетическом анализе были взяты последовательности *cyt b* экземпляров *D. praticola* (LPU 88612) и армянской ящерицы, *D. armeniaca* (Méhely, 1909) (AF 147799).

Выделение ДНК из мышц и печени, фиксированных в 70% и 96% этаноле, проводили солевым методом (NaCl) (Miller et al. 1988). Для амплифи-

кации *cyt b* были разработаны праймеры, специфичные к скальным ящерицам: прямой LgLu – 5' AACRCYGTGTGTMTTCAACTA 3' и обратный RtHr – 5' GGYTTACAAGACCAGYGCSTTT 3'. При постановке ПЦР объем реакционной смеси (20 мкл) содержал 2 мкл ДНК (100нг/мкл); 10 mM каждого праймера; 10 x ПЦР буфера (Pack.size 5 мкл); 2.5 mM MgCl<sub>2</sub>; 0.25 mM dNTP (для каждого из олигонуклеотидов); 0.2 ед/мкл *Taq*-полимеразы (Helicon) и ddH<sub>2</sub>O до необходимого объема. ПЦР проводили в термоциклере ABI 2700 (Applied Biosystem) по следующему протоколу: предварительная денатурация 5 мин при 94 °C, последующие 30 циклов (15 сек при 94 °C, 30 сек при 50 °C, 1 мин при 72 °C) и конечная элонгация 5 мин при 72 °C. Продукты амплификации визуализировали



**Рис. 1.** Пункты сбора экземпляров, использованных при морфологическом анализе: *Dareskia saxicola* (белый круг), *D. b. brauneri* (черный квадрат), *D. b. darevskii* (черный круг), *D. b. myusserica* (белый треугольник) и *D. [brauneri] szczyrbaki* (белый ромб) на Кавказе (нумерация соответствует таковой в Табл. 1).

**Fig. 1.** Collection sites of specimens used in the morphological analysis: *Dareskia saxicola* (white circle), *D. b. brauneri* (black square), *D. b. darevskii* (black circle), *D. b. myusserica* (white triangle), and *D. [brauneri] szczyrbaki* (white diamond) in the Caucasus (numbering corresponds to that in Table 1).

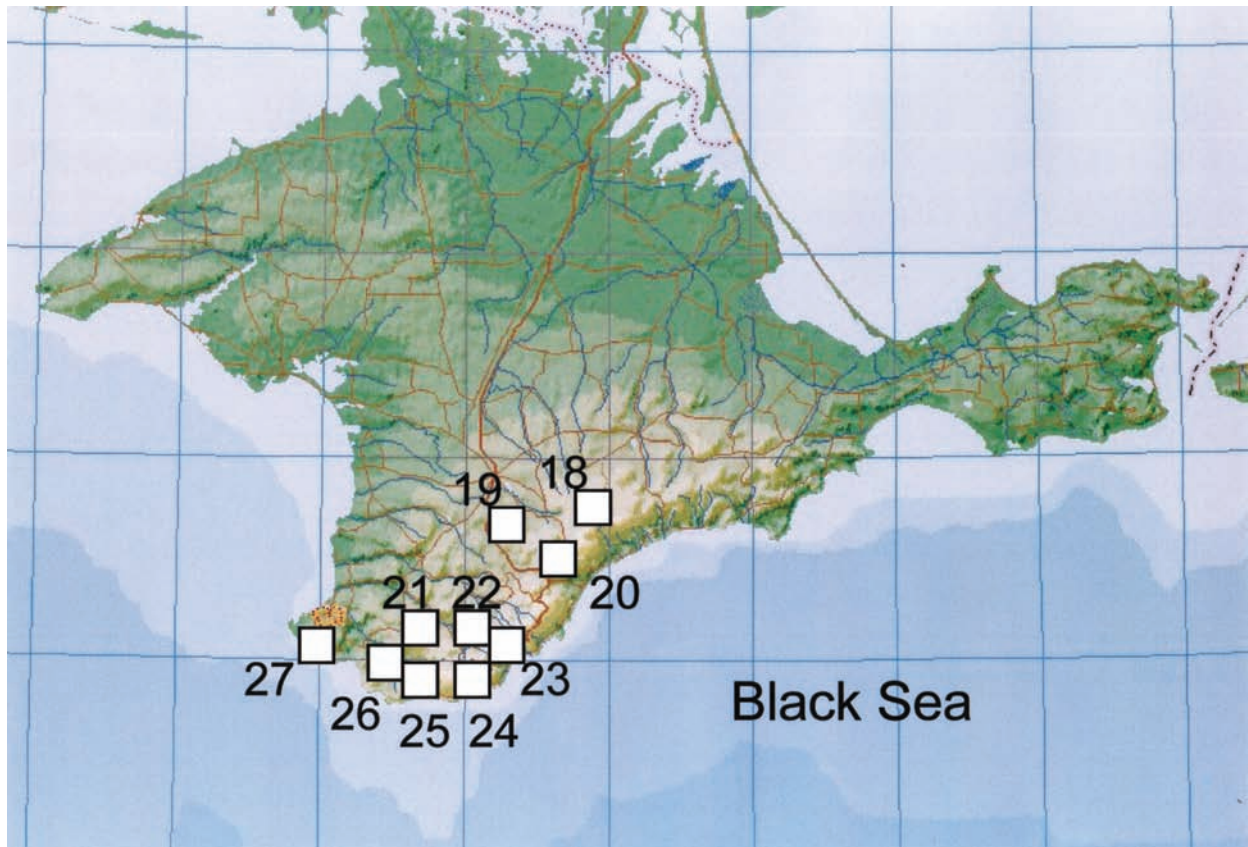
с помощью электрофореза в 1.5% агарозном геле с добавлением бромистого этидия и очищали с использованием набора Omnix согласно инструкции производителя. Секвенирование проводили в обе стороны с использованием тех же праймеров, что и для амплификации. Определение последовательностей нуклеотидов *cyt b* проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystem) с использованием наборов BigDye v.3.1. в Лаборатории молекулярно-генетической систематики животных Зоологического института РАН. Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью программы BioEdit v. 7.0 (Hall 1999) по алгоритму Clustal W и редактировали вручную.

Филогенетическая реконструкция выполнена в программе MEGA 5.0. (Tamura et al. 2007) по мето-

ду ближайшего соседа (NJ), минимальной эволюции (ME) и максимального правдоподобия (ML) (2-х параметрическая модель Кимуры) с учетом транзиций, трансверсий и всех позиций кодонов. Устойчивость узлов филогенетических деревьев оценивали по значениям бутстреп-поддержек (1000 псевдорепликаций). Межгрупповые генетические дистанции вычисляли в той же программе.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Анализ морфологических признаков.** Результаты кластерного анализа средних значений морфометрических признаков представителей комплекса (Табл. 3) показали, что выборки самок образуют три кластера: наиболее дистант-



**Рис. 2.** Пункты сбора экземпляров, использованных при морфологическом анализе: *Darevskia lindholmi* (белый квадрат) в Крыму (нумерация соответствует таковой в Табл. 1).

**Fig. 2.** Collection sites of specimens used in the morphological analysis: *Darevskia lindholmi* (white square) in the Crimea (numbering corresponds to that in Table 1).

ное положение заняла *D. saxicola*; *D. [brauneri] szczerbaki* образовала кластер с *D. b. myusserica*, а *D. lindholmi* – с *D. b. darevskii* и *D. b. brauneri*. При этом наибольшее сходство продемонстрировали две последних формы (Рис. 5 А). Картина кластеризации самцов не совпадает с таковой для самок: *D. saxicola* вошла в один кластер с *D. [brauneri] szczerbaki*, тогда как *D. b. myusserica* образовала самостоятельную линию, войдя в один кластер с *D. lindholmi*, *D. b. darevskii* и *D. b. brauneri*. Как и в предыдущем случае, минимальные дистанции продемонстрировали *D. b. darevskii* и *D. b. brauneri* (Рис. 5 В).

Ранее нами была изучена встречаемость некоторых диагностических признаков чешуйчатого покрова у представителей комплекса, в частности – наличие разрывов в ряду между верхнересничными и надглазничными щитками,

дополнительных щитков, лежащих по обе стороны от затылочного и межтеменного щитков, либо дробление последнего, крупных или очень крупных центральновисочных щитков. Соотношение встречаемости этих признаков у таксонов комплекса *Darevskia (saxicola)* на Кавказе значительно различается. Наименее часто указанные состояния признаков проявляются у *D. saxicola*, а наиболее – у *D. b. myusserica*. Очень близкими по этим признакам являются *D. b. brauneri* и *D. b. darevskii* (Доронин 2011б).

Области, занимаемые исследованными формами в пространстве двух первых дискриминантных функций, в значительной мере перекрываются (Рис. 6), а в целом полученные результаты свидетельствуют о низкой степени морфологической обособленности сравниваемых выборок, но при этом наименьшую обособленность продемон-



**Таблица 2.** Коллекционные Экземпляры ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)*, использованные при молекулярно-генетическом анализе.**Table 2.** Specimens of lizards of *Darevskia (saxicola)* complex used in molecular genetic analysis.

