

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи



Луконина Светлана Александровна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ
ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА (*DAREVSKIA LINDHOLMI*)**

1.5.15. Экология (биологические науки)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
доцент, О.А. Ермаков

Пенза – 2025

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1. Физико-географическая характеристика Крыма	9
1.2. Характеристика герпетофауны Крыма	14
1.2.1. Особенности герпетофауны Крыма	14
1.2.2. Заурофауна Крыма и характеристика объекта исследований	17
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	23
2.1. Исследованный материал	23
2.2. Методы исследования	34
2.2.1. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование	34
2.2.2. Рестрикционный анализ	36
2.2.3. Анализ биотопической приуроченности	37
2.2.4. Моделирование пригодности местообитаний	39
2.2.5. Анализ последовательностей митохондриальных и ядерных маркеров	41
2.2.6. SNP генотипирование и анализ	43
2.2.7. Оценка времени дивергенции	45
Глава 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ	47
Глава 4. АНАЛИЗ БИОТОПИЧЕСКОЙ ПРИУРОЧЕННОСТИ ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА	51
4.1. Анализ связей между факторами среды и распространением групп популяций <i>D. lindholmi</i>	51
4.2. Характеристика биотопов групп популяций <i>D. lindholmi</i>	57
Глава 5. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРИГОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА	62
Глава 6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА, РАЗНООБРАЗИЕ И СТЕПЕНЬ ИЗОЛЯЦИИ ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА	69

6.1. Результаты анализа гена <i>cyt b</i> мтДНК	69
6.2. Результаты анализа гена <i>COI</i> мтДНК	73
6.3. Результаты анализа конкатенированных последовательностей митохондриальных маркеров	74
6.4. Результаты анализа гена <i>βfib</i> яДНК	76
6.5. Анализ генетической изменчивости групп популяций с использованием ядерных SNPs	78
Глава 7. ВРЕМЯ ДИВЕРГЕНЦИИ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА	82
ВЫВОДЫ.....	86
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	88

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. В фокусе исследования находится ящерица Линдгольма, *Darevskia lindholmi* (Szczerbak, 1962), – единственный эндемичный вид рептилий фауны Крыма. *D. lindholmi* – типично горная ящерица, тяготеющая к скальному субстрату. Вид распространен на большей части территории Горного Крыма, где занимает разнообразные ландшафты, существенно различающиеся по условиям теплообеспеченности и величинам увлажнения (Щербак, 1962, 1966; Доронин, 2012). Ящерица Линдгольма, как и другие виды рода *Darevskia* Arribas, 1999, характеризуется петрофильностью и мезофильностью (Щербак, 1962, 1966; Титар, 2011; Кукушкин и др., 2021). Эта ящерица адаптирована к широкому диапазону условий среды и при достаточной площади обнажений горных пород отсутствует только в местностях с высоко аридным или наиболее холодным климатом. Множество популяций, в настоящее время полностью изолированных от основного ареала, обнаружено в скалистых урочищах на самом северном крае предгорий – фактически, на границе с равниной (Кукушкин и др., 2021).

Род *Darevskia* (Arribas, 1999) связан своим происхождением с горными системами Передней Азии (Даревский, 1967; Murtskhvaladze et al., 2020) и демонстрирует высокое таксономическое разнообразие на Кавказе, в Анатолии и северном Иране (Arribas, 2024). *D. lindholmi* – единственный представитель рода, обладающий ареалом, расположенным целиком в Европе, и член надвидового комплекса *Darevskia (saxicola)*, большинство видов которого обитают на Западном и Центральном Кавказе (MacCulloch et al., 2000; Доронин и др., 2013).

Предполагаемая древность ареала, разнообразие условий обитания, длительное изолированное существование вида в условиях климатических осцилляций плейстоцена делают ящерицу Линдгольма перспективным объектом для изучения (Щербак, 1966; Доронин, 2012; Kukushkin et al., 2021). Этот вид характеризуется высоким уровнем морфологического

полиморфизма, проявляющегося прежде всего в межпопуляционной вариабельности окраски, а также в степени выраженности некоторых элементов фolidоза, в частности, центральновисочного щитка. Предшествующие исследователи обращали внимание на аномально высокое разнообразие сателлитной ДНК у *D. lindholmi*, включая один уникальный для всех *Darevskia* ее вариант (Ciobanu et al., 2003; Grechko et al., 2006). В настоящее время ящерица Линдгольма, вероятно, претерпевает этап интенсивного формообразования. (Доронин и др., 2013). Ранее показано, что по данным анализа митохондриального гена *cyt b* внутри *D. lindholmi* выделяются две генетические линии – ящерицы с юго-восточного побережья Главной гряды Горного Крыма и предгорий и с юго-западного побережья полуострова (Доронин и др., 2013).

Детальное изучение генетической структуры популяций и экологических особенностей их распространения с включением данных со всего ареала вида актуально как для решения задач теоретической биологии, так и для прикладных, в том числе, природоохранных.

Объединение таких подходов как экологическое моделирование пригодности местообитаний (species distribution modeling, SDM), высокопроизводительное секвенирование (next-generation sequencing, NGS) для анализа SNP-полиморфизма популяций с традиционными экологическими и молекулярно-генетическими исследованиями способствует лучшему пониманию экологических аспектов проблем происхождения и эволюции видов.

Цель работы: определение экологических закономерностей распространения и генетической структуры популяций ящерицы Линдгольма.

Задачи:

1. Оценить генетическую дифференциацию групп популяций *D. lindholmi* и разработать тест-систему их идентификации для выявления особенностей их географического распространения.

2. Выявить биотопические характеристики, определяющие закономерности пространственного распространения генетически обособленных групп популяций ящерицы Линдгольма.
3. Создать модели потенциально пригодных мест обитаний генетически обособленных популяций на основе биоклиматических переменных.
4. Определить генетическую структуру, разнообразие и степень изоляции групп популяций *D. lindholmi*.
5. Определить эволюционные сценарии формирования обособленности групп популяций *D. lindholmi* во временном и пространственном масштабах.

Научная новизна. Впервые показано, что ареал ящерицы Линдгольма разделен на группы популяций, относящиеся к трем митохондриальным линиям, географически изолированным пространствами, непригодными для жизни петрофильных скальных ящериц, или территориями с холодным или очень сухим климатом. Впервые выявлены биотопическая приуроченность групп генетически обособленных популяций и ландшафтные особенности, определяющие границы их распространения. Впервые созданы модели потенциально пригодных мест обитаний для генетически дифференцированных групп популяций. Впервые изучена популяционно-генетическая структура эндемичного вида заурофауны Крыма, *D. lindholmi*, с использованием митохондриальных и ядерных (SNP-полиморфизм) маркеров. Обнаруженные высокие генетические дистанции между линиями позволили предполагать их дивергенцию в раннем плейстоцене под воздействием геологических и климатических факторов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Исследование демонстрирует актуальность комплексного изучения биоразнообразия и генетической структуры популяций массовых видов организмов даже в небольших изолированных горных системах с относительно слабо выраженной вертикальной поясностью. Изучение древнего аборигена полуострова, *D. lindholmi*, предки которого обитали в Крыму, вероятно, с

позднего плиоцена или раннего плейстоцена, имеет ключевое значение для понимания палеогеографии полуострова и роли экологических факторов в эволюции комплекса *D. saxicola*. Результаты исследования являются источником важных сведений об истории формирования региональной фауны и экологических предпочтений изучаемых форм. Материалы диссертации могут найти применение для оценки состояния естественных биоценозов и составления региональных кадастров, а также могут быть использованы при преподавании экологических и зоологических дисциплин в вузах.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Ящерица Линдгольма представлена географически обособленными и генетически разнородными группами популяций, одна из которых, вероятно, имеет таксономическую самостоятельность.
2. Каждая из парapatрических эволюционных линий характеризуется специфичными экологическими особенностями – биотопической приуроченностью и пространственным распределением на основе биоклиматических параметров среды.

Личный вклад автора. Автор участвовала в экспедиции в Крым по сбору полевого материала, подготовила базу данных точек находок (локалитетов) исследованных видов, создала модели биотопической приуроченности и пригодности местообитаний. Соискатель непосредственно занималась выделением ДНК, постановкой ПЦР, проводила электрофорез ДНК, редактировала и выравнивала полученные при секвенировании последовательности, осуществляла их анализ. Также автор обобщила полученные результаты, представила их в текстовой и графической форме, сформулировала выводы. В совместных публикациях вклад автора составил 60–80%. Биоинформатический анализ данных SNPs и времени дивергенции выполнен Е.П. Симоновым.

Степень достоверности полученных результатов. Достоверность результатов обоснована большим объемом данных, воспроизводимостью

результатов, использованием методов экологического моделирования и молекулярно-генетического анализа, корректным применением статистических и биоинформатических методов, критическим анализом результатов исследования и сопоставлением их с актуальными данными литературы.

Апробация работы. Материалы исследования представлены на II Международной научно-практической конференции «Биологическое разнообразие природных и антропогенных ландшафтов: изучение и охрана» (г. Астрахань, 4 июня 2021 г.), на VIII съезде Герпетологического общества имени А.М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии» (г. Звенигород, 3–9 октября 2021 г.), на IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея «Современные проблемы биологической эволюции» (г. Москва, 17–20 октября 2022 г.), на Второй всероссийской конференции «Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию» (г. Санкт-Петербург, 27 июня 2023 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 научных работ, в том числе 1 статья в журнале, входящем в «Белый список» РЦНИ и 2 статьи в журналах, входящих в перечень ведущих научных журналов ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 111 страницах. Состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы. Текст проиллюстрирован 29 рисунками и содержит 17 таблиц. Библиографический список включает 197 источников, в том числе 145 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает благодарность О.В. Кукушкину, Е.П. Симонову, И.В. Доронину и сотрудникам кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета за всестороннюю помощь на всех этапах исследования.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Физико-географическая характеристика Крыма

Крымский полуостров занимает центральное положение в Северном Причерноморье – обширном, преимущественно степном историческом регионе, простирающемся с запада на восток от дельты Дуная и Северной Добруджи до Кубано-Приазовской низменности и подошвы Большого Кавказа (Ена и др., 2004; Зубарев, 2005) (рис. 1). В северной части Крым соединен с материком узким Перекопским перешейком. С севера на юг полуостров имеет протяженность около 200 км, с запада на восток – 325 км, а площадь Крыма составляет 25900 км² (Плащев, Чекмарев, 1967). В физико-географическом отношении Крым обычно разделяют на три неравные части: Горный Крым, Равнинный Крым (около 70% территории) и Керченский полуостров.

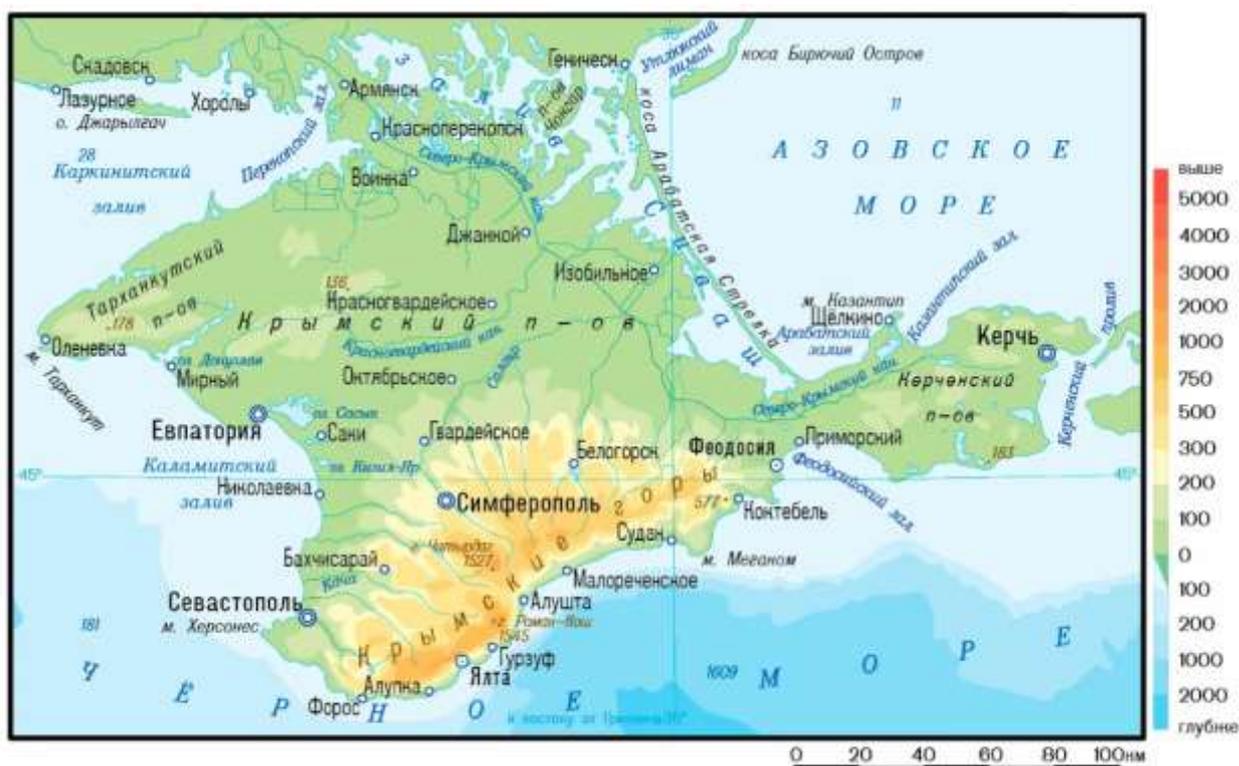


Рис. 1. Физическая карта Крыма (по: <https://darminaopel.ru/library/>).

Горный Крым – небольшая горная страна, занимающая около четверти площади полуострова (максимальная протяженность около 180 км, ширина – около 50 км; площадь 6765 км²) с малыми высотами: средняя абсолютная высота составляет 412 м н.у.м., наибольшая – 1545 м. Крымский ороген существенно отличается по возрасту, стилю строения и эволюции от других регионов Средиземноморского складчатого пояса и рассматривается геологами как мезозойское складчато-покровное сооружение, частично переработанное в альпийскую тектоническую эпоху (Пчелинцев, 1962; Yudin, 2021). Это означает, что он формировался независимо от Кавказа и на протяжении большей части своей геологической истории был географически изолирован (Муратов, 1960; Popov et al., 2006, 2019; Baskakova et al., 2021).