Номера точек на Рис. 3 и 4 (Number of points on Fig. 3 and 4)	Коллекционный номер (Collection number)	Номер в Генбанке (Number in GeneBank)	Группа (Group)	Число экз. (Number of specimens)	Место сбора (Locality)	Дата сбора (Date of collection)	Коллектор (Collector)
<i>Darevskia saxicola</i>							
12		AF 206180	G	1	Россия, Ставропольский край, г. Кисловодск (Russia, Stavropol Territory, Kislovodsk)		
<i>Darevskia lindholmi</i>							
18	TS 2556-2557	JX 041604-JX 041605	A	2	Украина, Крым, Феодосийский горсовет, побережье Карадагского заповедника (Ukraine, Crimea, Feodosia City Council, coast of Karadag Nature Reserve)	14.08.2009, 12.11.2010	
17	TS 2558-2561	JX 041606-JX 041609	A	4	Украина, Крым, Феодосийский горсовет, окр. пос. Краснокаменка, Кизилташский монастырь (Ukraine, Crimea, Feodosia City Council, near Krasnokamenka Village, Kiziltashsky Monastery)	16.09.2010	
16	TS 2555	JX 041610	A	1	Украина, Крым, Белогорский р-н, окр. с. Белая Скала, гора Ак-Кая (Ukraine, Crimea, Belogorsk District, near Belaya Skala Village, Ak-Kaya Mountain)	17.06.2005	О.В. Кукушкин (O.V. Kukushkin)
15	TS 2552	JX 041611	A	1	Украина, Крым, Ялтинский горсовет, южная кромка Ай-Петринской яйлы над мысом Ай-Тодор (Ukraine, Crimea, Yalta City Council, southern slope of the Ai-Petri Yayla of Ai-Todor Cape)	28-29.08.2004	
14	TS 2553-2554	JX 041612-JX 041613	B	2	Украина, Крым, г. Севастополь, западный берег Балаклавской бухты, высоты Кая-Баш близ Псилерахского карьера (Ukraine, Crimea, Sevastopol, western shore of Balaklava Bay, Kai-Bash height near Psilerahsky quarry)	25.05.2007	
13		AF 206177	B	1	Украина, Крым, г. Севастополь, южный берег Гераклеийского п-ова, мыс Фиолент (Ukraine, Crimea, Sevastopol, southern coast of Gerakleysky Peninsula, Fiolent Cape)		С.Н. Литвинчук
<i>Darevskia braueri braueri</i>							
8	ZIN 25728	JX 041619	F	1	Россия, Краснодарский край, Адлерский р-н, скальные обнажения долины р. Мзымта, район Красной Поляны (Russia, Краснодар Territory, Adler District, rocky outcrops of Mzymta Valley, near Krasnaya Polyana)	20.08.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
9	ZIN 19492	JX 041616	D	1	Абхазия, Гудаутский р-н, оз. Рица (Abkhazia, Gudauta District, Riza Lake)	29.07.1980	М.А. Бакрадзе (M.A. Bakradze)
10	TS 2257	JX 041615	D	1	Абхазия, Сухумский р-н, верховья р. Гумиста, хребет Ашамхвара (Abkhazia, Sukhumi District, headwater Gumista River, Ashamhvara Ridge)	10.07.2008	О.С. Безман-Мосейко (O.S. Bezman-Moseyko)

Таблица 2. Продолжение  
Table 2. Continued

Номера точек на Рис. 3 и 4 (Number of points on Fig. 3 and 4)	Коллекционный номер (Collection number)	Номер в Генбанке (Number in GeneBank)	Группа (Group)	Число экз. (Number of specimens)	Место сбора (Locality)	Дата сбора (Date of collection)	Коллектор (Collector)
<i>Darevskia braueri darevskii</i>							
3	ZIN 22217.1	JX 041620	F	1	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, Мыс Идокопас, окр. (Russia, Krasnodar Territory, Gelendzhik, Idokopas Cape, near Krynica Village)	9, 10.08.2001	Д.А. Мельников (D.A. Melnikov)
4	ZIN 25735	JX 041618	E	1	Россия, Краснодарский край, г. Туапсе (Russia, Krasnodar Territory, Tuapse)	18.08.2009	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
5		AF 206181	F	1	Россия, Краснодарский край, Лазаревский р-н, микрорайон Дагомыс (Russia, Krasnodar Territory, Lazarevskoe, District, Dagomys Microdistrict)		
6		AF 206179	F	1	Россия, Краснодарский край, окр. г. Сочи (Russia, Krasnodar Territory, Sochi)		
7	TS 377	JX 041617	E	1	Россия, Республика Адыгея, Майкопский р-н, пос. Гузерипль (Russia, Adygea, Maikop District, Guzeripl Village)	4.08.2000	К.Д. Мильго, С.А. Калябина (K.D. Milto, S.A. Kalyabina)
<i>Darevskia braueri myusserica</i>							
11	ZIN 25818	JX 041614	C	1	Абхазия, Гагрский р-н, приморские обрывы Мюссерской возвышенности (Abkhazia, Gagra District, cliffs of Myussera Upland)	6.07.2008	О.С. Безман-Мосейко (O.S. Bezman-Moseyko)
<i>Darevskia [braueri] szczerbaki</i>							
1		AF 206178 ZIN 25750	JX 041621	H	2	Россия, Краснодарский край, г. Анапа (Russia, Krasnodar Territory, Anapa)	14.08.2009
2	ZIN 25962–25963	JX 041622-JX 041623	H	2	Россия, Краснодарский край, г. Новороссийск, с. Абрау-Дурсо, окр. оз. Малый Лиман (=Лиманчик) (Russia, Krasnodar Territory, Novorossiysk, Abrau-Durso Village, near Malyi Lyman (=Limanchik) Lake)	12.07.2010	И.В. Доронин, М.А. Доронина (I.V. Doronin, M.A. Doronina)
3	ZIN 22217.2–3	JX 041624-JX 041625	H	2	Россия, Краснодарский край, г. Геленджик, мыс Идокопас, окр. (Russia, Krasnodar Territory, Gelendzhik, Idokopas Cape, near Krynica Village)	9, 10.08.2001	Д.А. Мельников (D.A. Melnikov)

Примечание. TS – коллекция образцов тканей ZIN.

Note. TS – collection of tissue samples of ZIN.



**Рис. 3.** Пункты сбора экземпляров, использованных при молекулярно-генетическом анализе: *Darevskia saxicola* (белый круг), *D. b. brauneri* (черный квадрат), *D. b. darevskii* (черный круг), *D. b. myusserica* (белый треугольник) и *D. [brauneri] szczerbaki* (белый ромб) на Кавказе (нумерация соответствует таковой в Табл. 2).

**Fig. 3.** Collection sites of specimens used in the molecular analysis: *Darevskia saxicola* (white circle), *D. b. brauneri* (black square), *D. b. darevskii* (black circle), *D. b. myusserica* (white triangle), and *D. [brauneri] szczerbaki* (white diamond) in the Caucasus (numbering corresponds to that in Table 2).

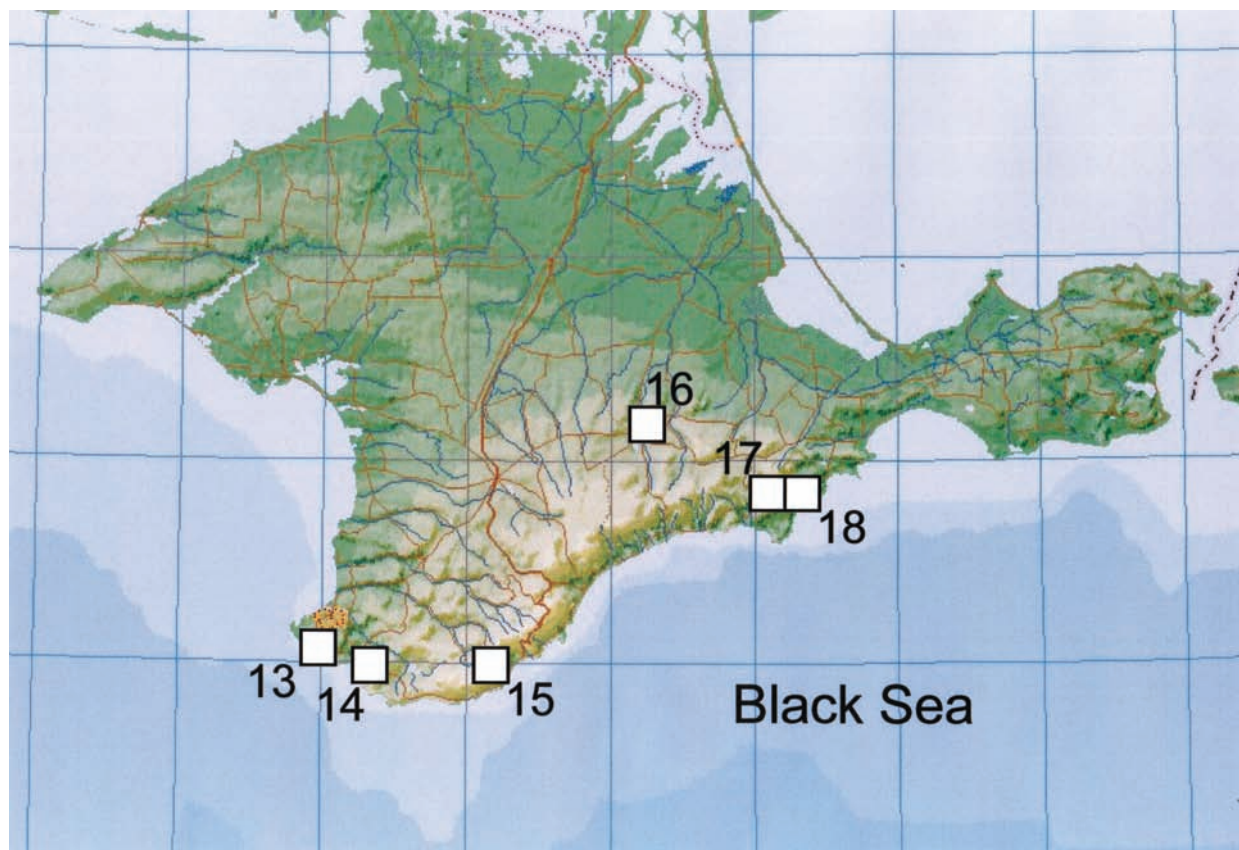
стрировали *D. b. darevskii* и *D. b. brauneri*, а наибольшую – *D. [brauneri] szczerbaki* и *D. saxicola*. Это подтверждается при сопоставлении значений достоверности различий морфологических показателей (Табл. 5, 6) и расстояния Махаланобиса в дискриминантном пространстве между центроидами выборок исследованных таксонов в многомерном пространстве (Табл. 6).

**Анализ на основе последовательностей фрагмента гена *cyt b*.** Среди 27 изученных последовательностей фрагмента гена цитохром *b* представителей комплекса *Darevskia (saxicola)* выявлены 20 гаплотипов. Окончательное выравнивание имело длину 941 пар нуклеотидов (пн), из которых изменчивыми оказались 112, а информативными –

81. Соотношение числа транзиций и трансверсий составило 7.025.

Построенные по алгоритмам NJ, ME, и ML древа показали идентичную топологию, схожую длину ветвей и статистические поддержки (Рис. 7). Интересным фактом является близость *D. saxicola* и *D. [brauneri] szczerbaki*. При этом аналогичные данные были получены и ранее (Fu 1999).

В целом на филогенетических древах можно выделить 10 кластеров, уровни генетической обособленности между которыми значительно различаются. По этим данным их можно объединить в восемь групп. Средние *p*-расстояния (%) между группами представлены в Табл. 7. Отметим, что аналогичные значения были получены в ходе



**Рис. 4.** Пункты сбора экземпляров, использованных при молекулярно-генетическом анализе: *Darevskia lindholmi* (белый квадрат) в Крыму (нумерация соответствует таковой в Табл. 2).

**Fig. 4.** Collection sites of specimens used in the molecular analysis: *Darevskia lindholmi* (white square) in the Crimea (numbering corresponds to that in Table 2).

исследования филогении и филогеографии различных представителей Lacertidae (Carranza et al. 2004; Ljubisavljević et al. 2007).

Исследуемые образцы распределились по группам следующим образом: А – образцы с юго-восточного побережья и внутренней гряды Крыма; В – образцы с юго-западного побережья Крыма; С – образец с приморского обрыва Мюссерской возвышенности Абхазии, Западный Кавказ; D – образцы с горной территории Абхазии, Западный Кавказ; Е – образцы с приморской территории Краснодарского края и горной территории Адыгеи, Западный Кавказ; F – образец из среднего течения р. Мзымта Краснодарского края и образцы с приморской территории Краснодарского края, Западный Кавказ; G – образец с территории г. Кисловодска, Северный Кавказ; H – образцы

с приморской территории Краснодарского края, Западный Кавказ. На полученных деревьях четко выделяются две филогенетические линии, одна из которых связана с Крымом и Западным Кавказом (группы А–F – *D. lindholmi*–*D. brauneri*), а вторая – с Северным и Западным Кавказом (группы G–H – *D. saxicola*–*D. [brauneri] szczerbaki*).

Молекулярные данные подтверждают первоначальную гипотезу о политипичности вида *D. brauneri* – четко выделяются четыре группы – С, D, Е и F. Первая (С) представлена образцом с территории Пицундо-Мюссерского заповедника и диагностируется по морфологическим признакам как *D. b. myusserica*. Особи, входящие в кладу Е и F и отнесенные к *L. s. darevskii* (= *D. b. darevskii*) в понимании Щербака (1962) и Даревского (1967), как и при морфологическом анализе продемон-



**Таблица 3.** Значения морфометрических признаков половозрелых самцов и самок ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)*.  
**Table 3.** Values of morphometric characters of adult male and female lizards of *Darevskia (saxicola)* complex.

Признаки (Characters)	Пол (Sex)	Таксоны (Taxa)					
		<i>D. saxicola</i> (n=31)	<i>D. lindholmi</i> (n=29)	<i>D. b. braueri</i> (n=65)	<i>D. b. darevskii</i> (n=27)	<i>D. b. musserica</i> (n=33)	<i>D. [braueri] szczerbaki</i> (n=29)
		M±m/min-max					
L	♂	61.80±0.39 57.00–70.00	60.15±0.47 52.00–68.00	62.81±0.55 50.00–71.00	67.29±0.65 49.00–76.00	59.52±0.42 51.00–67.00	68.13±0.35 62.00–77.00
	♀	59.18±0.58 49.00–70.00	57.11±0.38 51.00–63.00	59.06±0.50 48.00–67.00	64.45±0.48 54.00–71.00	56.43±0.50 46.00–63.00	63.83±0.48 55.00–70.00
Pil.	♂	15.29±0.09 13.80–17.30	14.86±0.12 11.80–16.40	15.83±0.14 12.50–18.00	17.01±0.16 13.40–20.00	15.32±0.10 13.50–17.00	17.08±0.09 15.90–19.50
	♀	12.55±0.06 11.00–13.50	12.43±0.08 11.30–14.00	12.90±0.07 11.00–14.30	14.03±0.08 12.70–15.40	12.98±0.07 11.00–13.90	14.48±0.06 13.40–15.50
Lt. c.	♂	8.77±0.05 8.00–10.00	8.92±0.08 7.20–10.00	9.72±0.09 7.60–11.10	10.24±0.15 7.20–12.30	9.15±0.07 8.00–10.50	9.48±0.10 8.50–13.00
	♀	7.06±0.04 6.00–7.60	7.40±0.05 6.70–8.50	7.70±0.05 6.50–9.00	8.64±0.06 7.50–10.00	7.33±0.05 6.00–8.20	7.70±0.06 6.70–9.00
Al. c.	♂	6.05±0.05 5.00–7.00	6.06±0.07 4.70–7.20	6.70±0.07 5.00–8.20	7.40±0.10 5.30–8.80	6.04±0.08 4.60–7.40	6.85±0.06 5.70–8.20
	♀	4.48±0.03 4.00–5.00	4.91±0.04 4.40–6.00	5.11±0.04 4.00–6.00	5.90±0.06 4.80–7.00	4.86±0.04 4.00–5.70	5.34±0.04 4.60–6.00
G.	♂	27.30±2.32 22–31	30.35±1.58 28–34	28.36±2.90 24–35	28.37±2.05 25–32	28.47±1.37 26–31	30.8±1.60 29–34
	♀	26.54±2.34 23–31	30.44±1.94 27–34	28.31±2.11 24–32	28.45±1.49 26–31	28.93±1.74 26–31	30.58±1.75 28–34
Sq.	♂	59.45±2.99 55–65	60.10±2.56 56–66	57.81±4.42 48–67	58.81±3.35 49–63	58.41±2.70 54–63	58.40±2.21 54–63
	♀	55.81±1.99 53–59	58.33±3.09 51–62	57.65±2.98 52–62	58.45±5.35 50–69	58.43±3.10 54–65	58.16±2.67 54–65
P. fm. лев.	♂	17.70±1.64 15–21	19.40±1.52 17–22	19.30±1.54 17–22	19.06±1.08 17–21	19.35±1.67 16–23	19.46±1.70 17–24
	♀	17.63±1.77 14–20	19.33±1.15 17–21	18.56±1.57 15–23	18.81±1.52 16–21	19.06±1.24 17–21	19.25±1.58 17–22
P. fm. прав.	♂	18.00±1.81 15–22	19.20±1.50 17–23	19.39±1.80 15–22	19.62±1.16 17–22	19.88±1.99 16–23	19.66±1.61 17–23
	♀	17.45±1.77 14–20	18.44±1.64 16–21	18.62±1.49 16–23	19.09±1.50 16–21	19.25±1.75 16–22	19.41±1.25 17–22
Lab. лев.	♂	6.00	6.00	6.15±0.35 6–7	6.12±0.33 6–7	6.05±0.23 6–7	6.13±0.33 6–7
	♀	6.00	5.88±0.31 5–6	6.03±0.17 6–7	6.18±0.38 6–7	6.18±0.39 6–7	6.25±0.43 6–7

Таблица 3. Продолжение  
Table 3. Continued

Признаки (Characters)	Пол (Sex)	Таксоны (Taxa)					
		<i>D. saxicola</i> (n=31)	<i>D. lindholmi</i> (n=29)	<i>D. b. braumeri</i> (n=65)	<i>D. b. darevskii</i> (n=27)	<i>D. b. musserica</i> (n=33)	<i>D. [braumeri] szczerbaki</i> (n=29)
M±m/min-max							
Lab. Прав.	♂	6.05±0.21 6-7	6.00	6.09±0.37 5-7	6.06±0.24 6-7	6.05±0.23 6-7	6.00
	♀	6.00	6.00	6.09±0.29 6-7	6.18±0.38 6-7	6.06±0.42 5-7	6.41±0.64 6-8
F. I. лев.	♂	4.00	4.00	4.15±0.35 4-5	4.12±0.33 4-5	4.05±0.23 4-5	4.13±0.33 4-5
	♀	4.00	3.88±0.31 3-4	4.03±0.17 4-5	4.18±0.38 4-5	4.18±0.39 4-5	4.25±0.43 4-5
F. I. прав.	♂	4.05±0.21 4-5	4.00	4.09±0.37 3-5	4.06±0.24 4-5	4.05±0.23 4-5	4.00
	♀	4.00	4.00	4.09±0.29 4-5	4.18±0.38 4-5	4.06±0.42 3-5	4.41±0.64 4-6
S. I. лев.	♂	6.35±0.47 6-7	6.20±0.40 6-7	6.12±0.40 5-7	5.93±0.24 5-6	6.00	6.00±0.36 5-7
	♀	6.18±0.57 5-7	6.22±0.41 6-7	5.93±0.24 5-6	6.09±0.28 6-7	6.06±0.24 6-7	6.66±0.62 6-8
S. I. прав.	♂	6.20±0.40 6-7	6.25±0.43 6-7	6.09±0.37 6-8	6.06±0.42 5-7	6.00	6.06±0.44 5-7
	♀	6.09±0.51 5-7	6.33±0.47 6-7	6.03±0.17 6-7	6.00	6.00	6.58±0.75 6-8
Mas./Тум. лев.	♂	3.85±0.65 2-5	3.10±0.83 2-5	3.36±1.06 2-6	3.25±0.75 2-5	2.29±0.89 1-4	3.80±0.54 3-5
	♀	3.36±0.64 2-4	3.44±0.83 2-5	3.06±0.70 2-4	3.27±0.44 3-4	2.50±0.70 1-4	4.00±0.40 3-5
Mas./Тум. прав.	♂	4.05±0.86 2-6	3.15±0.79 2-5	3.36±0.73 2-5	3.37±0.69 2-5	2.47±0.84 1-4	3.86±0.33 3-4
	♀	3.72±0.61 3-5	3.33±0.94 1-4	3.15±0.79 2-4	3.63±0.48 3-4	2.93±0.96 1-5	4.00±0.57 3-5
Sup. gran. лев.	♂	13.20±1.93 11-19	12.70±2.41 7-19	11.90±1.60 9-16	12.37±1.93 9-16	10.52±2.06 7-13	12.86±1.78 11-18
	♀	12.81±1.58 9-15	12.88±1.66 10-16	11.56±1.73 8-15	11.09±1.44 8-13	11.00±1.80 8-14	12.66±1.74 11-16
Sup. gran. прав.	♂	13.15±2.17 10-19	13.25±1.89 10-18	12.36±2.01 7-17	11.93±2.04 7-16	11.11±1.90 8-14	13.13±2.02 10-18
	♀	12.36±1.87 8-16	13.44±2.49 11-19	11.21±1.72 8-15	10.36±2.26 6-13	11.50±1.96 7-15	13.08±1.49 10-16