Крымские горы состоят из трех горных гряд, расположенных параллельно друг другу: Главной, Внутренней и Внешней. Главная гряда на западе представляет собой целостную горную гряду, а на востоке распадается на ряд массивов (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Главная гряда – это самая древняя часть Крыма, общей площадью в 1565 км². Все яйлы занимают площадь 34,6 тыс. га. Южные склоны главной гряды на большом протяжении круто обрываются в сторону Черного моря, создавая отвесные стены (известнякового и рифового происхождения) высотой до 500 м н.у.м. Наибольшей высоты среди вершин Главной гряды достигает Роман-Кош (горный массив Бабуган, 1543 м) и Эклизи-Бурун (горный массив Чатырдаг, 1527 м). В рельефе Главной гряды имеются плоские участки горной местности (яйлы), сложенные твердыми верхнеюрскими известняками, образующими крутые и отвесные склоны плато, борта каньонов, расчленяющих их края. Южный склон Главной гряды круто обрывается в сторону моря и между склоном и морем находится узкая полоса суши (Южный берег Крыма), расширяющаяся к востоку (Плащев, Чекмарев, 1967). На Южном берегу Крыма находятся палеовулканические образования – массивы Карадаг, Фиолент, Аю-Даг и т.д. (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Внутренняя и Внешняя гряды отделены друг от друга и от Главной гряды

продольными долинами. Высоты Внутренней гряды колеблются в пределах 400–500 м, на востоке она достигает наивысшей высоты – гора Кубалач (739 м). Внешняя гряда хорошо выражена в западной части Крыма, где она достигает высот 200–300 м. В восточной же части эта гряда почти не выделяется. Внутренняя и Внешняя гряды сливаются в юго-западной части Крыма между реками Чёрная и Бельбек, а также в центральной части восточнее Симферополя (Плащев, Чекмарев, 1967). Благодаря наличию Крымских гор на полуострове возникает асимметричная структура почвенного и растительного покровов, ландшафтных и климатических явлений (Боков, 2004).

Разнообразие типов ландшафтов и климатов Крымских гор обусловлено их сложным геологическим строением, разнообразием литогенной основы и орографическими особенностями – довольно существенной высотой, значительной крутизной южного склона и субширотной ориентацией, усугубляющей барьерную функцию горного хребта (Муратов, 1960; Дидух, 1992; Ведь, 2000; Біотопи..., 2016; Cordova et al., 2011, Nikishin et al., 2015). Вертикальный градиент условий среды четко выражен на южном макросклоне Главной горной гряды: природа Южного берега Крыма характеризуется субсредиземноморскими чертами, притом что на вершинах Главной гряды, на удалении всего нескольких километров от побережья, распространены бореальные ландшафты (Биологическое..., 1999; Ведь, 2000; Cordova, 2016; Mucina et al., 2016).

Современные границы ландшафтов Крыма сложились в начале голоцена, около 10 тыс. лет назад (Ена, 2012). Это регион с высотной поясностью и широтной зональностью, с огромным разнообразием степной, горно-лесной, предгорной лесостепной, нагорной лугово-степной растительностью и сообществами средиземноморского типа (Биологическое..., 1999). Горы и предгорье образованы рядом складчатых и разломанных осадочных пород, охватывающих поздний триас до палеогена.

Вулканические породы средней и поздней юры перемешаны в осадочных породах.

Климат в Крыму умеренно жаркий, с умеренно мягкой зимой. В целом степень аридизации климата увеличивается от полузасушливого в центре к засушливому на периферии и западе и до очень засушливого на востоке. (Подгородецкий, 1988). Климат южного побережья Крыма защищён Крымскими горами и в значительной степени смягчается воздушными массами Чёрного моря. Южное побережье характеризуется теплым летом (средняя температура августа 24°C) и мягкой дождливой зимой (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Для Крыма характерно два максимума выпадения осадков: летний и зимний. Для южного берега Крыма характерен морской климат с преобладанием зимнего максимума осадков. В Крымских горах отчетливо выражена высотная зональность (Мильков, Гвоздецкий, 1976). В горах количество осадков уменьшается с запада на восток, с высотой возрастает количество осадков и снижаются температуры (Плащев, Чекмарев, 1967).

В Крыму отчетливо выражена горизонтальная и высотная зональность ландшафтов. На полуострове представлен целый спектр типов растительности от пустынных солянковых сообществ засоленных низменностей Присивашья и ковыльно-типчаковых степей Керченского полуострова до дубовых, буковых и хвойных лесов, формирующихся в горных поясах. В геоботаническом отношении Горный Крым подразделен на два округа: Предгорный Крымский и Горный Крымский, включающий и Южный берег Крыма (Дидух, 1992) (рис. 2). Платообразная вершина Главной гряды Крымских гор занята своеобразными луговыми степями или остепненными лугами. Южному берегу свойственна растительность, близкая к средиземноморскому типу. Здесь распространены фисташково-дубовые, грабинниково-дубовые, можжевельниковососновые леса и кустарниковые заросли типа шибляк. Предгорные районы характеризуются чередованием лесов южного субсредиземноморского типа из дуба пушистого на северном

пределе их распространения и степных сообществ на южной границе. Хвойные леса в Крыму располагаются на высоте и занимают более высокие и холодные районы. Субсредиземноморское редколесье занимает южные склоны Крыма и включает в себя редкие лесные сообщества с преобладанием кустарников и небольших деревьев. Здесь можно встретить такие виды, как можжевельник, оливковое дерево и различные виды кизила. Этот район представляет собой уникальную экосистему, где пересекаются средиземноморские и континентальные биомы. Северный склон Главной гряды Крыма отличается более умеренным климатом и разнообразием растительности. Здесь можно встретить леса, состоящие преимущественно из хвойных деревьев, таких как сосна и ель, а также лиственных пород. Южный склон Главной гряды Крыма отличается более теплым и сухим климатом, что создает благоприятные условия для роста субтропической растительности. Здесь преобладают лиственные леса с дубом, буком и другими деревьями, а также кустарниковые и травянистые сообщества. Около 60% всей площади Крыма заняты открытыми биотопами, распространенными в равнинной части полуострова в подзоне типичных и пустынных степей, в горной части – в основном на яйлах.

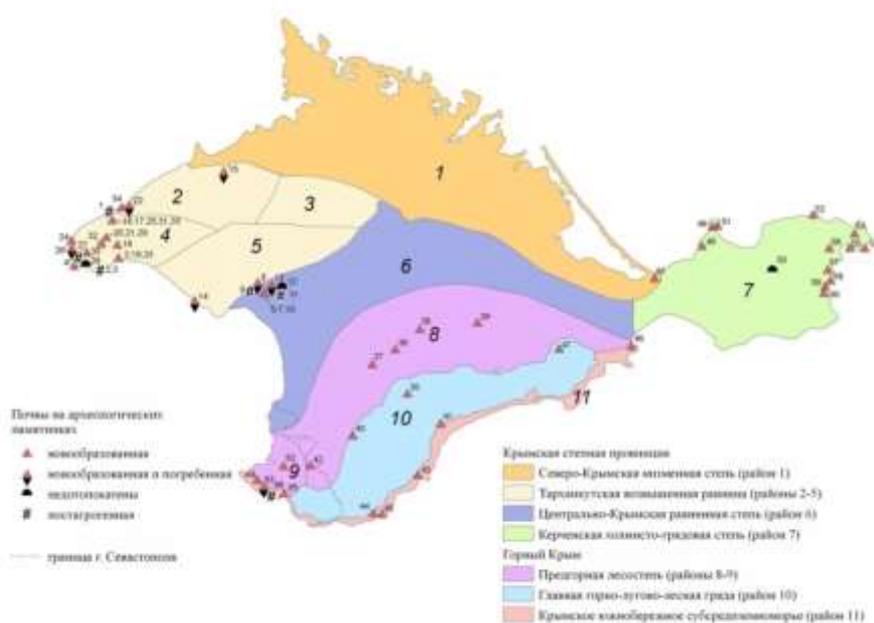


Рис. 2. Геоботаническое районирование Крыма (по: <https://darminaopel.ru/library/>)

Обособленное географическое положение Крымских гор и яркое своеобразие их флоры и фауны, характеризующихся обилием видов средиземноморского происхождения, привлекали внимание многих исследователей, начиная с П.С. Палласа, и порождали попытки объяснить эту ситуацию, исходя из умозрительных представлений о древних геологических связях Крыма. Длительное время доминировала гипотеза Понтической суши – «Понтиды», в соответствии с которой Крым рассматривали как «обломок южного материка», погружившегося на дно Черноморской впадины (Семенов, 1899; Пузанов, 1927).

1.2. Характеристика герпетофауны Крыма

1.2.1. Особенности герпетофауны Крыма

Географически изолированные Крымские горы характеризуются высоким ландшафтным разнообразием и известны как региональный очаг биоразнообразия. Предпосылки для видового богатства биоты создают сильная выдвинутость в море, положение на стыке умеренных и субтропических широт, гористый рельеф южной части (Биологическое..., 1999; Ена, 2012).

Главные черты своеобразия флоры и фауны Крыма были обозначены еще в конце 19 – середине 20 веков:

1. двойственность, под которой подразумевается совмещение двух компонентов флоры и фауны: древнего «средиземноморского» (плиоцен – раннечетвертичный периоды) и более молодого, представленного «последнеледниковыми» вселенцами из восточноевропейских степей;
2. дефектность – отсутствие в Крыму некоторых широкоареальных видов, обитающих на прилежащих территориях с похожей средой, что объяснялось, с одной стороны, длительным островным положением Крыма, а с другой – его бедностью пресными водами

3. неоэндемизм – обилие во многих группах организмов молодых эндемиков, возникновение которых связывали с исчезновением прямого соединения Крыма с Анатолией и южным Закавказьем через гипотетическую сушу, возможно существовавшую в конце неогена или начале четвертичной эпохи – Понтическое плато, или Понтиду (Семенов, 1899; Вульф, 1944; Пузанов, 1927, 1949; Воинственский, 2019 (1962)).

Геологические представления, доминировавшие в этот период, поддерживали эти взгляды (Андрусов, 1893, 1926; Освальд, 1916; Добрынин, 1922). Наряду с «гипотезой Понтиды» высказывались иные мнения в отношении генезиса крымской биоты, объяснявшие ее современный «средиземноморский» облик обогащением в послеледниковое время (Парамонов, 1962; Paramonow, 1944).

Перечисленные особенности крымской фауны проявляются в видовом составе местной герпетофауны и особенностях распространения ее представителей. Нативная герпетофауна Крыма характеризуется сниженным разнообразием сравнительно с Кавказом и Балканами: 5–6 видов амфибий и 14 видов рептилий и представляет собой оригинальную композицию таксонов с широкими ареалами в умеренном поясе Евразии, Кавказском экорегионе и Восточном Средиземноморье (Щербак, 1966; Котенко, 2010). Через Крым или в непосредственной близости к нему (по низовьям Днепра – для таксонов, обитающих преимущественно на равнине), проходят западные границы глобальных ареалов тритона Карелина (*Triturus karelinii*), чесночницы Палласа (*Pelobates vespertinus*), желтопузика (*Pseudopus apodus apodus*), прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua*), надвидового комплекса *Darevskia (saxicola)* и степной гадюки (*Vipera renardi*), восточные границы ареалов крымского геккона (*Mediodactylus danilewskii*), крымской ящерицы (*Podarcis tauricus*), и леопардового полоза (*Zamenis situla*); одновременно с этим, изолированные крымские эксклавы наиболее термофильных видов (*T. karelinii*, *M. danilewskii*, *P. apodus*, *Z. situla*) являются одними из самых

северных в мире (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Zinenko et al., 2015; Psonis et al., 2017; Kotsakiozi et al., 2018; Jablonski et al., 2021; Wielstra, Arntzen, 2021).

Современная фауна сформировалась под воздействием четвертичных климатических осцилляций и сопутствующих им флуктуаций уровня моря, обусловивших чередование периодов сухопутной связи Крыма с прилежащим континентом и полной его изоляции, когда Крым превращался в остров, либо его горная часть испытывала сильное воздействие экологической изоляции (Richter, 2005; Yanina, 2014; Yanko-Hombach et al., 2017; Krijgsman et al., 2019; Kadurin et al., 2020). Общей тенденцией было обеднение герпетофауны вследствие вымирания термофильных и мезофильных форм на протяжении плейстоцена (Syromyatnikova, 2023; Syromyatnikova, Lopatin, 2024; Syromyatnikova, Tarasova, 2024). Нельзя исключать, что некоторые виды термофильных рептилий, ныне обладающие крупными природными популяциями на юге Крыма (крымский геккон, *Mediodactylus danilewskii* и леопардовый полоз, *Zamenis situla*), колонизовали Крым из Малой Азии при непосредственном участии человека, т.к. экономические связи античной Таврики с государствами Средиземноморья были весьма тесными, по крайней мере, с VIII в. до н. э. (Кукушкин и др., 2017).

Горный Крым лишь в слабой степени подвергался оледенению в конце вюрм, когда нижняя граница морозной атмосферы в Крыму соответствовала высоте 1400 м н. у. м. (Вахрушев, Амеличев, 2001). На базе молекулярно-генетических исследований и моделирования экологических ниш, предполагается, что в холодные эпохи позднего плейстоцена местные условия предоставляли возможность для выживания, по крайней мере, наиболее термотолерантным видам амфибий и рептилий (Кукушкин и др., 2020; Fritz et al., 2009; Wielstra et al., 2013; Dufresnes et al., 2016, Psonis et al., 2018; Jablonski et al., 2019, 2024; Kukushkin et al., 2021; Lucchini et al., 2023; Litvinchuk et al., 2013, 2024; Stratakis et al., 2022), что отчасти находит

подтверждение в палеонтологических находках в Горном Крыму, датируемых вюрмской эпохой и ранним голоценом (Громов, 1961; Ратников, 2015; Kovalchuk et al., 2021; Vremir, Ridush, 2005;). По-видимому, Крым с прилежащими районами Северного Причерноморья являлся одним из источников голоценовой колонизации Восточно-Европейской равнины видами флоры и фауны и на этом основании может рассматриваться среди других европейских экстрасредиземноморских рефугиумов (Joger et al., 2007; Schmitt, Varga, 2012; Zinenko et al., 2015; Korábek et al., 2023; Jablonski et al., 2024; Simonov et al., 2024a). Генетические исследования указывают на возможность сохранения в Крыму «ключевых» видов его современной дендрофлоры в финальные фазы плейстоцена (Scotti-Saintagne et al., 2019; Semerikov et al., 2020; Mazur et al., 2021; Semerikova et al., 2023), что отчасти находится в соответствии с данными палинологии (Gerasimenko, 2007, 2011; Gerasimenko et al., 2022). Однако, роль Северного Причерноморья (в том числе Крыма с прилежащей осушившейся шельфовой зоной, рассеченной долинами многих крупных рек) в сохранении представителей различных систематических групп наземных позвоночных в эпоху оледенения до сих пор остается недостаточно понятой, поскольку представления о природной обстановке в конце плейстоцена все еще достаточно противоречивы (Vremir, Ridush, 2006; Markova, 2011; Tsvelykh, 2017; Doan et al., 2018, 2022; Gorobets et al., 2023).