Таблица 3. Продолжение  
Table 3. Continued

Признаки (Characters)	Пол (Sex)	Таксоны (Taxa)					
		<i>D. saxicola</i> (n=31)	<i>D. lindholmi</i> (n=29)	<i>D. b. braueri</i> (n=65)	<i>D. b. darevskii</i> (n=27)	<i>D. b. musserica</i> (n=33)	<i>D. [braueri] szczerbaki</i> (n=29)
		M±m/min-max					
Supracil. лев.	♂	3.30±0.55 2-4	3.60±0.86 3-6	3.24±0.85 2-5	2.62±0.99 1-5	3.11±0.67 2-4	2.86±0.61 2-4
	♀	3.18±0.38 3-4	4.11±0.73 3-5	3.03±0.95 1-6	3.18±0.93 2-5	3.31±0.58 2-4	3.41±1.38 2-7
Supracil. прав.	♂	3.40±0.80 2-5	3.40±0.86 2-5	3.30±0.96 2-5	2.75±0.82 1-4	3.11±0.75 2-4	2.93±0.44 2-4
	♀	2.90±0.66 2-4	3.88±0.73 3-5	3.09±0.94 2-6	3.00±0.60 2-4	3.43±0.49 3-4	3.50±1.70 2-8
Col.	♂	8.95±0.86 8-11	8.90±1.04 7-11	8.75±0.95 6-10	8.50±0.93 6-10	8.41±1.23 6-10	8.06±1.18 6-11
	♀	8.90±0.66 8-10	8.00±1.15 6-10	8.31±1.10 6-10	9.27±0.96 8-11	8.31±1.21 6-11	7.91±0.64 7-9
Pr. an.1	♂	8.60±1.11 6-11	7.80±0.87 6-9	7.90±0.99 6-10	7.93±1.19 6-10	8.82±1.24 6-12	7.93±0.67 6-9
	♀	9.00±1.47 7-12	8.33±0.47 8-9	7.96±1.28 6-11	8.18±1.40 5-11	8.50±1.17 6-10	8.16±0.98 6-10
Pr. an.2	♂	1.65±0.65 0-2	1.55±0.66 0-3	1.45±0.74 0-2	1.68±0.91 0-3	1.29±0.95 0-3	1.20±0.83 0-2
	♀	1.36±0.77 0-2	1.44±0.68 0-2	1.43±0.82 0-2	1.18±0.93 0-2	0.87±0.99 0-2	1.00 0-2

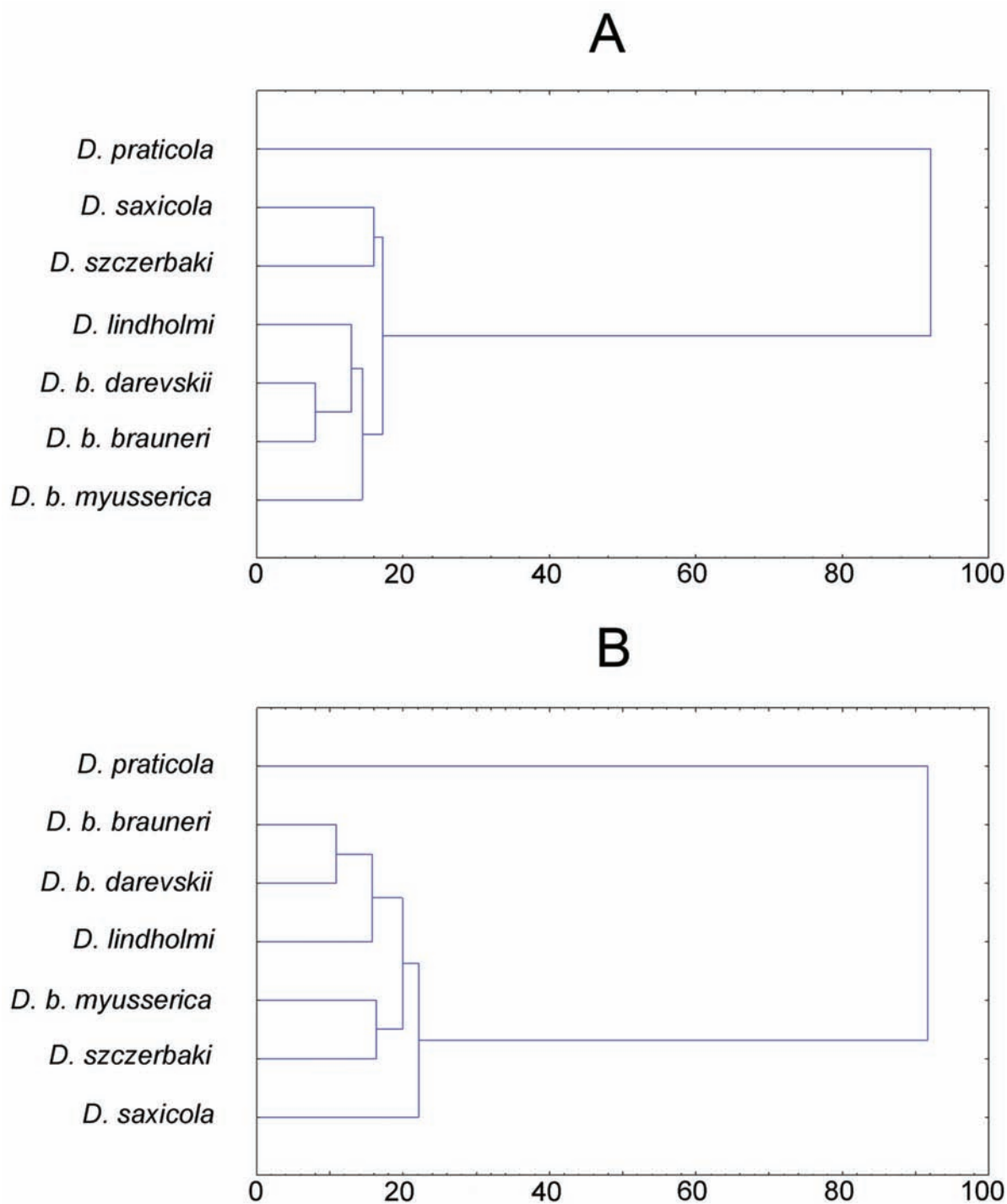
стрировали незначительные различия с *D. b. braueri*. При этом образец с типовой территории *D. b. braueri* (ZIN 25728) также вошел в кладу F.

Обособленное положение от популяций *D. braueri* продемонстрировал кластер, образованный особями *D. [braueri] szczerbaki*. Эта форма обитает только в узкой прибрежной полосе клифа от Анапы до района Туапсе Краснодарского края. Наблюдаемая генетико-географическая структурированность этой формы, вероятно, является следствием значительной (более чем на 100 км) удаленности указанных локалитетов. Особенно интересен выявленный факт ее симпатрии, а на отдельных участках – и синбиотопии на мысе Идокопас с *D. b. cf. darevskii*. Обе обитающие здесь формы четко различаются как морфологически, так и генетически – по изменчивости гена *cyt b*. На основании последнего признака выборка с

этой территории была распределена между двумя группами – F (ZIN 22217.1) и H (ZIN 22217.2-3).

**Замечания по систематике комплекса *Darevskia (saxicola)*.** Обособленное положение *D. [braueri] szczerbaki* на полученных филогенетических деревьях и выявленное симпатрическое обитание с *D. b. cf. darevskii* можно рассматривать как дополнительное свидетельство в пользу видового статуса *D. szczerbaki*. К этому таксону относится и популяция скальных ящериц из окрестностей оз. Лиманчик.

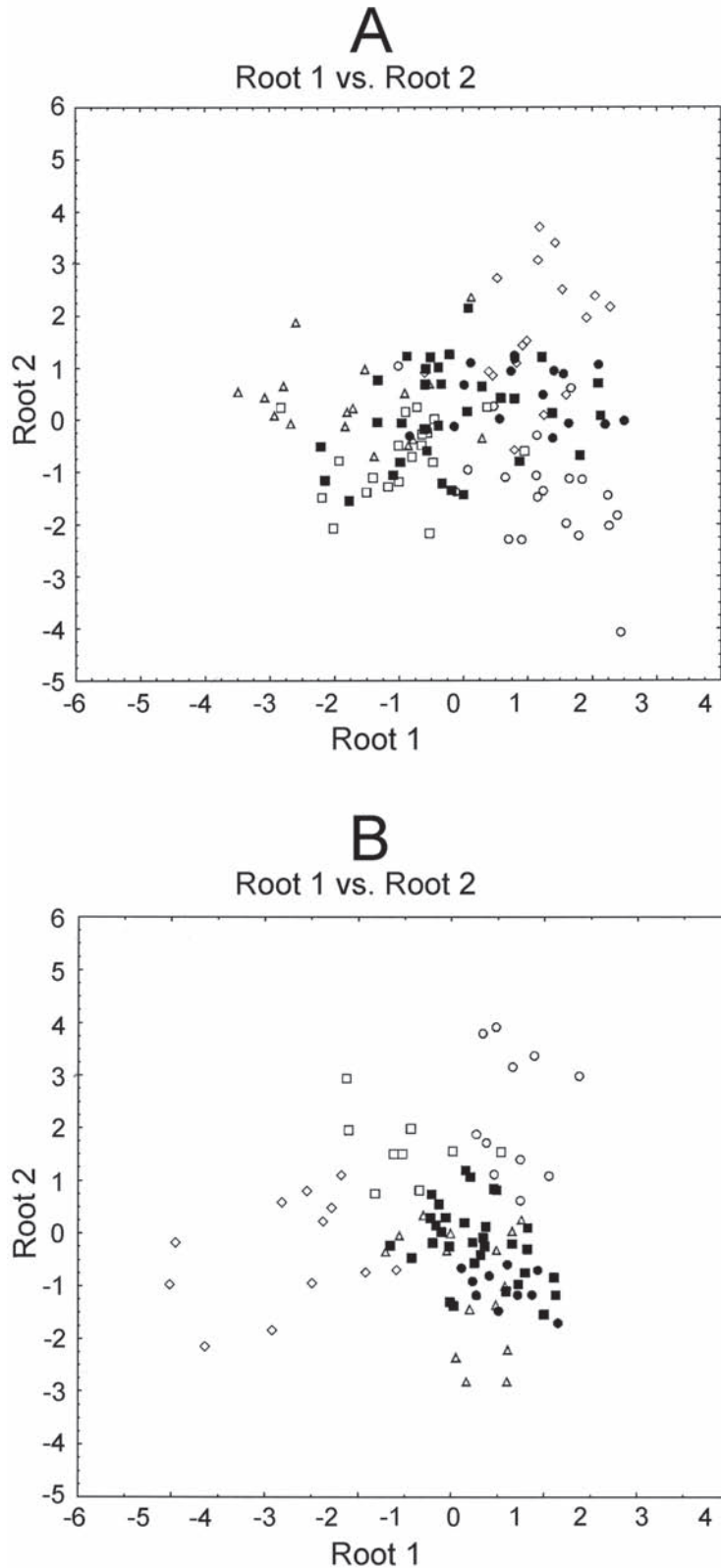
Обращаясь к систематическому положению и истории описания *L. s. darevskii*, уместно отметить, что Щербак не сравнивал ее с ранее описанной Мехели ящерицей Браунера: согласно его данным ареал *L. s. darevskii* охватывает Краснодарский край и Абхазию, включая типовую территорию *L. s. braueri*. В тексте первоописания есть единственное примечание о том, что «на юге ареал этого



**Рис. 5.** Результаты кластерного анализа (метод UPGMA) комплекса *Darevskia (saxicola)* по совокупности признаков фolidоза: А – самцы; В – самки.