1.2.2. Заурофауна Крыма и характеристика объекта исследований

Заурофауна Крыма представлена 6 видами ящериц (Sauria). Из этого числа по 1 виду принадлежат семействам Gekkonidae (крымский геккон, *Mediodactylus danilewskii*) и Anguidae (желтопузик, *Pseudopus apodus*), 4 вида – к семейству Lacertidae: разноцветная ящурка (*Eremias arguta deserti*), крымская ящерица (*Podarcis tauricus*), ящерица Линдгольма (*Darevskia lindholmi*) и прыткая ящерица (*Lacerta agilis*), причем последний из видов представлен двумя подвидами: восточным (*L. a. exigua*) и горнокрымским (*L.*

a. tauridica). Эндемичными признаны две формы крымских ящериц: *D. lindholmi* (в настоящее время имеет статус вида) (Доронин и др., 2013; Кукушкин и др., 2020; Andres et al., 2014; Tarkhnishvili et al., 2016, Kukushkin et al., 2021) и *L. a. tauridica* (подвид, близкий к *L. a. exigua*, *p*-дистанция по митохондриальному гену цитохрома *b* – около 3%) (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Andres et al., 2014; Кукушкин и др., 2020). Последняя форма была описана с территории Крыма и южной Украины (Доронин и др., 2020; Sukhow, 1927), но впоследствии ее типовая территория была ограничена Горным Крымом (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

Взгляды на систематическое положение и, соответственно, на эндемизм крымской заурофауны менялись с течением времени. Так, крымский геккон был описан А. Штраухом (1887) как эндемичный вид *Gymnodactylus danilewskii*, а позднее рассматривался в как подвид в составе вида средиземноморский геккон (*Mediodactylus kotschy*) (Щербак, 1960). Желтопузиков Крыма и Западного Кавказа некоторые авторы относили к балкано-малоазиатскому подвиду *P. a. thracius* (Боркин, Даревский, 1987), в то время как сейчас доказано, что Крым населяют самые западные популяции номинативного подвида, распространенного на большей части видового ареала в Азии (Jandzik et al., 2018).

Из таксонов ящериц, описанных из Крыма в качестве эндемиков, один (*L. viridis magnifica* Sobolevssky, 1930) оказался чужеродным видом, случайно интродуцированным в недалеком прошлом и сформировавшем временные популяции (Щербак, 1966; Zinenko et al., 2015; Kotsakiozi et al., 2018; Kehlmaier et al., 2020; Vörös et al., 2022).

Только таксономическое положение западного (восточноевропейского) подвида разноцветной ящурки не подвергалось в последние десятилетия ревизии, хотя высказывалось предположение, что *E. arguta* в действительности представляет собой комплекс видов (Khan et al., 2021).

Ящерица Линдгольма, находящаяся в фокусе данного исследования, была описана как эндемичный крымский подвид скальной ящерицы – *Lacerta*

saxicola lindholmi Lantz et Cyrén, 1936 – и длительное время рассматривалась в таком качестве (Щербак 1962; Lantz, Cyrén 1936).

L. saxicola была описана в 1834 году российским натуралистом, профессором Казанского университета Эдуардом Александровичем Эверсманом (1794–1860), начавшим изучение скальных ящериц Кавказа. В 1936 г. в Париже была опубликована ревизия скальных ящериц, *L. saxicola*, авторами которой были Луи Ланц и Отто Сирен (Lantz, Cyrén, 1936). Они разделили *L. saxicola* на 13 подвидов, дав их детальное описание и указав для каждого типовое местонахождение и распространение, и предположили возможность существования еще одного подвида, для которого предложили латинское название *L. saxicola lindholmi*. Николай Николаевич Щербак в 1961 году, сопоставляя скальных ящериц Крыма и Кавказа, выделил три группы популяций, имеющие обособленные ареалы, различающиеся по окраске тела, фоллидозу и экологическим предпочтениям. Н.Н. Щербак предложил рассматривать их как три разных подвида: северокавказские популяции как *L. saxicola saxicola*, западнокавказские как *L. saxicola darevskii*, крымские как *L. saxicola lindholmi*. Комментариев относительно типовых экземпляров и типового местонахождения *L. saxicola lindholmi* сделано не было.

Испанский герпетолог Оскар Аррибас (Arribas 1997, 1999), выделил скальных ящериц в описанный им в честь И.С. Даревского род *Darevskia* с типовым видом *D. saxicola*. Этот автор разделил род на ряд видовых групп. В состав группы «caucasica» были включены *D. alpina*, *D. caucasica* и *D. daghestanica* (Darevsky, 1967), в состав группы «saxicola» – *D. saxicola*, *D. lindholmi*, *D. clarkorum* (Darevsky, Vedmederja, 1977) и *D. dryada* (Darevsky, Tuniyev, 1997), причем включение двух последних видов ставилось под сомнение. Выделение нового рода было положительно воспринято и отечественными герпетологами, в том числе самим И.С. Даревским, который включил (будучи соавтором) в данный род 17 видов (Рудых и др., 2002).

Позже генетические исследования, а именно анализ изменчивости 35 аллозимных локусов девяти популяций всех известных на тот момент

подвидов *D. saxicola* позволил повысить таксономический статус *D. lindholmi* до видового, рассматриваемого как монотипический (MacCulloch et al., 2000). Сравнительно-кариотипический анализ (Куприянова, Одиерна, 2002) подтвердил отделение ящерицы Линдгольма от *L. saxicola*.

В обзоре типовых экземпляров скальных ящериц комплекса *Darevskia* (Доронин, 2013) выделен лектотип *L. s. lindholmi* (NMNHU SR 2057/14097) с типовой территорией в г. Ялта на Южном Берегу Крыма. Оригинальная этикетка: «*Lacerta saxicola* Крым, Ялта 18.V.1961 г. Leg. Щербак» [= Украина, Автономная Республика Крым, г. Ялта, 44°29'N, 34°9'E]

В 2013 году И.В. Дорониным, Б.С. Туниевым и О.В. Кукушкиным в исследовании, включавшем морфологический и молекулярно-генетический анализы установлено, что в объеме комплекса *Darevskia (saxicola)* можно выделить пять валидных таксонов: скальная ящерица *D. saxicola*, ящерица Линдгольма *D. lindholmi*, ящерица Щербака *D. szczyrbaki* и *D. brauneri* с подвидами – ящерица Браунера *D. b. brauneri* и мюссерская ящерица *D. b. myusserica* (Доронин и др., 2013). В этом исследовании показано, что по данным анализа митохондриального гена *cyt b* внутри *D. lindholmi* выделяются две клады – ящерицы с юго-восточного побережья и внутренней гряды Крыма и с юго-западного побережья Крыма (рис. 3, 4).

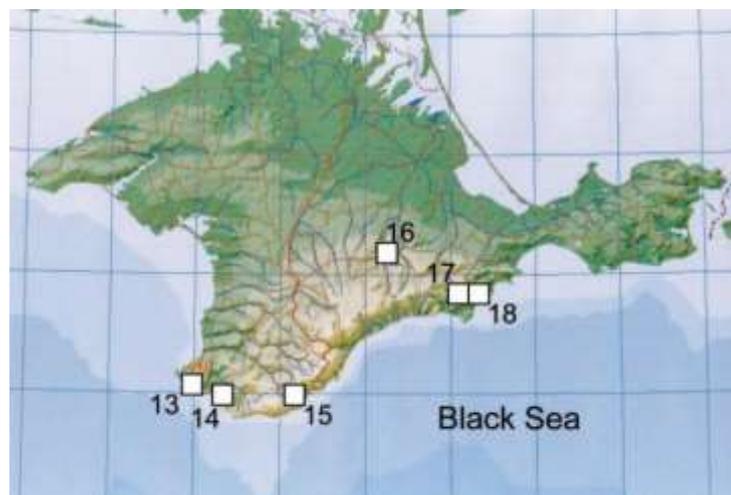


Рис. 3. Пункты сбора экземпляров, использованных при молекулярно-генетическом анализе *Darevskia lindholmi* (из: Доронин и др., 2013).

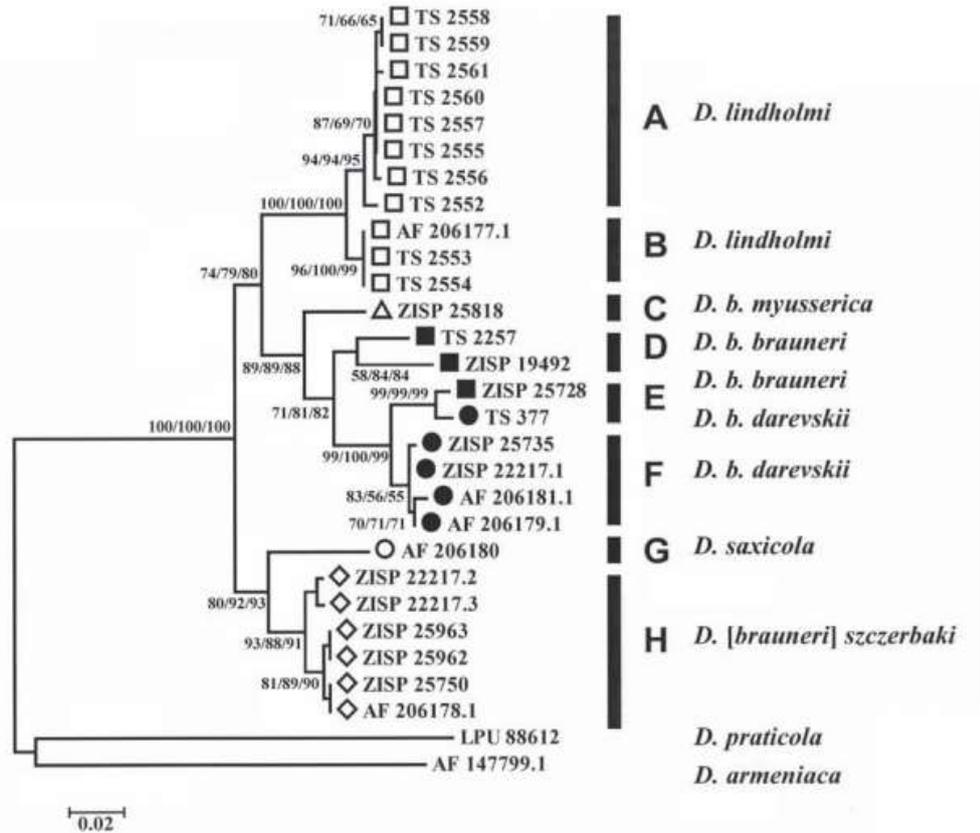


Рис. 4. ML-дерево филогенетических связей представителей комплекса *Darevskia (saxicola)* по данным анализа фрагмента *cyt b* (941 п.н.). (из: Доронин и др., 2013).

В 2021 году О.В Кукушкиным с соавторами приводятся новые данные о границах ареала ящерицы Линдгольма (Кукушкин и др., 2021). Показано, что вид населяет широкий спектр биотопов в различных ландшафтных ярусах Горного Крыма. Верхняя граница распространения на юго-западе Главной гряды Крымских гор достигает 1520 м над ур. м. (Ай-Петринская яйла, гора Кемаль-Эгерек). Северная граница ареала в западной части Горного Крыма проходит по Внешней предгорной гряде (правый берег р. Альма), в восточной – по последним скальным массивам Внутренней предгорной гряды севернее 45° с.ш. Изолированные периферические популяции, выявленные в лесостепных или фриганно-степных ландшафтах Крымского предгорья и засушливого Юго-Восточного побережья, существенно различаются по своей удаленности от основного ареала, численности и плотности населения ящериц. Среди факторов, лимитирующих распространение *D. lindholmi*, в предгорье на первый план

выходят геоморфологические особенности местности: площадь и высота скальных обнажений, экспозиция склонов. В фриганно-степных и лесостепных ландшафтах крайнего юго-востока Главной гряды на особенности распространения вида влияет также степень увлажнения, тогда как на нагорье и в лесах северного макросклона ведущая роль принадлежит теплообеспеченности (Кукушкин и др., 2021).

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Исследованный материал

Общая выборка составила 462 ящерицы из 117 локалитетов (рис. 5, табл. 1). Материал собран в 2011–2023 гг. О.В. Кукушкиным и коллегами, в 2020 году – с участием автора. Для анализа биотопической приуроченности изучено 126 точек находок. Для моделирования пригодности местообитаний использовано 114 записей присутствия вида. Для молекулярно-генетического анализа использованы образцы тканей 455 ящериц *D. lindholmi* из 113 географических точек. Также использовались литературные данные по 7 образцам из 4 локалитетов (Доронин и др., 2013). Для получения SNP маркеров использовались 24 образца из 21 локалитета, расположенных равномерно по ареалу вида. Ареал *D. lindholmi* практически полностью охвачен пунктами сбора материала для выявления экологических закономерностей распространения и молекулярно-генетического анализа популяций.

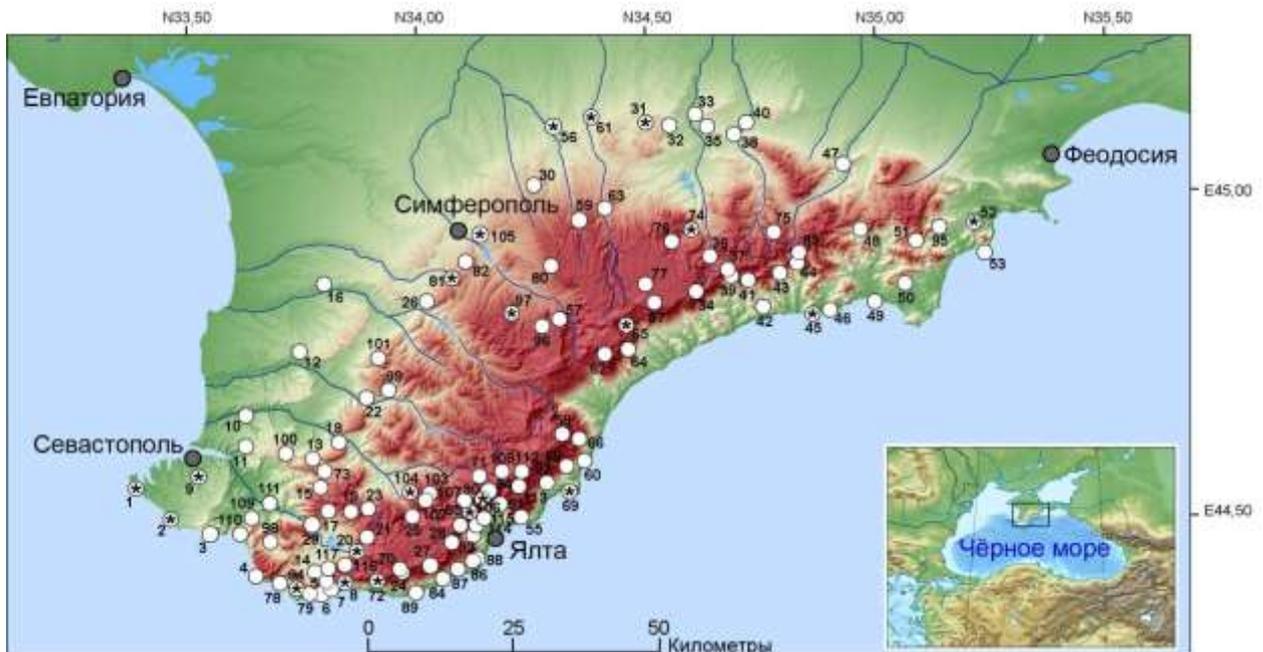


Рис. 5. Точки сбора образцов *D. lindholmi*, использованных в исследовании. Номера соответствуют местам сбора материала, см. Таблица 1. Звездочками обозначены популяции, использованные для SNP анализа.

Таблица 1. Список образцов ящерицы Линдгольма, использованных в исследовании (№ – номер на карте, рис. 1, * – популяции, использованные для SNP анализа, n – количество проб, в трех последних столбцах указаны номера в Генбанке).

№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt <i>cyt b</i>	mt <i>COI</i>	nu <i>βfib</i>
1*	2	W-12, SEV22-6	Кап-Фанари	Севастополь, г. Севастополь	44.563	33.401	Ю-3	MT338888	ON046411	ON125569
2*	3	SW21-23 - SW21-25	Фиолент	Севастополь, г. Севастополь	44.517	33.474	Ю-3	ON083458	ON046422	ON125679, ON125790, ON125802
3	2	TS2553, TS2554	Балаклава	Севастополь, г. Балаклава	44.491	33.558	Ю-3	JX041612, JX041613		
4	7	SW21-18 - SW21-22, W-6, W-7	Аия	Севастополь, с. Гончарное	44.427	33.657	Ю-3	MT338929	ON046433	ON125813, ON125824, ON125835, ON125846, ON125857, ON125570
5	1	W-22	Кучук-Синор	Севастополь, с. Орлиное	44.425	33.803	Ю-3	MT338896		
6	2	W-1, W-2	Форос	Ялта, пос. Форос	44.404	33.808	Ю-3	MT338886, MT338893		ON125581, ON125592
7	2	W-43, W-43	Килсе-Бурун	Севастополь, пос. Санаторное	44.412	33.823	Ю-3	MT338916, MT338917	ON046455, ON046444	
8*	5	SW-97-2020 - SW-99-2020, W-8, W-9	Шайтан-Мердвен	Ялта, пос. Береговое	44.421	33.852	Ю-3	ON083487, ON083498, MT338930, MT338931	ON046466, ON046477, ON046488, ON046499	ON125603, ON125614, ON125625
9*	1	W-45	Гераклея	Севастополь, г. Севастополь	44.576	33.534	Общая	MT338919	ON046412	ON125636
10	1	W-5	Камыши	Севастополь, с. Дальнее	44.672	33.637	Общая	MT338923		ON125647
11	1	W-13	Инкерман	Севастополь, г. Инкерман	44.622	33.642	Общая	MT338889	ON046413	ON125658

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt cyt b	mt COI	nu <i>βfib</i>
12	1	W-41	Актачи	Бахчисарайский р-н, с. Фурмановка	44.766	33.751	Общая	MT338915	ON046414	
13	2	ZISP-F-73, ZISP-F-77	Шулдан	Севастополь, с. Терновка	44.598	33.782	Общая	MT338932		
14	6	ZISP-W-74 SEV22-1 - SEV22-5	Деимен-Дере	Севастополь, с. Орлиное	44.430	33.792	Общая Ю-3	MT338934		
15	1	W-14	Ай-Тодор	Севастополь, с. Терновка	44.566	33.793	Общая	MT338890	ON046415	ON125668
16	1	W-40	Бурлюк	Бахчисарайский р-н, с. Брянское	44.869	33.801	Общая	MT338914	ON046416	
17	1	W-4	Уркуста	Севастополь, с. Передовое	44.526	33.812	Общая	MT338913	ON046417	
18	3	W-37 - W-39	Сюйрень	Бахчисарайский р-н, с. Малое Садовое	44.632	33.837	Общая	MT338910 - MT338912	ON046418	ON125680, ON125691
19	1	W-3	Бечку	Севастополь, с. Передовое	44.526	33.862	Общая	MT338902	ON046419	
20**	4	W-133-2020, W-21, SW21-38	Скеля	Севастополь, с. Родниковское	44.467	33.875	Общая	ON083509, MT338895, ON083531	ON046420, ON046423	ON125702, ON125713, ON125735
		Ю-3					ON083520	ON046421	ON125724	
21	5	SW21-33 - SW21-36, W-17, W-18	Узунджа	Бахчисарайский р-н, с. Колхозное	44.486	33.890	Общая	MT338891	ON046424	ON125746, ON125757, ON125768
22	3	W-34 - W-36	Качи-Калйон	Бахчисарайский р-н, с. Баштановка	44.697	33.898	Общая	MT338907 - MT338909		ON125779, ON125791
23	2	W-29, W-30	Маркур	Бахчисарайский р-н, с. Поляна	44.533	33.903	Общая	MT338901, MT338903		ON125793
24	2	W-11, W-15	Ат-Баш	Ялта, пос. Голубой Залив	44.437	33.971	Общая	MT338887		

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt <i>cyt b</i>	mt <i>COI</i>	nu <i>βfib</i>
25	1	W-19	Коккоз	Бахчисарайский р-н, с. Соколиное	44.519	33.994	Общая	MT338892		ON125794
26	3	W-31 - W-33	Кобазй	Бахчисарайский р-н, с. Приятное Свидание	44.841	34.029	Общая	MT338904 - MT338906	ON046425	ON125795
27	2	W-46, W-47	Вестрон	Ялта, г. Алушка	44.444	34.034	Общая	MT338920, MT338921	ON046426	ON125796, ON125797
28	1	TS2552	Ай-Петри	Ялта, пгт. Кореиз	44.474	34.071	Общая	JX041611		
29	8	W-51 - W-53, SW21-1 - 5	Биюк-Озен	Севастополь, с. Широкое	44.504	33.780	Общая	MT338925, MT338926		ON125798 - ON125806
30	6	F-84-2020 - F-87- 2020, F-1, F-2	Бештерек	Симферопольский р-н, с. Мазанка	45.018	34.252	Общая	MT338843, MT338853	ON046427	ON125807 - ON125811
31*	5	F-90-2020 - F-93- 2020, F-11	Когей	Белогорский р-н, с. Русаковка	45.107	34.501	Общая	ON083542, ON083553, MT338845	ON046428	ON125812, ON125814 - ON125817
32	6	F-16-2020 - F-18- 2020, F-12 - F-14	Сарак-Кая	Белогорский р-н, с. Мироновка	45.101	34.547	Общая	MT338846 - MT338848		ON125818 - ON125823
33	3	F-18 - F-20	Сюрт-Кая	Белогорский р-н, с. Вишенное	45.123	34.601	Общая	MT338851, MT338852	ON046429	ON125825 - ON125827
34	3	ZISP-SE-76, ZISP- SE-78, ZISP-SE-79	Караби	Алушта, с. Рыбачье	44.858	34.603	Общая	MT338933	ON046430	
35	1	TS2555	Сюрт-Кая	Белогорск, Белая скала	45.106	34.624	Общая	JX041610		
36	2	SE-30, SE-31	Танасу	Белогорский р-н, с. Красноселовка	44.912	34.634	Общая	MT338874, MT338875	ON046431	ON125828
37	1	SE-7	Кокасан	Алушта, с. Приветное	44.894	34.677	Общая	MT338883	ON046432	ON125829
38	2	F-5, F-6	Аилянма	Белогорский р-н, с. Мичуринское	45.091	34.687	Общая	MT338858		ON125830, ON125831

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt cyt b	mt COI	nu <i>βfib</i>
39	2	SE-32, SE-33	Ускут	Белогорский р-н, с. Приветное	44.880	34.688	Общая	MT338876, MT338877		
40	3	F-15 - F-17	Пролом	Белогорский р-н, с. Пролом	45.108	34.708	Общая	MT338849, MT338850	ON046434, ON046435	ON125832, ON125833
41	4	SE-24, SE-25, SE-27, SE-28	Арпат	Алушта, с. Зеленогорье	44.878	34.714	Общая	MT338871, MT338872	ON046436	ON125834, ON125836 - ON125838
42	4	SE-5, SE-6, SE-34, SE-35	Агира	Судак, с. Морское	44.830	34.753	Общая	MT338878, MT338879	ON046437	ON125839, ON125840
43	5	SE-11-2020, SE-12-2020, SE-194-2020, SE-10, SE-11	Шелен	Судак, с. Громовка	44.884	34.784	Общая	ON083564, ON083459, MT338862, MT338863	ON046438 - ON046440	ON125841 - ON125844
44	4	SE-13-2020 - SE-15-2020, SE-8	Ай-Серез	Судак, с. Междуречье	44.901	34.820	Общая	ON083470, MT338884		ON125845, ON125847
45*	3	SE-36, SE-37, SE-29	Ай-Фока	Судак, с. Веселое	44.819	34.858	Общая	MT338880, MT338881, MT338873	ON046441	ON125848 - ON125850
46	1	SE-1	Караул-Оба	Судак, пос. Новый Свет	44.818	34.895	Общая	MT338861		ON125851
47	2	F-8, F-9	Бор-Кая	Судак, с. Курское	45.053	34.923	Общая	MT338860		
48	1	SE-38	Суук-Су	Судак, с. Лесное	44.953	34.956	Общая	MT338882		ON125852
49	3	SE-2 - SE-4	Алчак	Судак, г. Судак	44.830	34.990	Общая	MT338867		ON125853 - ON125855
50	1	SE-9	Токлук	Судак, с. Богатовка	44.872	35.060	Общая	MT338885		ON125856
51	3	TS2558 - TS2560	Кизилташ	Судак, Краснокаменка	44.935	35.075	Общая	JX041606 - JX041608		

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt cyt b	mt COI	nu β fib
52*	16	SE-12 - SE-21, SE-26, ZISP-SE-71, ZISP-SE-75, ZISP-SE-80, ZISP-SE-82, SE-89-2020	Карадаг	Феодосия, пос. Коктебель	44.960	35.202	Общая	MT338864 - MT338866, MT338868 - MT338870, ON083479	ON046442, ON046443, ON046445	ON125858
53	1	SE-36-2020	Шайтан-Капу	Феодосия, пос. Коктебель	44.914	35.231	Общая	ON083480		ON125859
54	2	W-49, W-50	Джунин-Кош	Ялта, пос. Советское	44.557	34.161	Центр.	MT338922, MT338924	ON046446	ON125860
55	5	SW-184-2020 - SW-187-2020, W-44	Никита	Ялта, пос. Никита	44.519	34.228	Центр.	ON083481, ON083482, MT338918	ON046447	ON125861 - ON125865
56*	8	C-19-2020 - C-22-2020, F-88-2020, F-21 - F-23	Кирк-Азизлер	Белогорский р-н., с. Литвиненково	45.104	34.305	Центр.	ON083483, MT338854, MT338855	ON046448	ON125866, ON125867, ON125571 - ON125574
57	1	W-20	Чатйрдаг	Симферопольский р-н, с. Перевальное	44.819	34.315	Центр.	MT338894	ON046449	ON125575
58	1	W-23	Бабуган	Алушта, пос. Виноградное	44.642	34.317	Центр.	MT338897		ON125576
59	7	C-6-2020 - C-9-2020, F-3, F-4, F-7	Кьюк-Коба	Белогорский р-н, с. Курортное	44.965	34.354	Центр.	MT338857, MT338859	ON046450	ON125577 - ON125580, ON125582, ON125583
60	2	W-54, W-55	Ламбат	Алушта, пос. Малый Маяк	44.599	34.367	Центр.	MT338927, MT338928		ON125584, ON125585
61*	3	C-10-2020, C-44-2020, F-10	Борла	Белогорский р-н, с. Долиновка	45.114	34.378	Центр.	ON083484, MT338844		ON125586, ON125587
62	2	W-25, SE-62-2020	Ю. Демерджи	Алушта, с. Лучистое	44.765	34.397	Центр.	MT338898, ON083485	ON046451, ON046452	ON125588, ON125589

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt cyt b	mt COI	nu <i>βfib</i>
63	5	C-23-2020 - C-25-2020, F-24, F-25	Баксан	Белогорский р-н, с. Межгорье	44.983	34.407	Центр.	ON083486, ON083488, MT338856		ON125590, ON125591, ON125593, ON125594
64	1	W-26	С. Демерджи	Алушта, с. Генеральское	44.768	34.460	Центр.	MT338899		
65*	25	SE-61-2020, SE-63-2020 - SE-75-2020, SE-77-2020 - SE-79-2020, SE-81-2020 - SE83-2020, W-27, W-28	Хапхал	Алушта, с. Генеральское	44.807	34.454	Центр.	ON083489, ON083490, MT338900, ON083494	ON046453	ON125595 - ON125606, ON125608, ON125609, ON125611 - ON125613, ON125616 - ON125620
66	1	W-24	Кастел	Алушта, с. Лазурное	44.638	34.353	Центр.	ON083495	ON046454	
67	12	SE-49-2020 - SE-60-2020	Такйя-Тепе	Алушта, с. Генеральское	44.835	34.507	Общая	ON083496, ON083497, ON083499	ON046456	ON125621 - ON125624, ON125626 - ON125633
68	3	C-119-2020 - C-121-2020	Дегирменкой	Алушта, с. Запрудное	44.594	34.326	Центр.	ON083500, ON083501	ON046457	ON125634, ON125635
69*	8	Holotype, C-30-2020 - C-33-2020, C-201-2020 - C-203-2020	Аюдаг	Алушта, с. Лавровое	44.557	34.337	Центр.	ON083502 - ON083508	ON046458 - ON046464	ON125637 - ON125643
70	1	W-10	Беш-Текне	Бахчисарайский р-н, пос. Голубой Залив	44.441	33.968	Общая	ON083510		