**Fig. 5.** Results of cluster analysis (UPGMA method) of the *Darevskia (saxicola)* complex based on features of pholidosis: A – males; B – females.



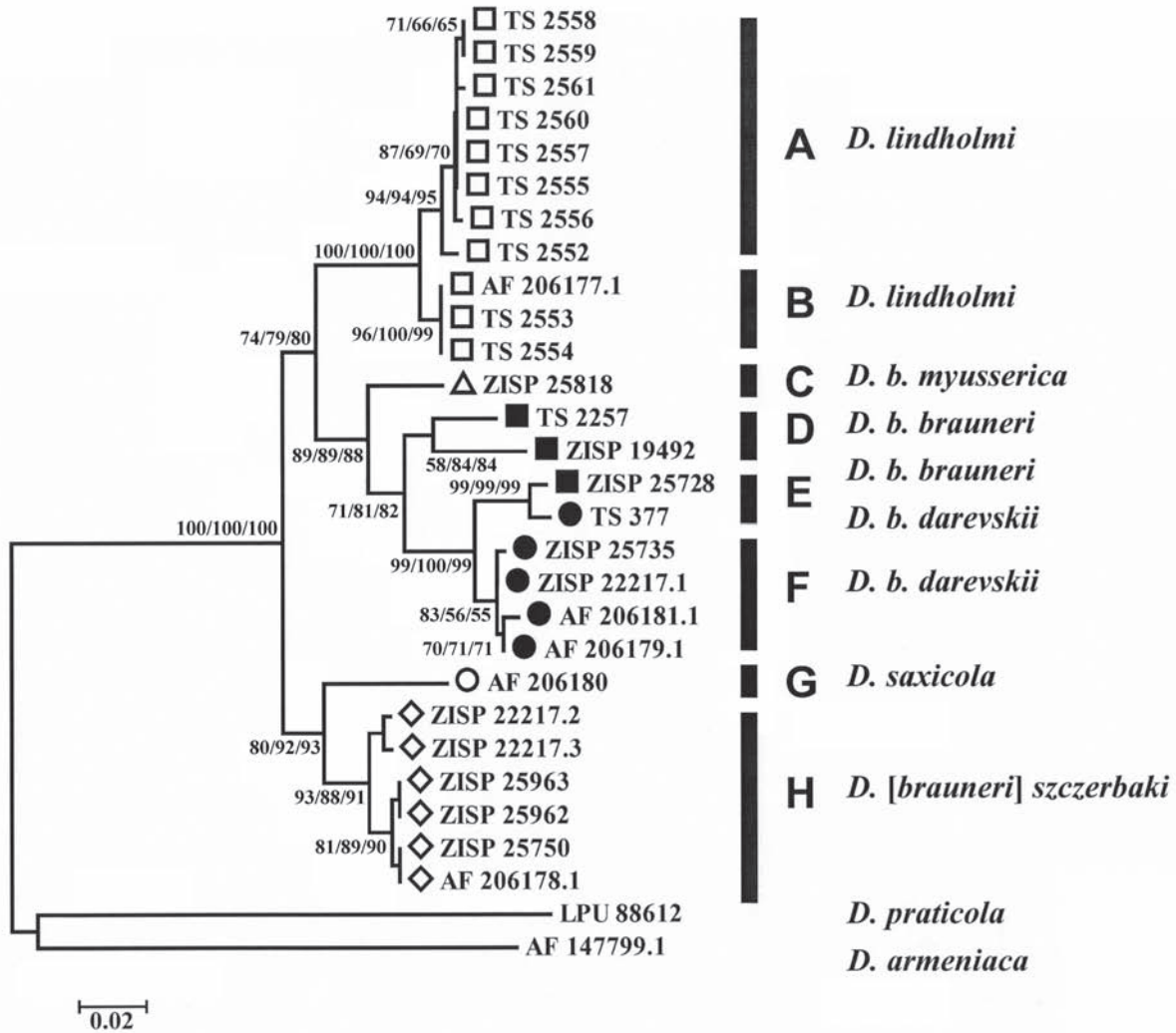


подвида граничит с *L. saxicola brauneri* Meheli» (Щербак 1962, с. 1382). Позже он использовал ту же карту ареалов, что и в первой из упомянутых выше статей, но для Абхазии указал *L. s. brauneri*, ограничив ареал *L. s. darevskii* Северо-Западным Кавказом (Щербак 1966). Даревский, не оспаривая валидность этого подвида, отметил сходство особей *L. s. brauneri* из района Красной Поляны с *L. s. darevskii*, считая это результатом их гибридизации: «популяция из окр. Красной Поляны, так же как ящерицы с низовой р. Бзыби, по ряду признаков склоняющаяся в сторону *L. s. darevskii* (крупная величина самцов, относительно более длинная голова и некоторые особенности окраски), должны рассматриваться как формы, переходные между *L. s. darevskii* и *L. s. brauneri*, хотя в целом они гораздо более тяготеют к последней» (Даревский 1967, с. 48). В его более поздней работе было высказано предположение, что в ущелье р. Мзымта «за истекшие полтора десятилетия подвид *L. s. darevskii* на значительном протяжении заместил ранее обычную здесь *L. s. brauneri*» (Даревский 1976, с. 78).

Предложенные Даревским (1967) в ключе для определения подвидов *L. saxicola* меристические и метрические признаки указанных форм значительно перекрываются, а такие качественные признаки, как степень вогнутости швов между предлобными и лобным щитками, по нашим данным, не имеют

**Рис. 6.** Распределение особей *Darevskia saxicola* (белый круг), *D. lindholmi* (белый квадрат), *D. b. brauneri* (черный квадрат), *D. b. darevskii* (черный круг), *D. b. myusserica* (белый треугольник) и *D. [brauneri] szczerbaki* (белый ромб) в дискриминантном пространстве: А – самцы; В – самки.

**Fig. 6.** Distribution of individuals *Darevskia saxicola* (white circle), *D. lindholmi* (white square), *D. b. brauneri* (black square), *D. b. darevskii* (black circle), *D. b. myusserica* (white triangle), and *D. [brauneri] szczerbaki* (white diamond) in the discriminant space: A – males; B – females.



**Рис. 7** ML-д древо филогенетических связей представителей комплекса *Darevskia (saxicola)* по данным анализа фрагмента *cyt b* (941 bp). Числа на ветвях – значения бутстреп-поддержек (1000 псевдорепликаций) в ML/NJ/ME анализах (коллекционные номера и буквенные обозначения групп соответствуют указанным в Табл. 2, 5, а условные знаки соответствуют таковым на Рис. 1–4).

**Fig. 7.** ML-tree showing phylogenetic relationships of the representatives of the *Darevskia (saxicola)* complex derived from the analysis of *cyt b* fragment (941 bp). Numbers on branches indicate bootstrap support values (1000 pseudoreplicates) in ML/NJ/ME analyses (collection numbers and letters groups correspond to those specified in the Table. 2, 5, and symbols correspond those in Fig. 1–4).

значения для их разграничения. Мы не смогли выявить между ними отличий и в окраске: указание на наличие у *L. s. darevskii* зеленого цвета в окраске верхней стороны тела у обоих полов в равной степени можно отнести и к *L. s. brauneri*; добавим, что этот признак изредка встречается и у других форм комплекса, в том числе за пределами Кавказа. Так, в Чернореченском каньоне и на южных склонах горы Ильяс-Кая над мысом Сарыч

(Юго-Западный Крым, территория Севастополя) добывали самок *D. lindholmi* с оливковой и буровато-зеленой окраской дорсальной поверхности тела, между тем как в норме самки этого вида окрашены сверху в коричневатопесочные тона.

Учитывая морфологическую и молекулярно-генетическую близость обеих форм, можно заключить, что ящерица Даревского не является валидным таксоном, и триномен *Lacerta saxicola*



S. l. (left)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S. l. (right)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mas./ Tym. (left)	0	**	0	**	0	**	*	0	0	0	***	**	***	**	***	**	0	***	0	***
Mas./ Tym. (right)	0	**	0	**	0	*	**	*	0	0	***	**	***	**	***	*	0	**	0	**
Sup. gran. (left)	0	*	0	0	*	*	0	0	0	**	**	**	***	0	0	0	0	0	0	0
Sup. gran. (right)	0	0	0	*	*	0	*	0	0	*	***	**	***	0	0	0	0	0	0	0
Supracil. (left)	0	0	0	0	0	0	0	*	*	0	*	0	0	**	0	**	*	0	0	0
Supracil. (right)	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	*	0	0	*	0	*	0	*	0	0
Col.	***	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pr. an.1	0	*	0	0	0	0	*	0	0	*	0	*	0	0	0	0	0	0	0	**
Pr. an.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Note. Levels of meaningfulness: \* - ( $P < 0.05$ ), \*\* - ( $P < 0.01$ ), \*\*\* - ( $P < 0.001$ ), (0) - there are not reliable differences.

Примечание. Уровни значимости: \* - ( $P < 0.05$ ), \*\* - ( $P < 0.01$ ), \*\*\* - ( $P < 0.001$ ), (0) - нет достоверных различий.