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt cyt b	mt COI	nu β fib
71	2	W-37-2020, W-38-2020	Яман-Таш	Бахчисарайский р-н, с. Многооречье	44.578	34.139	Центр.	ON083511, ON083512		ON125644, ON125645
72*	20	SW-100-2020 - SW-118-2020, SW-193-2020	Морчека	Бахчисарайский р-н, с. Оползневое	44.423	33.917	Общая	ON083513, ON083514,	ON046465	ON125646, ON125648
73	8	W-145-2020 - W-152-2020	Мангуп	Бахчисарайский р-н, с. Ходжа-Сала	44.591	33.804	Общая	ON083515, ON083516, ON083517	ON046467, ON046468	ON125652 - ON125660
74*	1	C-39-2020	Медием	Белогорский р-н, с. Головановка	44.949	34.591	Общая	ON083518	ON046469	ON125661
75	3	SE-4-2020, SE-5-2020, SE-204-2020	Кок-Таш	Белогорский р-н, с. Синемаенка	44.947	34.768	Общая	ON083519, ON083521	ON046470	ON125868, ON125662, ON125663
76	4	C-40-2020 - C-43-2020	Куртлук	Белогорский р-н, с. Пчелиное	44.938	34.546	Общая	ON083522, ON083523	ON046471	ON125664, ON125665
77	4	SE-45-2020 - SE-48-2020	Метеостанция	Белогорский р-н, с. Пчелиное	44.873	34.489	Общая	ON083524, ON083525	ON046472, ON046473	ON125666, ON125667, ON125669
78	1	SW-1-2020	Ласпи	Севастополь, пос. Ласпи	44.416	33.714	Ю-3	ON083526	ON046474	ON125670
79	5	SW-21-39 - SW-21-42, W-16	Байдар Пасс	Севастополь, пос. Форос	44.404	33.778	Ю-3	ON083527 - ON083529	ON046475	ON125671 - ON125674
80	4	C-26-2020 - C-29-2020	Джафар-Берди	Симферопольский р-н, с. Дружное	44.898	34.304	Центр.	ON083530, ON083532, ON083533		ON125675 - ON125678
81*	12	F-172-2020 - F-183-2020	Хаялар	Симферопольский р-н, с. Залесье	44.879	34.081	Общая	ON083534, ON083535	ON046476	ON125681 - ON125689
82	3	F-94-2020 - F-96-2020	Чумакари	Симферопольский р-н, с. Обрыв	44.899	34.113	Общая	ON083536, ON083537		ON125690, ON125692, ON125693

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt cyt b	mt COI	nu <i>β</i> fib
83	8	SE-195-2020 - SE-200-2020, SE-22, SE-23	Ворон	Судак, с. Ворон	44.907	34.823	Общая	ON083538 - ON083544	ON046478	ON125694, ON125695
84	1	SW-170-2020	Алупка-Исар	Ялта, г. Алупка	44.431	34.057	Общая	ON083545	ON046479	ON125696
85*	16	SW-154-2020 - SW-169-2020	Яузлар	Ялта, пос. Куйбышево	44.501	34.101	Общая	ON083546 - ON083548	ON046480	ON125697 - ON125701, ON125703 - ON125709
86	4	SW-134-2020 - SW-137-2020	Гаспра	Ялта, пос. Гаспра	44.452	34.117	Общая	ON083549 - ON083551	ON046481	ON125710, ON125711
87	1	SW-171-2020	Кореиз	Ялта, пос. Кореиз	44.441	34.092	Общая	ON083552	ON046482	ON125712
88	7	SW-138-2020 - SW-144-2020	Аи-Никола	Ялта, пос. Ореанда	44.454	34.127	Общая	ON083554, ON083555	ON046483, ON046484	ON125714 - ON125719
89	2	SW-2-2020, SW-3-2020	Кошка	Ялта, пос. Симеиз	44.403	33.993	Общая	ON083556		ON125720, ON125721
90*	1	W-48	Ай-Васил	Ялта, пос. Васильевка	44.547	34.154	Центр.	ON083557		ON125722
91	5	SW-188-2020 - SW-192-2020	Уч-Кош	Ялта, пос. Советское	44.536	34.179	Центр.	ON083558, ON083559	ON046485	ON125723, ON125725 - ON125728
92	2	C-34-2020, C-35-2020	Гелин-Кая	Ялта, с. Краснокаменка	44.569	34.286	Центр.	ON083560		
93	11	SW-122-2020 - SW-132-2020	Учан-Су	Ялта, г. Ялта	44.492	34.125	Общая	ON083561, ON083562	ON046486	ON125729 - ON125734, ON125736 - ON125739
94*	12	SW21-6 - SW21-17	Тишлар	Севастополь, с. Кизилковое	44.407	33.743	Ю-3	ON083563, ON083565	ON046487	ON125740 - ON125745, ON125747

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt cyt b	mt COI	nu <i>βfib</i>
95	2	SE21-26, SE21-27	Отуз	Феодосия, пос. Щебетовка	44.951	35.125	Общая	ON083566		ON125748, ON125749
96	3	CR21-28 - CR21-30	Бьюк-Янкой	Симферопольский р-н, с. Мраморное	44.807	34.277	Центр.	ON083567, ON083568		ON125750
97*	2	CR21-31, CR21-32	Кош-Кая	Симферопольский р-н, с. Краснолесье	44.824	34.208	Центр.	ON083569, ON083570		ON125751, ON125752
98	3	SW21-43 - SW21-45	Куру-Узен	Севастополь, с. Резервное	44.480	33.692	Общая	ON083571	ON046489	ON125753 - ON125755
99	9	NW21-46 - NW21-54	Тепе-Кермен	Бахчисарайский р-н, с. Кудрино	44.715	33.931	Общая	ON083572, ON083573		ON125756, ON125758 - ON125762
100	2	SW21-55, SW21-56	Ески-Кермен	Бахчисарайский р-н, с. Залесное	44.613	33.724	Общая	ON083574		ON125763, ON125764
101	2	NW21-57, NW21-58	Салачик	Бахчисарайский р-н, г. Бахчисарай	44.755	33.916	Общая	ON083460		ON125765, ON125766
102	1	SW21-59	Махулдур	Бахчисарайский р-н, с. Соколиное	44.547	34.018	Общая	ON083461		ON125767
103	5	SW21-60 - SW21-64	Сотира	Бахчисарайский р-н, с. Соколиное	44.549	34.024	Общая	ON083462 - ON083463		ON125769 - ON125772
104*	5	SW21-65 - SW21-69	Бойка	Бахчисарайский р-н, с. Соколиное	44.552	33.997	Общая	ON083464, ON083465	ON046490	ON125773 - ON125776
105*	1	NW21-70	Чокурча	Симферопольский р-н	44.961	34.134	Общая	ON083466		ON125777
106	5	SW21-72 - SW21-76	Кизил-Кая	Ялта, г. Ялта	44.515	34.093	Общая	ON083467 - ON083468	ON046491	ON125778, ON125780 - ON125783
107	3	SW21-77, SW21-78	Сунгурта	Бахчисарайский р-н	44.536	34.098	Общая	ON083469		ON125784, ON125785
		Центр.					ON083471	ON125786		

Таблица 1. Продолжение										
№	n	Код пробы	Локалитет	Адрес	Широта	Долгота	Линия	mt <i>cyt b</i>	mt <i>COI</i>	nu <i>βfib</i>
108	4	SW21-80 - SW21-83	Басман	Бахчисарайский р-н	44.605	34.163	Центр.	ON083472, ON083473	ON046492	ON125787 - ON125789, ON125792
109	2	SEV22-7, SEV22-8	Хаос	Севастополь, с. Оборонное	44.506	33.652	Общая			
110	2	SEV22-9, SEV22-10	Спилиа	Севастополь, Балаклава	44.492	33.621	Ю-3			
111	2	SEV22-11, SEV22-12	Чоргун	Севастополь, Черноречье	44.539	33.700	Общая			
112	2	KrimNP-22-1, KrimNP-22-2	Шаган-Кая	Ялта, Партизанское	44.578	34.225	Центр.			
113	2	KrimNP-22-3, KrimNP-22-4	Авинда	Ялта, Советское	44.554	34.207	Центр.			
114	9	Yal-23_1 - Yal-23_9	Темиар	Ялта, г. Ялта	44.519	34.139	Центр.			
115	6	Yal-23_10, Yal-23_11, Yal-23_13 - Yal-23_15	Лограф	Ялта, г. Ялта	44.505	34.125	Центр.			
		Yal-23_12					Общая			
116	5	Sev-23_1 - Sev-23_5	Календа	Севастополь, г. Севастополь	44.447	33.835	Ю-3			
117	5	Sev-23_6, Sev-23_7, Sev-23_9, Sev-23_10	Молташ-Узень	Севастополь, г. Севастополь	44.440	33.816	Ю-3			
		Sev-23_8					Общая			

2.2. Методы исследования

2.2.1. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование

Молекулярно-генетический анализ проведен автором в лаборатории молекулярной экологии и систематики животных кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета. Материал для генетического анализа представлял собой части аутомированных хвостов ящериц или фаланги пальцев, фиксированные в 96% этаноле. Выделение ДНК проводили стандартным солевым методом с лизированием протеиназой К (Aljanabi, Martinez, 1997).

Исследование проводили по двум митохондриальным маркерам – анализировали последовательности фрагментов гена первой субъединицы цитохромоксидазы (*COI*, 611 п.н.), гена цитохрома *b* (*cyt b*, 1131 п.н.) – и ядерному маркеру – интрону 7 β -фибриногена (*β fib*, 680 п.н.) Кроме того, рассмотрена генетическая изменчивость других ядерных маркеров (Луконина, 2021), наиболее часто используемых для семейства настоящих ящериц Lacertidae: гена активации рекомбинации (*RAG1*, 822 п.н.), фосдуцина (*pdg*, 442 п.н.), фосфоглюконатдегидрогеназы (*pgd-7*, 594 п.н.).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл: 2 мкл (50–100 нг) ДНК, 1 мкл каждого праймера, 12,5 мкл ПЦР-смеси из набора «БиоМастер HS-Тaq ПЦР» («Биолабмикс», Россия) и 8,5 мкл деионизированной воды. Последовательности праймеров, использованных в работе, даны в таблице 2.

Амплификацию проводили по следующей схеме: начальная денатурация 95°C – 5 мин., затем 32 цикла: денатурация 95°C – 30 сек., отжиг (температура в зависимости от праймерных систем указана в табл. 2) – 30 сек., элонгация 72°C – 90 сек. и конечная элонгация 72°C – 10 мин.

ПЦР-фрагменты для секвенирования выделяли после их фракционирования в 6% полиакриламидном геле элюцией высокосолевым раствором. Качество и количество ПЦР-продукта оценивали визуально.

Секвенирование проведено на автоматическом секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems) с применением наборов BigDye®Terminator 3.1 (Applied Biosystems) и тех же праймеров, что и при амплификации.

Таблица 2. Праймеры, использованные для ПЦР.

Маркер	Название праймера	Последовательность нуклеотидов праймера (5' – 3')	t отжига, °C	Авторы
<i>cyt b</i>	LgLu	AACCRCYGTGTGMTTCAACTA	58°C	Доронин и др., 2013
	RtHr	GGYTTACAAGACCAGYGCTTT		
COI	UTF	TGTAACGACGGCCAGTTCTCAACCA AYCAYAARGAYATYGG	50°C	Lisovsky et al., 2010
	UTR	CAGGAAACAGCTATGACTARACTTCTGG RTGKCCRAARAAYCA		
<i>βfib</i>	FIB-BI7U	GGAGAAAACAGGACAATGACAATTCAC	59°C	Prychitko, Moore, 1997
	FIB-BI7L	TCCCCAGTAGTATCTGCCATTAGGGTT		
<i>RAG1</i>	RAG-fo	GAAAAGGGCTACATCCTGG	52°C	Mayer, Pavlicev, 2007
	RAG-re	CCAGTTATTGCTTTTACAGTT		
<i>pdv</i>	La-PHOF2	AGATGAGCATGCAGGAGTATGA	50°C	Bauer et al., 2007
	La-PHOR1	TCCACATCCACAGCAAAAACTCCT		
<i>pgd-7</i>	PgdP7F	GACATGCAGCTGATCTGTGAGGCC	60°C	Pinho et al., 2008
	PgdP8R	GAGTCCAGCTCAGTCTTATTCCAC		

Последовательности (n = 587: 204 последовательности *cyt b*, 83 последовательности COI и 300 последовательностей *βfib*) с указанием индивидуальных номеров (кодов) образцов, их таксономической принадлежности и географических координат локалитетов депонированы в международную базу данных NCBI (GenBank) под номерами MT338843–MT338934, ON083458–ON083569 (*cyt b*), ON046411–ON046492 (COI), ON125569–ON125868 (*βfib*).

Выровненные последовательности COI и *cyt b* объединяли для создания 65 уникальных конкатенированных последовательностей.

2.2.2. Рестрикционный анализ

В случаях, когда определение таксонов, особенно близкородственных, по морфологическим признакам затруднено, наиболее точным методом идентификации является секвенирование первичных последовательностей генов ядерной и митохондриальной ДНК. Однако для решения рутинных таксономических задач и проведения скринингового анализа выборок оправдано использование методов молекулярной диагностики без применения секвенирования, в том числе метод ПЦР-ПДРФ (полимеразная цепная реакция – полиморфизм длин рестрикционных фрагментов), который заключается в ПЦР-амплификации интересующего фрагмента и его расщеплении соответствующей эндонуклеазой рестрикции. Ранее была показана высокая разрешающая способность этого метода для идентификации трех подвидов прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Кукушкин и др., 2020).

С целью скрининговой диагностики выборки *D. lindholmi* была разработана тест-система с использованием рестрикционного анализа митохондриального гена *cyt b*. Поиск маркерных замен, специфичных для каждой из митохондриальных линий, и сайтов рестрикции проводили в пакете программ MEGA 7.0.21 (Kumar et al., 2016). Продукты амплификации подвергали воздействию эндонуклеаз рестрикции *HaeIII*, *TasI* (“Thermo Scientific”). ПЦР-фрагменты гидролизовали в соответствии с протоколом производителя, добавляя 2 единицы активности фермента непосредственно к аликвотам амплификационных смесей (4 мкл). Электрофоретическое разделение фрагментов проводили в 6% полиакриламидном геле в течение 30 мин (размер стекол 8 × 10 см) с последующим окрашиванием раствором бромистого этидия и визуализацией в УФ-свете. В качестве маркера молекулярных длин использовали набор фрагментов ДНК плазмиды pBR322, обработанной эндонуклеазой рестрикции *HpaII* (pBR/HpaII). Разработанный метод применен для идентификации всех особей выборки (Луконина, Ермаков, 2022).

2.2.3. Анализ биотопической приуроченности

Для изучения взаимосвязей между показателями встречаемости обособленных групп популяций и факторами окружающей среды (экологическими характеристиками местообитаний) использовался анализ соответствий (Correspondence analysis, CA), выполненный в программе Past v. 4.17 (Hammer et al., 2001).

Для характеристики местообитаний (см. Подгорецкий, 1988) использовались шесть факторов среды с выделенными внутри фактора параметрами:

1) высотный пояс (0–300; 301–600; 601–900; 901–1200; 1201–1500 м, н.у.м.); (табл. 3)

Таблица 3. Распределение изученных локалитетов по параметрам фактора «высота».

Группа популяций	Фактор «высота», м. н.у.м.				
	0-300	301-600	601-900	901-1200	1201-1500
	Абс. / %				
Юго-западная	6/35	8/47	3/18	0/0	0/0
Западная	18/38	18/38	2/4	8/16	2/4
Центральная	6/21	12/41	3/10	2/7	6/21
Восточная	16/50	12/38	2/6	2/6	0/0

2) природная зона (предгорья; главная гряда, северный склон; главная гряда, южный склон; горное плато; южное побережье); (табл. 4)

Таблица 4. Распределение изученных локалитетов по параметрам фактора «Высота».

Группа популяций	Фактор «природные зоны»				
	Предгорья	Главная гряда, северный склон	Главная гряда, южный склон	Горное плато	Южное побережье
	Абс. / %				
Юго-западная	3/18	4/23	9/53	0/0	1/6
Западная	18/38	14/29	5/10	6/13	5/10
Центральная	2/7	8/28	11/37	4/14	4/14
Восточная	7/22	5/16	10/31	3/9	7/22

3) покрытие кронами деревьев (Открытый, < 25%; Полузакрытый, 25–75%; Закрытый, > 75%); (табл. 5)

Таблица 5. Распределение изученных локалитетов по параметрам факторов «тип местообитания», «наличие водотока», «преобладающий субстрат».

Группа популяций	Фактор «тип местообитания»			Фактор «наличие водотока»		Фактор «преобладающий субстрат»	
	Открытый	Полу-закрытый	Закрытый	Наличие	Отсутствие	Лесная подстилка	Скалы
	Абс. / %			Абс. / %		Абс. / %	
Юго-западная	6/35	8/47	3/18	4/24	13/76	17/100	0/0
Западная	6/31	34/63	8/6	14/29	34/71	43/90	5/10
Центральная	3/10	19/66	7/24	19/65	10/35	23/79	6/21
Восточная	10/13	20/70	2/17	14/44	18/56	30/94	2/6

4) основной тип растительности (зональная (предгорная) лесостепь; лиственный лес; хвойный (сосновый) лес; горная (приайлинская) лесостепь; горная луговая степь; субсредиземноморское редколесье); (табл. 6)

Таблица 6. Распределение изученных локалитетов по параметрам фактора «Тип растительности».

Группа популяций	Фактор «тип растительности»					Субсредиземноморское редколесье
	Зональная (предгорная) лесостепь	Лиственный лес	Хвойный (сосновый) лес	Горная (приайлинская) лесостепь	Горная луговая степь	
	Абс. / %					
Юго-западная	4/23	5/30	0/0	0/0	0/0	8/47
Западная	11/23	18/37	6/13	3/6	4/8	6/13
Центральная	2/7	11/38	6/21	4/14	6/10	3/10
Восточная	7/23	11/34	0/0	1/3	2/6	11/34

5) наличие в локалитете водотоков (рек, ручьев, источников) (наличие на дистанции до 100 м; отсутствие); (табл. 5)

6) преобладающий тип субстрата (скалы; лесная подстилка) (табл. 5).

В качестве критерия значимости связи между двумя взаимосвязанными категориальными переменными (группа популяций / фактор среды) использовали критерий χ^2 Пирсона. Чем более зависимы переменные, тем больше значение критерия χ^2 Пирсона и меньше p -уровень критерия (при пороге $p < 0.05$). Значение критерия χ^2 Пирсона, деленное на общее количество наблюдений, определяло дисперсию (инерцию). Под инерцией понимали вклад в величину критерия χ^2 Пирсона от её исходного значения.

Категории признаков изображали в виде точек в пространстве координатной системы, величину размерности (Изм.) которой оценивали по

собственным значениям (Eigenvalue). Чем больше собственные значения, тем больше доля вклада в инерцию размерности. Пересечение осей рассматривали как «центр тяжести» наблюдаемых точек. Интерпретацию осуществляли на основе вкладов, которые каждая точка вносит в инерцию рассматриваемых осей, а также на основе взаимного расположения точек относительно друг друга. Величину представленности соответствующих точек (номинальных переменных) в координатной системе, оценивали мерой качества. Чем ближе значение к единице, тем качество выше. Корреляцию каждой точки с размерностью оценивали по значению квадрата косинуса. Если точки принадлежат одному типу, то чем меньше расстояние между ними, тем теснее связь. Для установления связи между точками разного типа рассматривали углы между ними с вершинами в «центре тяжести». Если угол острый, то связь положительная.

2.2.4. Моделирование пригодности местообитаний

Для выявления потенциально пригодных территорий для обитания групп популяций *D. lindholmi* и создания вероятностной модели их распространения проводили компьютерное моделирование на основе метода максимальной энтропии в программе MaXent (Phillips et al., 2006, Phillips, Dudik, 2008, Elith et al., 2011). В ходе машинного обучения получали модель территорий с подходящими для вида климатическими условиями. Для создания модели с ресурса WorldClim2 (Fick, Hijmans, 2017) заимствованы климатические данные за период 1970–2000 гг. с разрешением 30 сек. (~1 км²), которые представлены 19 биоклиматическими параметрами и еще одним, характеризующим рельеф (высотность) (табл. 7).

С целью избегания чрезмерной подгонки модели (Mateo et al., 2013) и проблемы мультиколлинеарности (Dormann et al., 2013) был проведен тест корреляции Пирсона между переменными, где наиболее зависимые, при значениях $r > 0,75$ и $p \leq 0,05$, были исключены. По результату анализа для построения модели отобраны шесть наименее скоррелированных

биоклиматических параметров: *bio 2* – среднесуточная амплитуда (средняя для месяца), °C; *bio 3* – изотермичность, %; *bio 4* – сезонность температуры, $SD \times 100$; *bio 7* – годовой размах температуры, CV; *bio 9* – средняя температура наиболее сухого сезона, °C; *bio 15* – сезонность осадков, CV и высота, м.

Таблица 7. Биоклиматические показатели (БКП), задействованные при моделировании пригодности местообитаний групп популяций *D. lindholmi* и их принятые аббревиатуры. CV – коэффициент вариации; SD – стандартное отклонение.

Биоклиматический показатель	Код
Среднегодовая температура ($\times 10$, °C)	<i>bio 1</i>
Среднесуточная амплитуда (среднее для месяца, Max-min)	<i>bio 2</i>
Изотермичность ($((bio 2 - bio) \times 100)$)	<i>bio 3</i>
Температурная сезонность ($SD \times 100$)	<i>bio 4</i>
Максимальная температура наиболее жаркого месяца ($\times 10$, °C)	<i>bio 5</i>
Минимальная температура наиболее холодного месяца ($\times 10$, °C)	<i>bio 6</i>
Годовой размах температур ($\times 10$, °C)	<i>bio 7</i>
Средняя температура наиболее влажного сезона ($\times 10$, °C)	<i>bio 8</i>
Средняя температура наиболее сухого сезона ($\times 10$, °C)	<i>bio 9</i>
Средняя температура наиболее жаркого сезона ($\times 10$, °C)	<i>bio 10</i>
Средняя температура наиболее холодного сезона ($\times 10$, °C)	<i>bio 11</i>
Среднегодовые осадки, мм	<i>bio 12</i>
Осадки наиболее влажного месяца, мм	<i>bio 13</i>
Осадки наиболее сухого месяца, мм	<i>bio 14</i>
Сезонность осадков (CV)	<i>bio 15</i>
Осадки наиболее влажного сезона, мм	<i>bio 16</i>
Осадки наиболее сухого сезона, мм	<i>bio 17</i>
Осадки наиболее жаркого сезона, мм	<i>bio 18</i>
Осадки наиболее холодного сезона, мм	<i>bio 19</i>
Высота, м н.у.м.	<i>Alt</i>

В настройках программы MaXent были выбраны следующие параметры: максимальное количество итераций – 1000; количество прогонов

программы с использованием одного файла с координатной привязкой – 10 (повторных вычленений); тип повторений с возможностью выбора процента тестовых точек вручную. Для описания взаимосвязей точек находок с условиями окружающей среды были использованы три класса функций: линейные, квадратичные и линейно-пороговые функции предикторов (Merow et al., 2013). В ходе моделирования исходную выборку случайно разбивали на обучающую (75 %) и проверочную (25 %). В качестве критерия для отбора модели, обладающей наибольшей предсказательной способностью, использовали наименьшие значения показателя AUCdiff (Warren, Seifert, 2011, Voria et al., 2013). В качестве дополнительного порога предсказаний также использовали минимальные значения 10 перцентилей обучающей выборки (10 % training presence threshold). Для потенциально пригодных мест обитания линий использовали значения от 0.45 до 1 (вероятность пригодности), для оптимальных местообитаний – 0.6–1 (вид может быть обнаружен с вероятностью более 60 %). Расчеты модели проводили с использованием логистического выхода. Для оценки качества модели был применен индекс AUC (Fielding, Bell, 1997). Значение AUC выше 0.75 и близкое к единице означает высокую степень достоверности построенной модели и хорошую ее способность различать точки находок от фоновых точек (Elith, 2002). Для оценки вклада каждой переменной среды в предсказания пригодности территории обитания использовали метод расчета (в процентах) с помощью критерия «складного ножа» (Elith, 2002; Phillips, Dudik, 2008). Обработка растровых данных и визуализация карт проведены с помощью программы QGIS.

2.2.5. Анализ последовательностей митохондриальных и ядерных маркеров

Последовательности выравнивали и редактировали вручную в программах Chromas (<https://technelysium.com.au/wp/>) и BioEdit v. 7.0 (Hall, 1999). При анализе генетической изменчивости с использованием программы

DnaSP v.5.10.01 (Librado, Rozas, 2009) вычислены следующие параметры: общее количество полиморфных позиций (S) количество гаплотипов (H), разнообразие гаплотипов (h), разнообразие нуклеотидов на сайт (π), среднее количество нуклеотидных замен (k). Тесты на нейтральность Fu's F_s (Fu, 1997) и Tajima's D (Tajima, 1989) были выполнены в программе DnaSP v5.10.01. Для реконструкции филогенетических отношений использовался метод максимального правдоподобия (ML) в программе IQ-TREE 1.6.8 (Nguyen et al., 2015). Выбор модели нуклеотидных замен, с учетом позиции в кодоне осуществлялся в той же программе при помощи ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017). IQ-TREE запускался с моделью замены TIM2e+I+G4 для первой позиции кодона в сочетании с TN+F+R2 для второй и TN+F+G4 для третьей позиций кодонов и реплицировался с использованием 1000 реплик сверхбыстрого бутстрапа (ultrafast bootstrap – Minh et al., 2013).

Байесовский филогенетический вывод (BI) был сделан с использованием программы MrBayes 3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) с оптимальной схемой разбиения, выбранной в программе PartitionFinder 2.1.1 (Lanfear et al., 2012) с помощью BIC: K80+I+G для 1-й позиции кодона, HKY+I для 2-й позиции кодона и GTR+G для 3-й позиции кодона. Проведено два независимых запуска четырех алгоритмов Монте-Карло по схеме Марковской цепи (MCMC), частота сохранения параметров (sampling frequency) составляла 500 генераций, первые 25% генераций отбрасывали как отжиг (burn-in). Конвергенцию цепей оценивали путем проверки среднего стандартного отклонения разделенных частот (standard deviation of split frequencies) и коэффициента потенциального уменьшения масштаба (potential scale reduction factor, PSRF). Стационарность подтверждена путем изучения апостериорной вероятности, логарифмического правдоподобия и всех параметров модели по эффективным размерам выборки ($ESS > 200$) и графикам следов выходных данных MCMC в программе Tracer 1.7 (Rambaut et al. 2018).

При построении дендрограммы филогенетических отношений в комплексе *Darevskia (saxicola)* дополнительно использованы последовательности различных таксонов комплекса *Darevskia* из GenBank: 2 образца *D. brauneri* (ON083475, ON083476, ON046495), по 1 образцу *D. szczyrbaki* (ON083477, ON046496), *D. parvula* – (MG704918), *D. saxicola* (MG704921), *D. praticola* (MH481132) *D. alpina* (ON083474, ON046493), *D. caucasica* (MH481131), *D. daghestanica* (MH481135), *D. rudis* (MG704920). В качестве внешней группы использовались последовательности *Lacerta agilis* (KC990830) и *Zootoca vivipara* (KM401599).

Филогенетическое дерево визуализировано и отредактировано в программе FigTree 1.4.4 (Rambaut, 2018). Построение сети гаплотипов осуществлялось методом медианного связывания (Median Joining, MJ) в программе PopART (Leigh, Bryant, 2015). Генетические дистанции (*p*-дистанции) вычислялись в программе MEGA7 (Kumar et al., 2016). Генетическую дифференциацию (индекс фиксации F_{ST}) и число мигрантов на поколение (N_m) (Hudson et al., 1992) рассчитывали в DnaSP v.5.10.01.