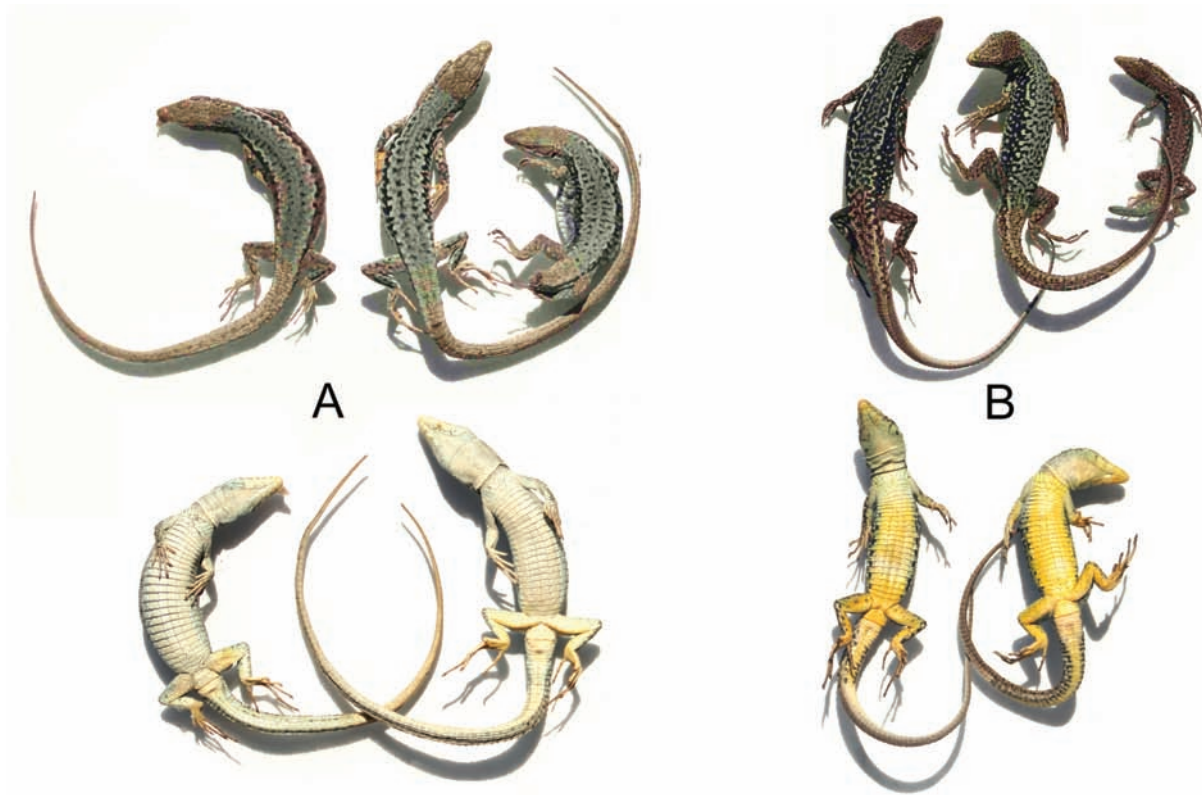




S.l. (left)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S.l. (right)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mas./Tym. (left)	0	*	**	0	0	**	***	0	0	***	0	**	0	**	0	*	0	0
Mas./Tym. (right)	0	0	**	0	**	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0
Sup. gran. (left)	0	0	0	*	**	0	0	**	0	**	0	**	0	**	***	0	0	0
Sup. gran. (right)	0	0	**	0	0	0	**	**	**	0	0	**	0	0	0	0	0	0
Supracil. (left)	0	**	**	***	**	0	0	0	0	0	**	**	0	**	0	0	0	**
Supracil. (right)	0	**	0	***	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**
Col.	0	0	0	0	**	0	***	0	0	0	0	0	0	0	0	**	**	0
Pr. an.1	0	**	0	**	0	**	0	0	0	0	0	**	0	**	0	0	0	0
Pr. an.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Note. Levels of meaningfulness: \* - (P<0.05), \*\* - (P<0.01), \*\*\* - (P<0.001), (0) – there are not reliable differences.

Примечание. Уровни значимости: \* - (P <0.05), \*\* - (P <0.01), \*\*\* - (P <0.001), (0) - нет достоверных различий.



**Рис. 8.** Особи *Darevskia lindholmi* с побережья Карадагского заповедника (А) и предгорного останца Ак-Кая (В).  
**Fig. 8.** Specimens of *Darevskia lindholmi* from the coast of Karadag Reserve (A) and the Ak-Kaya Mountain (B).

**Таблица 6.** Расстояния Махаланобиса между самцами (под диагональю) и самками (над диагональю) скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* в дискриминантном пространстве.

**Table 6.** Mahalanobis distance between males (below the diagonal) and females (above diagonal), rock lizards of *Darevskia (saxicola)* complex in the discriminant space.

Таксоны (Taxa)	1	2	3	4	5	6
1 <i>D. saxicola</i>	–	35.459	25.899	27.417	47.411	33.194
2 <i>D. lindholmi</i>	19.755	–	24.640	31.614	36.323	30.862
3 <i>D. b. braueri</i>	21.404	19.948	–	20.098	32.261	22.245
4 <i>D. b. darevskii</i>	23.400	29.674	19.172	–	38.509	24.135
5 <i>D. [braueri] szcerbaki</i>	22.269	23.142	24.454	19.512	–	43.403
6 <i>D. b. myusserica</i>	27.370	21.588	19.824	25.647	27.396	–



Рис. 9. Местообитание *Darevskia lindholmi* на предгорном останце Ак-Кая.

Fig. 9. Habitats of *Darevskia lindholmi* of the Ak-Kaya Mountain.

*darevskii* (= *D. brauneri darevskii*) является младшим синонимом *Lacerta saxicola brauneri* (= *D. b. brauneri*).

Таким образом, наше исследование, включающее как морфологический, так и молекулярно-генетический анализы, позволило установить, что в объеме комплекса *Darevskia (saxicola)* можно выделить пять валидных таксонов: *D. saxicola*, *D. lindholmi*, *D. szczerbaki* и *D. brauneri* с подвидами *D. b. brauneri* и *D. b. myusserica*.

**Замечания по вопросу происхождения и зоогеографии комплекса *Darevskia (saxicola)*.** Касаясь вопроса происхождения и зоогеографических связей форм комплекса, необходимо отметить, что построение филогенетических гипотез в нашем случае осложнено отсутствием

палеонтологических находок как представителей изученного комплекса, так и рода *Darevskia* в целом. По этой причине в качестве маркеров нами были взяты геологические события с установленной датировкой.

Показательно, что в составе комплекса представлены сравнительно ксерофильные и термофильные узкоареальные маритимальные формы, такие как *D. szczerbaki* и *D. b. myusserica* (Доронин 2011б), а также *D. lindholmi* – менее специализированный крымский эндемик, распространение которого в настоящее время не ограничивается одним лишь побережьем. Становление этих таксонов, вероятно, было сопряжено с эволюцией семиаридных средиземноморских прибрежных ландшафтов. На реликтовый характер





Рис. 10. Местообитание *Darevskia lindholmi* в Южной Сердоликовой бухте Карадагского заповедника (фото В.Ф. Покин'череды).

Fig. 10. Habitats of *Darevskia lindholmi* in the Yuzhnaya Serdolikovaya Bay of Karadag Reserve (Photo V.F. Pokin'chereda).

группы, по нашему мнению, может указывать и ее компактное распространение на северо-западном пределе ареала рода *Darevskia*. Время дивергенции предкового вида комплекса, близкого к *D. dryada*, от «западной ветви малоазиатских вселенцев» (Даревский 1967, с. 197), вероятно, следует соотносить с рубежом миоцена и плиоцена (поздний понт, 7.3–5.3 млн. лет) либо с киммерийским веком плиоцена (5.3–3.6 млн. лет), а радиацию всех входящих в него современных видов – с акчагыльским веком, соответствующим пьаченцкому (3.6–2.6 млн. лет) и гелазскому (2.6–1.87 млн. лет) ярусам общей стратиграфической шкалы (см.: Невеская и др. 2003). Обособление общего предка комплекса *Darevskia (saxicola)* от гипотетической южной мезофильной лесной формы

логично связывать с понтом (примерно соответствует мессинию международной стратиграфической шкалы), поскольку именно на этот период приходится весьма значительные аридизация и континентализация климата (Чепалыга 1987). На сегодняшний день накопилось достаточно данных о колоссальной регрессии Восточного Паратетиса на рубеже миоцена и плиоцена, в результате чего все Северное Причерноморье, шельф Азово-Черноморского бассейна а также, по-видимому, часть материкового склона были осушены (Климчук и др. 2008; Семенов 1993; Gillet et al. 2007). В это время (5.8–5.3 млн. лет) могла иметь место специализация предковой «аридной» формы комплекса. Позднее, в период плиоценовой трансгрессии, благодаря ранее приобретенным адаптациям к

**Таблица 7.** Средние генетические *p*-дистанции (%) (под диагональю) и стандартное (над диагональю) отклонение между группами комплекса *Darevskia (saxicola)* по данным анализа последовательностей фрагмента гена *cyt b***Table 7.** The average genetic *p*-distances (%) (below the diagonal) and standard (above diagonal), the deviation between the groups of the *Darevskia (saxicola)* complex according to the analysis of gene fragment sequences of *cyt b*

Группа (Group)	A	B	D	F	E	C	H	G
A		0.003	0.006	0.006	0.007	0.006	0.006	0.006
B	0.9		0.006	0.006	0.007	0.006	0.006	0.006
D	5.0	4.5		0.005	0.005	0.005	0.006	0.006
F	4.7	4.3	2.9		0.004	0.006	0.007	0.006
E	5.3	4.8	3.6	1.5		0.006	0.006	0.007
C	3.9	3.4	2.8	3.5	3.8		0.006	0.006
H	4.1	4.0	4.6	5.0	5.6	4.0		0.005
G	4.4	4.1	5.0	4.5	5.3	4.6	3.1	

обитанию в засушливом жарком климате, она получила возможность расселения вдоль морских побережий.

Наиболее архаичной современной формой, по нашим представлениям, является *D. szcerbaki*, что полностью согласуется с точкой зрения Даревского (1967). Вероятно, близким по возрасту таксоном является и центральный вид комплекса – *D. saxicola*, по нашему мнению, прошедший становление так же, как маритимальный ксерофильный вид северного берега Кавказского полуострова, впоследствии приспособившийся к континентальным условиям после регрессии моря. Внутривидовая дифференциация *D. brauneri*, по-видимому, имеет плейстоценовый возраст.

В пользу такого предположения свидетельствуют следующие данные: уже со среднего сармата Кавказ становится полуостровом Переднеазиатской суши (Верещагин 1959; Даревский 1963; Меницкий 1984), к которой также присоединялись Анатолия и Балканы. Колаковский (1974) предполагает, что флористический обмен между Европой, Кавказом и Восточной Азией происходил вплоть до позднего миоцена, причём, если Большой Кавказ оставался с трёх сторон окружённым морем и сохранял морской тропический климат, то основание перешейка испытывало уже значительную континентализацию, что создавало предпосылки для развития семиаридных ландшафтов в окружении гумидных. Гроссгейм (1936), сопоставляя позднемiocеновые флоры Кавказа и

Малой Азии, приходит к выводу, что они обнаруживают большую близость и характеризуются той же смесью бореальных и субтропических элементов. Верещагин (1959) считал, что установление начавшегося процесса «бореализации» флоры важно для понимания дальнейшей эволюции фауны, т.к. в сармате на Кавказском полуострове появляются представители гиппарионовой фауны, а в целом верхнемиоценовая териофауна Передней Азии, Кавказа, Крыма и Балкан обнаруживает большие черты сходства. Интересно, что Гроссгейм (1936) считает мэотис временем широкого проникновения на Кавказ южной ксерофильной флоры. На северном склоне Большого Кавказа в миоцене, наряду с влаголюбивой фауной, также появляются ксерофильные виды и виды, свойственные современному европейскому Средиземноморью (Туниев и др. 2009). Таким образом, предпосылки для освоения приморских скал Кавказского полуострова общей предковой формой комплекса *Darevskia (saxicola)* теоретически могли сложиться уже в конце миоцена.