Гетерозиготность по ядерному маркеру определяли по двойным пикам на хроматограмме. Аллели выделяли с использованием Phase v.2.1 (Stephens et al., 2001; Stephens, Donnelly, 2003) при 1000 итерациях и 1000 шагов отжига в программе DNASP. Оба аллеля для каждой особи учитывались во всех анализах.

2.2.6. SNP генотипирование и анализ

Для получения SNP маркеров использовался метод генотипирования MIG-seq (multiplexed ISSR genotyping by sequencing; Suyama, Matsuki, 2015) с небольшими модификациями согласно Simonov et al. 2024. Образцы ДНК 24 особей, представляющих 21 локалитет, расположенные равномерно по всему ареалу вида (включая зоны контакта митохондриальных линий), были секвенированы на платформе iSeq 100 System (Illumina, San Diego, CA, USA) с использованием набора iSeq 100 i1 Reagent v2 (300 циклов, 2 × 150 п.н.).

Сырые чтения были демультимплексированы программным обеспечением секвенатора. Качество прочтений оценивали с помощью программ FastQC 0.11.7 (Andrews, 2010) и MultiQC 1.7 (Ewels et al., 2016). Затем чтения были картированы на референсный геном (*D. unisexualis*; NCBI RefSeq assembly: GCA_032766585.1) с помощью программы bwa (Li, Durbin, 2009; Li, 2013). Общий процент выравнивания для всех особей в среднем составил ~90 %. Для преобразования SAM-файлов в формат BAM и их сортировки использовался набор инструментов SAMtools 1.9 (Li et al., 2009). Функция markdup в инструменте Sambamba 1.0.1 (Tarasov et al., 2015) использовалась для маркировки ПЦР-дубликатов. Генотипирование выполнялось с помощью программы FreeBayes 1.3.8 (Garrison, Marth, 2012) с настройками по умолчанию. Постфильтрация выполнена с помощью VCFtools (Danecek et al., 2011), оставив только биаллельные SNPs с качеством генотипирования более 30, количеством минорных аллелей более или равным трем и средними значениями покрытия (по всем включенным особям) более девяти. В результате этой процедуры был получен набор данных из 237 SNPs.

Параметры генетического разнообразия (H_o и H_e – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, π – разнообразие нуклеотидов, F_{is} – индекс фиксации) подсчитаны с помощью модуля populations пакета STACKS 2.41 (Catchen et al., 2013). С использованием R-пакета poppr 2.9.3 (Kamvar et al., 2014, 2015) реконструировали дерево генетических дистанций между особями по алгоритму UPGMA с 1000 бутстреп повторами для оценки поддержек. Метод главных компонент (PCA) с использованием частот аллелей для оценки структуры выборки выполнено помощью функции glPca R-пакета ADEGENET 2.1.1 (Jombart, 2008; Jombart, Ahmed, 2011). Для оценки генетической структуры популяций использовали также кластеризацию Байесовским методом, основанным на моделировании цепи Маркова методом Монте-Карло (MCMC) в STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Для того чтобы исключить из анализа маркеры, находящиеся в тесном сцеплении, провели разреживание с шагом 10 000 п.н. с помощью VCFtools.

В результате был получен набор данных из 180 SNPs. Всего выполнили 20 независимых запусков (200 000 итераций, из них 100 000 в качестве burn-in) для каждого K от 1 до 8 используя модель admixture с коррелированными частотами аллелей. Оптимальное значение генетических кластеров (K) было определено с помощью методов Pritchard et al. 2000 и Evanno et al. 2005 (DeltaK статистика) используя StructureSelector (Li, Liu, 2018). Парные значения Reich-Patterson F_{ST} с 95 % доверительными интервалами были рассчитаны с помощью R-пакета ASSIGNER 0.5.6 (Gosselin, 2019) используя набор из 178 несцепленных SNPs.

2.2.7. Оценка времени дивергенции

Время дивергенции оценено в BEAST 1.10.4 (Drummond, Rambaut, 2007) с использованием расслабленных молекулярных часов с некоррелированным логнормальным распределением и параметрами видообразования по Юлу (Yule speciation prior – Drummond et al., 2006). Использовали шесть ранее опубликованных калибровочных точек (млн лет назад \pm стандартное отклонение), широко применяемых в филогенетических исследованиях Lacertidae (например, Carranza, Arnold 2012; Tamar et al., 2016; Psonis et al., 2018): расхождение между *Gallotia* и *Psammmodromus algirus* (возникновение Канарских островов): 18.0 ± 2.0 , нормальное распределение (Cox et al., 2010; Carranza, Arnold, 2012); дивергенция между родами *Lacerta* и *Timon* (Čerňanský, 2010): 17.50 ± 0.30 ; расхождение между *G. galloti* и *G. caesaris* (появление острова Ла Гомера; Cox et al., 2010; Carranza, Arnold, 2012): 6.0 ± 0.30 ; отделение Крита от Пелопоннеса, приведшее к дивергенции *Podarcis peloponnesiacus* от *P. cretensis* и *P. levendis* (Meulenkamp, 1985; Schule, 1993; Poulakakis et al., 2005): $5.30 \pm 0,10$; дивергенция *P. lilfordi* и *P. pityusensis* (Terrasa et al., 2004; Brown et al., 2008): 5.25 ± 0.03 млн. лет назад; колонизация острова Эль-Иерро *G. c. caesaris* с острова Ла-Гомера (Guillou et al., 1996; Cox et al., 2010): 1.05 ± 0.20 млн. лет назад.

Модель замен TrN+I+G была выбрана в jModelTest2 (Darriba et al., 2012). Анализ проводился в течение 10^7 генераций с частотой выборки 1000 генераций, из которых 10% были отброшены как burn-in. Все ветви, участвующие в соответствующих калибровочных точках дерева, были принудительно монофилетичными, также как и принудительная монофилия для *P. lewendis* / *P. cretensis*, и *D. alpina* / *D. lindholmi* для соответствия с результатами филогенетических реконструкций. Анализ повторяли три раза, а лог-файлы параметров и филогенетические деревья объединяли с помощью LogCombiner 1.10.4. Для оценки сходимости и эффективных размеров выборки всех параметров использовали Tracer 1.7.1 (Rambaut et al., 2018). Финальное филогенетическое дерево было рассчитано в TreeAnnotator 1.10.4 и визуализировано с помощью программы FigTree 1.4.4 (Rambaut, 2018).

Глава 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

В результате анализа последовательностей гена *cyt b* *D. lindholmi* выделены три митохондриальные линии: «общая», населяющая большую часть ареала вида, «юго-западная», локализованная вдоль юго-западного побережья полуострова, и «центральная» линия, ограниченная средней частью Крымских гор.

Для скринингового анализа распространения выделенных линий *D. lindholmi* методом ПЦР-ПДРФ проведен поиск нуклеотидных замен, специфичных для каждой из линий, и сайтов узнавания рестрикционных эндонуклеаз *Hae*III и *Tas*I. Анализ последовательностей гена *cyt b* показал наличие четырех сайтов узнавания рестриктазы *Hae*III (GG'CC).

Анализ нуклеотидной последовательности *cyt b* показал наличие в ней четырех сайтов узнавания рестрикционной нуклеазы *Hae*III (GG^CC), три из которых оказались общими для «юго-западной» и «общей» линий. При обработке рестриктазой амплифицированный фрагмент расщепляется у этих линий на четыре фрагмента длиной 667, 339, 136 и 84 п.н. (рис. 6, лунки геля 1–6). У ящериц «центральной» линии выявлено два варианта профилей рестрикции. Первый из них обусловлен отсутствием одного из общих для всех линий сайтов узнавания (позиции 703–706), в результате чего образуется характерный фрагмент длиной 423 п.н. (рис. 6, лунки геля 7 и 8). Второй вариант образуется за счет наличия дополнительного сайта (позиции 301–304), из-за которого фрагмент длиной 667 п.н. распадается на два близких по длине фрагмента – 340 и 327 п.н. (рис. 6, лунка геля 9).

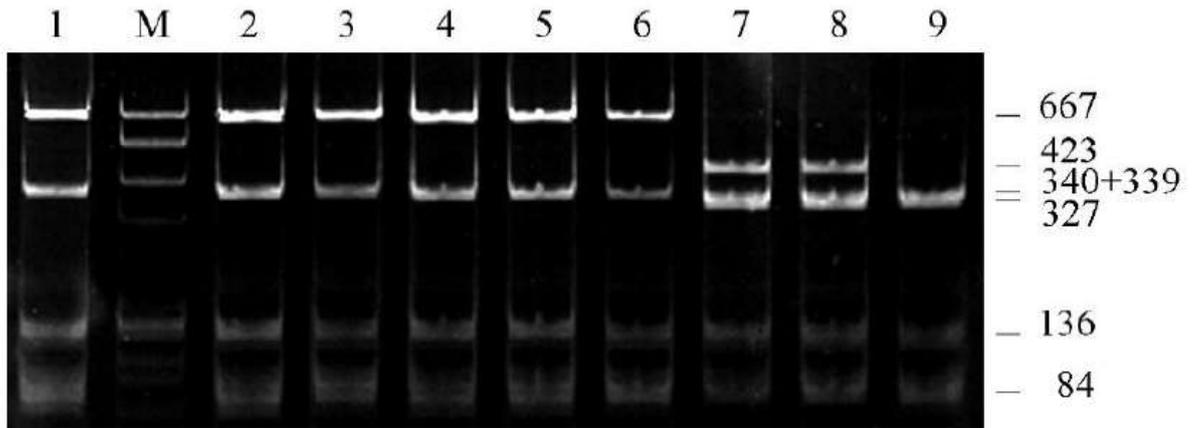


Рис. 6. Электрофореграмма продуктов рестрикции гена *cyt b* эндонуклеазой HaeIII при идентификации трех митохондриальных линий *Darevskia lindholmi*. 1–3 – «общая» линия, 4–6 – «юго-западная» линия, 7–9 – «центральная» линия. Справа – длины фрагментов рестрикции, п.н.; М – маркер молекулярных длин рBR/НраII.

Использование рестриктазы HaeIII позволяет идентифицировать только «центральную» линию, тогда как «общая» и «юго-западная» линии имеют одинаковые паттерны рестрикции по количеству и подвижности фрагментов.

Для определения всех трех митохондриальных линий ящерицы Линдгольма применялась мелкощепящая рестриктаза TasI (^AATT). Количество сайтов узнавания этой рестриктазы в последовательностях гена *cyt b* среди изученных линий составило от 8 до 10, из которых пять являлись общими для трех изученных линий, остальные 3–5 в разных сочетаниях образовывали фрагменты, свойственные только одной из линий. Большое количество сайтов расщепления позволило получить для каждой генетической линии специфичные профили рестрикции, хорошо визуализируемые на электрофореграммах в зоне длин от 200 до 500 п.н. (рис. 7). Характерными признаками «общей» линии являются фрагменты 281 и 255 п.н. (лунки геля 1–3), «юго-западной» – 446 и 290 п.н. (лунки геля 4–6), «центральной» – 446, 281 и 240 п.н. (лунки геля 7–9) (рис. 7).

Рестрикционный анализ применен для проведения скринингового исследования всей выборки ($n = 455$). Показано полное совпадение результатов рестрикционного анализа с результатами идентификации генетических линий этих особей по данным секвенирования.

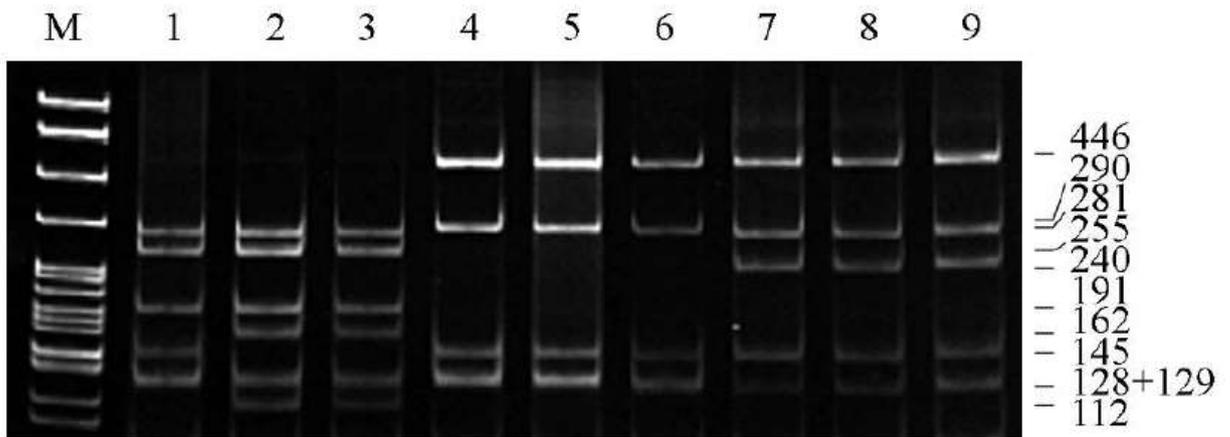


Рис. 7. Электрофореграмма продуктов рестрикции гена *cyt b* эндонуклеазой *TasI* при идентификации трех митохондриальных линий *D. lindholmi*. Обозначения см. рис. 6.

284 пробы из 74 локалитетов идентифицированы нами как «общая» линия, 57 образцов из 15 локалитетов – «юго-западная», 114 проб из 29 пунктов ареала – «центральная». В четырех локалитетах на юго-западной и юго-восточной периферии ареала «центральной» линии обнаружено совместное обитание ящериц «центральной» и «общей» линий, в двух – в юго-западной части полуострова – «общей» и «юго-западной» (рис. 8).