В раннем плиоцене Кавказ всё ещё оставался полуостровом. Лишь в конце понтического века море отступает из Предкавказья, и Кавказ становится перешейком (Верещагин 1959). С этим периодом, вероятно, следует связывать разрыв первичного сплошного ареала по периферии Кавказского полуострова предка современных форм комплекса *Darevskia (saxicola)* и последующее становление в средиземноморских ландшафтах

Черноморского побережья, вдоль сохранившегося клифа, *D. szczerbaki*, а по меловым и известняковым куэстам Северного Кавказа – *D. saxicola*.

Расселившиеся в конце плиоцена средиземноморские виды растений (Гроссгейм 1936) впоследствии в плейстоцене вымерзли на территории Северного Кавказа, но сохранились в его наиболее тёплой юго-восточной части (Шифферс 1953), в известняковых предгорьях Центрального – Западного Кавказа и основное ядро – на Черноморском побережье Кавказа. По-видимому, с этим периодом связана изоляция в современном Анапа-Геленджикском районе *D. szczerbaki*, а также таких видов, как палласов полоз *Elaphe sauromates* (Pallas, 1814), средняя ящерица *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920, в меньшей степени средиземноморская черепаха *Testudo graeca* (Linnaeus, 1758) и оливковый полоз *Platyceps najadum* (Eichwald, 1831), имеющих более протяженное распространение и проникающих на юг примерно до г. Сухум. С этим же периодом следует связывать инсуляризацию ареалов и изоляцию *P. najadum* в районе Кавказских Минеральных Вод, а эскулапова полоза, *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) – на хребте Азиштау в Адыгее (Туниев и Тимухин 2002). Аналогии хорошо просматриваются и во флоре: в районе гор-диапиров Пятигорья проходят границы ареалов средиземноморских видов, имеющих распространение к западу до Таманского, Крымского и Балканского полуостровов. Более того, ряд видов, произрастающих в настоящее время в Крымско-Новороссийском районе восточного Средиземноморья, обладает локальным реликтовым ареалом в междуречье Лабы – Подкумка.

При описании *D. b. myusserica* нами были предложены два сценария ее происхождения (Доронин 2011а): согласно первому, ее становление могло протекать в условиях плейстоценового похолодания. На первом этапе произошло сокращение ареала *D. brauneri* в Абхазии до локальных рефугиумов на южных склонах Гагрского и Бзыбского хребтов и на Мюссерской возвышенности. Накопление оригинальных признаков в условиях приморского рефугиума, протянувшегося вдоль единой береговой дуги морского залива от Гагр до района Калдахвары и далее на юг, обусловило становление морфологически четко обособленной формы. Формирование приморской равнины полуострова Пицунда на конусе выноса р. Бзыбь

за счет аллювиальной и морской аккумуляции, происходившей в позднем неоплейстоцене и голоцене, привело к разделению некогда единого ареала мюссерской ящерицы на гагрский и мюссерский участки.

Согласно второму сценарию в плиоцене по единому морскому клифу от района Анапы до р. Ингур был распространен общий для *D. b. myusserica* и *D. szczerbaki* предок. Изменения климата и флуктуации уровня моря в плейстоцене привели к отмиранию клифа от Туапсе до Адлера и от восточной оконечности Кавакрукской возвышенности далее к юго-востоку, с образованием Имеретинской, Пицундской, Скурчинской и Колхидской (Рионской) низменностей. Возникшая изоляция, наряду с усугублением климатической и ландшафтно-биотопической дифференциации побережья северо-западного Кавказа в районе Анапы – Туапсе (северный вариант субсредиземноморских ландшафтов с активным скальным клифом) и западного Закавказья в районе Гагры – Калдахвара (типичное средиземноморье с конгломератовым клифом), могли привести к обособлению двух различных таксонов. Из полученных молекулярно-генетических данных можно сделать вывод, что *D. b. myusserica* не родственна *D. szczerbaki*, и, таким образом, первый из рассмотренных выше сценариев является более вероятным.

В отношении происхождения *D. lindholmi* заметим, что, согласно полученным данным, эта аллопатричная форма комплекса не является столь базальной и архаичной, как на это указывал ряд авторов (Ryabinin et al. 1996; Fedorov et al. 1999; Рябинина 1999; Гречко 2000; Чобану и др. 2003; Grechko et al. 2006). Мы подтверждаем выводы Щербака (1962, 1966) и Даревского (1967) о ее наибольшем сходстве по морфологическим данным с «*Lacerta saxicola darevskii*» (в нашем понимании – *D. b. brauneri*), которая на филогенетической схеме является для нее сестринской, и разделяем мнение этих авторов о проникновении в Крым предковой для *D. lindholmi* формы в начале четвертичного периода по континентальной горнолесной перемычке, напрямую связывавшей северо-западную оконечность Главного Кавказского хребта с Крымскими горами. Новейшие геологические данные хорошо согласуются с этой гипотезой: в связи со значительной регрессией Черноморского бассейна в предчаудинскую эпоху позднего эоплейстоцена возникновение кратко-



временной связи Палеокрыма и Кавказа через сводовое поднятие Шатского или низкогорную складчатую область Туапсинского прогиба представляется весьма вероятным (Андреев 2010). Нельзя полностью исключить и вероятность трансмаринной миграции предка *D. lindholmi* на выносимом кавказскими реками плавнике в период, когда горные системы Крыма и Кавказа располагались на значительно меньшем, нежели в настоящую эпоху, удалении (Шалимов 1966), а климат северного Причерноморья был субтропическим (Кукушкин 2009).

Гречко с соавторами (Grecko et al. 2006) на основании атипично большого разнообразия подсемейств сателлитной ДНК ящерицы Линдгольма (при наличии одного подсемейства, уникального для рода *Darevskia*) выдвинули предположение о ее вероятном гибридном происхождении. Для этого имеются палеогеографические предпосылки: во второй половине миоцена (поздний эоцено, поздний понт) и в плиоцен-раннечетвертичное время непосредственный контакт Крыма и Кавказа возникал неоднократно (Шнюков и др. 1997; Невеская и др. 2003; Чебаненко и др. 2003; Климчук и др. 2008; Gillet, Lericolais and Rehault 2007; Андреев 2010). Филогенетический анализ некоторых групп жесткокрылых насекомых также подтверждает существование тесных связей Крыма и крайнего запада Кавказа и их значительную древность, более того – позволяет прийти к заключению о существовании единого крымско-западнокавказского центра видообразования (Белоусов 2008). Не существовало абсолютной географической изоляции этих регионов и в регрессивные эпохи позднего неоплейстоцена. Так, разделение единой крымско-кавказской метапопуляции калабрийской сосны (*Pinus brutia*), обусловленное затоплением шельфовой зоны при подъеме уровня новоэвксинского бассейна, по аллозимным данным датируется термическим оптимумом среднего голоцена (Гончаренко и др. 1998; Yena et al. 2005). Однако полученные данные по митохондриальной ДНК не подтверждают гипотезу о гибридном происхождении *D. lindholmi*. Для решения этой интересной зоогеографической проблемы необходимы дальнейшие исследования, в частности привлечение данных по изменчивости ядерной ДНК.

В настоящее время *D. lindholmi*, вероятно, претерпевает этап интенсивного формообразования.

Этот вид характеризуется высоким уровнем морфологического полиморфизма, проявляющегося прежде всего в межпопуляционной вариабельности окраски, а также в степени выраженности некоторых элементов фоллидоза – в частности центральновисочного щитка. На эту особенность в свое время обратил внимание Щербак (1962, 1966), выделивший ряд «отдельных экотипов» (в том числе на горе Ак-Кая близ Белогорска и на древневулканическом массиве Карадаг). Вероятно, в понимании этого автора «экотип» соответствует определению Завадского – локальная экологическая раса, близкая к статусу подвида, но не собственно географическая и региональная экологическая раса (Завадский 1961). Наиболее уклоняющаяся по окраске популяция *D. lindholmi* – полностью изолированная и притом самая северная – обитает на сложной верхнемеловыми и палеогеновыми известняками и мергелями предгорной куэсте Ак-Кая в долине р. Биюк-Карасу (Рис. 8А, 9). Однако по данным филогенетического анализа она (TS 2555) не образует самостоятельную линию, а входит в кластер вместе с особями с юго-восточного побережья Крыма (группа А) – в том числе из Карадагского заповедника (TS 2556-2557), где также обитает изолированная и морфологически своеобразная периферическая популяция вида – одна из самых восточных (Рис. 8В, 10). Отсутствие значимых генетических отличий между этими территориально разобщенными группировками подтверждает наше предположение о совсем недавней фрагментации ареала ящерицы Линдгольма в восточном Крыму, обусловленной, по-видимому, деградацией сплошного лесного покрова и сильным остепнением этой территории в среднем голоцене (Кукушкин 2009). На это же обстоятельство указывает и обилие здесь различной величины изолятов. Очевидно, все эти популяции, иногда насчитывающие менее полусотни особей, являются реликтами периода лучшей облесенности восточной части Горного Крыма в голоцене.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.Б. Ананьевой, К.Ю. Лотиеву, С.Н. Литвинчуку, Г.П. Лукиной, Д.А. Мельникову и К.Д. Мильго за внимание к работе и любезные консультации; Н.Е. Шевченко за техническую помощь; Е.М. Писанцу, И.Б. Доценко, В.И. Радченко и Л.П. Ермо-

линой за возможность обработки герпетологических коллекций Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и Зоологического музея Ставропольского государственного университета; Н.И. Абрамсон, С.Ю. Бодрову, А.Ю. Костыгову, Е.Н. Мельниковой и Т.В. Петровой за помощь при работе в Лаборатории молекулярно-генетической систематики животных ЗИН РАН; А.В. Барабанову и Н.А. Пояркову за критическое прочтение рукописи и ценные замечания. Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ 6560.2012.4) и гранта РФФИ (12-04-00057-а). Исследование было проведено при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации.

## ЛИТЕРАТУРА

- Акатов В.В., Спасовский Ю.Н., Туниев Б.С. и Замотайлов А.С. 2009.** Изменение климата. В кн.: Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике. *Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника: сборник научных трудов*, 19: 203–205.
- Андреев В.М. 2010.** Проблема Понтиды и долины древних рек в Черном море. *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2: 48–50.
- Белоусов И.А. 2008.** Жуки-жужелицы родового комплекса *Nannotrechus* (Coleoptera, Carabidae, Trechini) Крыма и Кавказа. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Санкт-Петербург, 19 с.
- Верещагин Н.К. 1959.** Млекопитающие Кавказа. Издательство АН СССР, Москва – Ленинград, 703 с.
- Гончаренко Г.Г., Болсун С.И., Нево Э. и Захави А. 1998.** Генетико-таксономические взаимоотношения у сосны пицундской, сосны Станкевича и сосны брутской. *Доклады РАН*, 359(4): 565–568.
- Гречко В.В. 2000.** Молекулярные маркеры в проблеме партеногенеза и филогении ящериц сем. Lacertidae. Автореферат диссертации доктора биологических наук. Москва, 48.
- Гроссгейм А.А. 1936.** Анализ флоры Кавказа. *Труды ботанического института Азербайджанского филиала АН СССР*, 1: 1–257.
- Даревский И.С. 1963.** Некоторые особенности герпетофауны Кавказского перешейка в связи с вопросом о путях её формирования. Тезисы докладов III совещания по зоогеографии суши. Ташкент: 85–86.
- Даревский И.С. 1967.** Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Наука, Ленинград, 214 с.
- Даревский И.С. 1973.** Замещение подвидовых форм пресмыкающихся во времени. В кн.: Вопросы герпетологии. Наука, Ленинград: 77–78.
- Доронин И.В. 2011а.** Описание нового подвида скальной ящерицы *Darevskia braueri myusserica* ssp. nov. из Западного Закавказья (Абхазия) с комментариями по систематике комплекса *Darevskia saxicola*. *Труды Зоологического института РАН*, 315(3): 242–262.
- Доронин И.В. 2011б.** Анализ распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia saxicola* на Кавказе (опыт применения программы Maxent). Материалы Международной научной конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа» (26–29 сентября 2011 года, Ереван, Армения). Ереван: 136–140.
- Доронин И.В. 2012.** Обзор типовых экземпляров скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* (Sauria: Lacertidae). *Труды Зоологического института РАН*, 316(1): 22–39.
- Завадский К.М. 1961.** Учение о виде. Издательство Ленинградского университета, Ленинград, 254 с.
- Климчук А.Б., Самохин Г.В. и Касьян Ю.М. 2008.** Глубочайшая пещера Мира на массиве Арабика (Западный Кавказ) и ее гидрологическое и палеогеографическое значение. *Спелеология и Карстология*, 1: 100–104.
- Колаковский А.А. 1974.** Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры. *Труды Сухумского ботанического сада*, 20: 115–131.
- Кукушкин О.В. 2009.** О некоторых закономерностях в распространении ящерицы Линдгольма (Sauria, Lacertidae) на юго-восточном побережье Крыма. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*, 18(1): 68–75.
- Лукина Г.П. 1963.** Систематическое положение и биология скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann на северо-западной границе ареала вида в пределах Кавказа. *Известия Академии наук АзССР. Серия биологических и медицинских наук*, 6: 53–61.
- Меницкий Ю.Л. 1984.** Дубы Азии. Наука, Ленинград, 316 с.
- Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П. и Хондкариан С.О. 2003.** О стратиграфической шкале неогена Восточного Паратетиса. *Стратиграфия и геологическая корреляция*, 11(2): 3–26.
- Рябина Н.Л. 1999.** Генетическое разнообразие и родство двуполых и однополых ящериц комплекса *Lacerta saxicola* на основе молекулярных маркеров RAPD. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Москва, 24 с.
- Семененко В.Н. 1993.** Денудационные неогеновые поверхности Причерноморской впадины и Украинского Щита. *Доклады АН Украины. Математика, естествознание, технические науки*, 11: 108–113.
- Соколенко А.В. 1992.** Рептилии Анапского района. Дипломная работа. Ростов-на-Дону, 57 с.



- Трофимов А.Г. 1981.** Пространственная структура популяций некоторых партеногенетических и двуполых скальных ящериц Кавказа. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Киев. 20 с.
- Туниев Б.С. 2005.** Герпетофауна Рицинского реликтового национального парка. В кн.: Рицинский реликтовый национальный парк. Проспект, Сочи: 95–105.
- Туниев Б.С., Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б. и Агасян А.Л. 2009.** Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. Товарищество научных изданий КМК, Санкт-Петербург – Москва, 223 с.
- Туниев Б.С. и Тимухин И.Н. 2002.** Новые находки редких видов флоры и фауны на Северо-Западном Кавказе: тревога и оптимизм. Актуальные проблемы экологии в условиях современного мира. Издательство МГТИ, Майкоп: 137–139.
- Туниев С.Б. 2008.** Эктотермные позвоночные Сочи́нского национального парка: таксономический состав, зоогеография и охрана. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Санкт-Петербург 24 с.
- Чебаненко И.И., Гожик П.Ф., Евдошук Н.И. и Клочко В.П. 2003.** Схема глубинных разломов на участках крымского и кавказского побережий Черного моря. *Геологический журнал*, **1**: 54–58.
- Чепалыга А.Л. 1987.** Климатические события кайнозоя Паратетиса. В кн.: Климаты Земли в геологическом прошлом. Сборник научных статей. Наука, Москва: 214–225.
- Чобану Д., Гречко В.В., Крамеров Д.А. и Даревский И.С. 2003.** Новое подсемейство сателлитной ДНК, CLsatIV, ящерицы *Darevskia lindholmi* (Sauria: Lacertidae): структура и эволюция. *Доклады Академии наук*, **392**(3): 410–414.
- Шалимов А.И. 1966.** Новая тектоническая схема Крыма и связь складчатых сооружений Горного Крыма и северо-западного Кавказа. В кн.: Строение Черноморской впадины. Наука, Москва: 49–58.
- Шифферс Е.В. 1953.** Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. Издательство АН СССР, Москва – Ленинград, 358 с.
- Щербак Н.Н. 1962.** О систематике скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) Крыма и Северного Кавказа. *Зоологический журнал*, **41**(9): 1374–1385.
- Щербак Н.Н. 1966.** Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. *Herpetologia Taurica*. Наукова думка, Киев, 240 с.
- Шнюков Е.Ф., Щербаков И.Б. и Шнюкова Е.Е. 1997.** Палеостровная дуга севера Черного моря. ННПМ НАНУ, Киев, 287 с.
- 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.
- Carranza S., Arnold E.N. and Amat F. 2004.** DNA phylogeny of *Iberolacerta* and other lacertine lizards (Reptilia: Lacertidae): did competition cause long-term restriction? *Systematics and Biodiversity*, **2**: 57–77.
- Gillet H., Lericolais G. and Rehault J.-P. 2007.** Messinian event in the Black Sea: Evidence of a Messinian erosional surface. *Marine Geology*, **244**(1–4): 142–165.
- Grechko V.V., Ciobanu D.G., Darevsky I.S., Kosushkin S.A. and Kramerov D.A. 2006.** Molecular evolution of satellite DNA repeats and speciation of lizards of the genus *Darevskia* (Sauria: Lacertidae). *Genome*, **49**: 1297–1307.
- Hall T.A. 1999.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**: 95–98.
- Ljubisavljević K., Arribas O., Džukić G. and Carranza S. 2007.** Genetic and morphological differentiation of Mosor rock lizards, *Dinarolacerta mosorensis* (Kolombatović, 1886), with the description of a new species from the Prokletije Mountain Massif (Montenegro) (Squamata: Lacertidae). *Zootaxa*, **1613**: 1–22.
- Fedorov A.N., Fedorova L.V., Grechko V.V., Ryabinin D.M., Sheremet'eva V.A. Bannikova A.A., Lomov A.A., Ryskov A.P. and Darevsky I.S. 1999.** Variable and Invariable DNA Repeat Characters Revealed by Taxonprint Approach Are Useful for Molecular Systematics. *Journal of Molecular Evolution*, **48**: 69–76.
- Fu J. 1999.** Phylogeny of Lacertid Lizards (Squamata: Lacertidae) and the Evolution of Unisexuality. Ph.D. dissertation. University of Toronto. 168 p.
- Lantz L.A. et Cyrén O. 1936.** Contribution à la connaissance de *Lacerta saxicola* Eversmann. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **61**: 159–181.
- MacCulloch R.D., Fu, J., Darevsky I.S. and Murphy R. 2000.** Genetic evidence for species status of some Caucasian rock lizards in the *Darevskia saxicola* group. *Amphibia–Reptilia*, **21**: 169–176.
- Méhely L. 1909.** Materialien zu einer Systematik und Phylogenie der Muralis-Ähnlichen Lacerten. *Annales Musei Nationalis Hungarici*, **7**: 409–621.
- Miller S.A., Dykes D.D. and Polesky H.F. 1988.** A simple salting out procedure for extraction DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Research*, **16**: 12–15.
- Milto K.D., Pestov M.V. and Bezman-Moseyko O.S. 2010.** Geographic distribution: *Darevskia braumeri szczerbaki* (Rock lizard). *Herpetological Review*, **41**(1): 106.
- Murphy R.W., Darevsky I.S., MacCulloch R.D., Fu J. and Kupriyanova L.A. 1996.** Evolution of the bisexual species of Caucasian rock lizards: A phylogenetic evaluation of allozyme data. *Russian Journal of Herpetology*, **3**(1): 18–31.
- Ryabinin D.M., Grechko V.V., Darevsky I.S., Ryskov A.P. and Semenova S.K. 1996.** Comparative study of

DNA repetitive sequences by means of restriction endonucleases among populations and subspecies of some lacertid lizard species. *Russian Journal of Herpetology*, **3**(2): 178–185.

**Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M. and Kumar S. 2011.** MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, **28**: 2731–2739.

**Tuniyev B.S. and Tuniyev S.B. 2012.** On Distribution and Taxonomic status of Rock Lizards *Darevskia brauneri szczerbaki* (Lukina, 1963) and *D. b. darevskii* (Szczerbak, 1962). *Russian Journal of Herpetology*, **19**(1): 10–22.

**Yena An., Yena Al. and Yena V. 2005.** “Stanckiewicz pine” in Crimea: some new taxonomical, chorological and paleo-landscape consideration. *Dendrobiology*, **53**: 63–69.

*Представлена 13 июня 2012; принята 8 февраля 2013.*