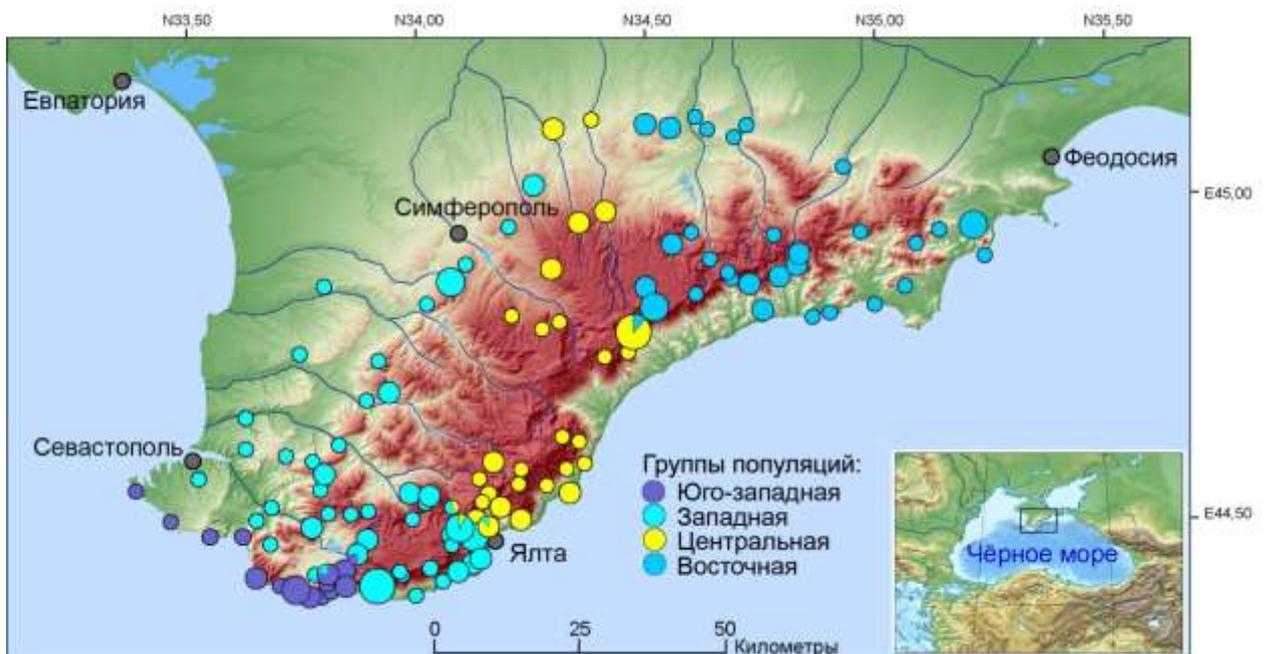


Рис. 8. Распределение гаплогрупп митохондриальной ДНК *D. lindholmi*. Размер пунсонов отражает объем выборки по возрастанию: 1–4 экз.; 5–9; 10–19; 20–25.

Ареал «центральной» линии полностью замкнут в области, занимаемой «Общей» линией и делит ее на две соразмерные группы – Западную и Восточную (рис. 8). Как правило, ареалы «центральной» и «общей» линий разделены пространствами, непригодными для жизни петрофильных скальных ящериц, или территориями с суровым климатом и редкой и малочисленной популяцией ящериц.

Наблюдаемая пространственная изоляция позволяет нам считать «центральную» и «юго-западную» митохондриальные линии и географически разделенные Западную и Восточную группы «общей» линии четырьмя генетически обособленными группами популяций.

Глава 4. АНАЛИЗ БИОТОПИЧЕСКОЙ ПРИУРОЧЕННОСТИ ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА

Изучено 126 местообитаний: для Юго-западной группы популяций – 17, Западной – 48, Центральной – 29, Восточной – 32 (Луконина и др., 2024). Применение анализа соответствия для выявления связей между генетически обособленными группами *D. lindholmi* и факторами среды во всех случаях сравнения показало значимый уровень ($p < 0.05$). Из шести рассматриваемых факторов (высота над уровнем моря, тип природной зоны, тип открытости местообитания, тип растительности, наличие водотоков и тип преобладающего субстрата) для четырех установлено две размерности (оси), для двух – одна размерность. Процент инерции первых осей в парах сравнения варьировал от 65.1% до 87.6%, вторых – от 10.1% до 30.3%, суммарно объясняя 87.8–100% дисперсии. Эти значения указывают на то, что оси эффективно демонстрируют взаимосвязи между группами и факторами окружающей среды.

4.1. Анализ связей между факторами среды и распространением групп популяций *D. lindholmi*

В отношении фактора «Распределение по высотной поясности» (рис. 9) две размерности в общей сложности объясняют 95.4% инерции, что говорит о хорошем соответствии двухмерной модели. Поскольку фактор «Высота» содержит 5 параметров, то средний вклад каждого из них должен составлять 0.02. Таким образом, с каждой размерностью (осью) будут связаны те параметры, для которых вклады в его инерцию больше 0.02. Наибольшее качество и вклад на первую размерность оказывает параметр «1201–1500», который максимально положительно скоррелирован с этой осью (табл. 8). Также сильно с этой осью коррелирует параметр «0–300», находящийся в противоположной области пространства системы ординат, но его качество чуть ниже параметра «1201–1500», а вклад не существен (< 0.001).

Наибольший вклад во вторую размерность вносят параметры «901–1200» и «601–900», точки которых максимально скоррелированы с осью Изм. 2, но размещаются в противоположных направлениях пространства ординат. Среди групп популяций с первой размерностью сильно коррелируют, но имеют разные знаки координат, Центральная и Восточная группы (рис. 9, табл. 9).

Таблица 8. Параметры факторов, их качество, вклады в инерцию и корреляция с размерностями для четырех генетических линий ящериц. Жирным шрифтом выделены значимые показатели.

Фактор	Параметры	Качество	Вклады параметров		Квадрат корреляции	
			Изм. 1	Изм. 2	Изм. 1	Изм. 2
Высотный пояс (м, н.у.м.)	0–300	0.89	0.199	<0.001	0.891	<0.001
	301–600	0.80	0.002	0.033	0.105	0.700
	601–900	0.92	0.017	0.356	0.087	0.835
	901–1200	0.94	0.004	0.586	0.014	0.926
	1201–1500	0.99	0.777	0.025	0.975	0.015
Природная зона	Предгорья	0.91	0.370	0.111	0.848	0.061
	Главная гряда, северный склон	0.37	0.017	0.066	0.189	0.177
	Главная гряда, южный склон	1.00	0.575	0.062	0.970	0.025
	Горное плато	0.67	0.034	0.233	0.254	0.416
	Южное побережье	0.83	0.003	0.527	0.022	0.804
Тип местообитания	Открытый	1.00	0.727	0.074	0.979	0.021
	Полузакрытый	1.00	0.060	0.297	0.483	0.517
	Закрытый	1.00	0.213	0.629	0.611	0.389
Тип растительности	Зональная (предгорная) лесостепь	0.99	0.057	0.507	0.491	0.499
	Лиственный лес	0.92	0.009	0.010	0.818	0.100
	Хвойный (сосновый) лес	0.97	0.340	0.016	0.962	0.005
	Горная (приайлинская) лесостепь	0.99	0.147	0.138	0.895	0.096
	Горная луговая степь	0.84	0.057	0.011	0.820	0.019
	Субсредиземноморское редколесье	1.00	0.389	0.318	0.913	0.086
Наличие водотока	Отсутствие	1.00	0.595	–	1.00	–
	Наличие на дистанции до 100 м	1.00	0.405	–	1.00	–
Тип субстрата	Скалы	1.00	0.103	–	0.103	–
	Лесная подстилка	1.00	0.897	–	0.897	–

Для Центральной группы свойственно самое высокое значение качества и существенный вклад в размерность, для Восточной только высокое качество, но незначительный вклад (< 0.25). Со второй размерностью хорошо коррелируют и имеют существенный вклад Юго-западная и Западная группы. Таким образом, распространение Центральной и Восточной групп связано с максимальными («1201–1500») и минимальными («0–300») высотами, Юго-западной и Западной – со средними высотами («601–900» и «901–1200», соответственно).

Таблица 9. Значения качества, вкладов в инерцию и корреляция с размерностью у четырех генетических линий ящериц при участии различных факторов среды.

Фактор	Группы популяций	Качество	Вклады параметров		Квадрат корреляции	
			Изм. 1	Изм. 2	Изм. 1	Изм. 2
Высотный пояс (н.у.м.)	Центральная	1.00	0.728	0.004	0.994	0.003
	Западная	0.95	0.041	0.398	0.172	0.775
	Восточная	0.86	0.209	0.025	0.814	0.046
	Юго-западная	0.94	0.021	0.572	0.070	0.868
Природная зона	Центральная	0.70	0.181	0.084	0.629	0.070
	Западная	1.00	0.560	0.045	0.977	0.019
	Восточная	0.56	0.025	0.291	0.148	0.415
	Юго-западная	0.98	0.234	0.579	0.612	0.364
Тип биотопа	Центральная	1.00	0.250	0.142	0.892	0.108
	Западная	1.00	0.150	0.133	0.842	0.158
	Восточная	1.00	0.400	0.196	0.903	0.097
	Юго-западная	1.00	0.200	0.529	0.638	0.362
Тип растительности	Центральная	1.00	0.388	0.382	0.898	0.102
	Западная	0.99	0.059	0.515	0.493	0.497
	Восточная	0.94	0.219	0.004	0.939	0.002
	Юго-западная	0.97	0.334	0.100	0.936	0.032
Наличие водотока	Центральная	1.00	0.615	–	1.00	–
	Западная	1.00	0.208	–	1.00	–
	Восточная	1.00	0.012	–	1.00	–
	Юго-западная	1.00	0.165	–	1.00	–
Тип субстрата	Центральная	1.00	0.571	–	1.00	–
	Западная	1.00	<0.001	–	1.00	–
	Восточная	1.00	0.097	–	1.00	–
	Юго-западная	1.00	0.331	–	1.00	–

В отношении фактора «Природные зоны» (рис. 9) две размерности статистически значимо объясняют 88.5% общей инерции. Значения качества

достаточно высоки для параметров «главная гряда, южный склон», «предгорья» и «южное побережье». В первую размерность наибольший вклад вносят «главная гряда, южный склон» и «предгорья», которые максимально скоррелированы с осью, но имеют противоположные знаки координат. Параметр «южное побережье» вносит вклад и имеет сильную корреляцию со второй размерностью (табл. 8).

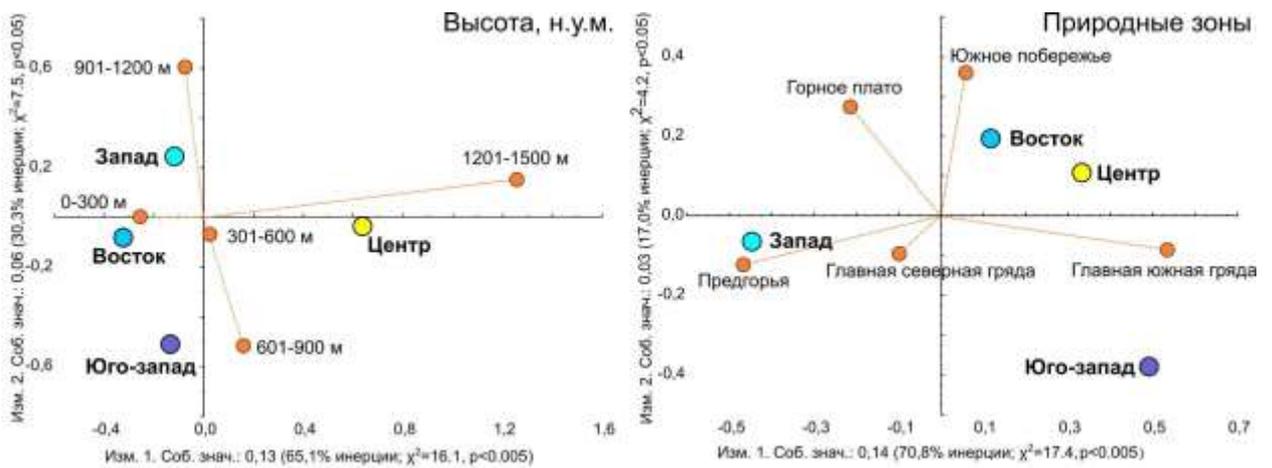


Рис. 9. Диаграммы анализа соответствий, показывающие распределение групп популяций *Dorevskia lindholmi* в зависимости от факторов «Высота» (слева) и «Природные зоны» (справа). Направление и длина вектора отражают связь между экологической характеристикой и осями ординации, разными цветами обозначены группы популяций Юго-запад – Юго-западная группа, Запад – Западная, Центр – Центральная, Восток – Восточная.

Среди групп популяций по первой размерности хорошую связь с отрицательными значениями координат имеет Западная группа. Несколько меньше, но с положительными значениями координат, скоррелирована с первой размерностью Центральная группа. Однако её вклад существенно ниже порогового (< 0.25), что может указывать на неоднозначные предпочтения по параметрам фактора. Основной вклад во вторую ось оказывают Юго-западная (отрицательное значение координат) и Восточная (положительное значение координат), имеющая лучшие значения квадрата корреляции, группы (табл. 9). Таким образом, распространение представителей Западной группы связано с фактором «предгорья»,

Восточной – «южное побережье», представители Центральной и Юго-западной могут встречаться в различных природных зонах, но более связаны с фактором «главная гряда, южный склон».

Фактор «тип местообитания» (рис. 10) имеет три переменные, поэтому их средний вклад должен составлять 0.33. С первой размерность сильно коррелирует положительно направленный параметр «открытый» (табл. 8). Во вторую размерность лучше всего вкладывается отрицательно направленный параметр «закрытый», однако его сопряженность с этой осью относительно низкая. Третий параметр «полузакрытый» имеет равную связь с обеими осями, но вклад в них недостаточен, что указывает на примерно одинаковую заселенность этого типа биотопа представителями различных генетических линий (табл. 9). Все группы популяций одинаково хорошо представлены по качеству. Центральная, Западная и Восточная группы сильно коррелируют с первой размерностью. Вторая размерность больше всего оценивается значениями Юго-западной группы, но со средней корреляцией. Если исключить привлекательность полузакрытого типа биотопа, то группы Восточная и Юго-западная группы связаны с открытыми биотопами, тогда как Центральная – с закрытыми.

Фактор «тип растительности» (рис. 10) описывается в анализе шестью переменными, поэтому их средний вклад должен составлять 0.16. Двухмерная модель объясняет 97.7% общей инерции. С первой размерность наилучшую связь среди параметров среды демонстрируют «субсредиземноморское редколесье» и «хвойный (сосновый) лес» (табл. 8), а среди генетически обособленных групп популяций – Центральная и Юго-западная (табл. 9), которые обладают максимальным вкладом в данную ось. Разная их направленность относительно «центра тяжести» оси указывает на связь Юго-западной группы с редколесьем, а Центральной – с хвойными лесами. С первой размерностью так же сильно коррелирует Восточная группа, однако ее вклад практически нулевой, что обусловлено равной встречаемостью линии в редколесьях и в лиственных лесах. Во вторую

размерность наибольший вклад вносит только один параметр – «зональная (предгорная) лесостепь», для которого лучший показатель встречаемости имеет Западная группа. Однако она имеет более тесную связь с параметром «лиственный лес» (минимальный угол между их векторами), что связано с её наиболее частой встречаемостью в биотопах с этим типом растительности.

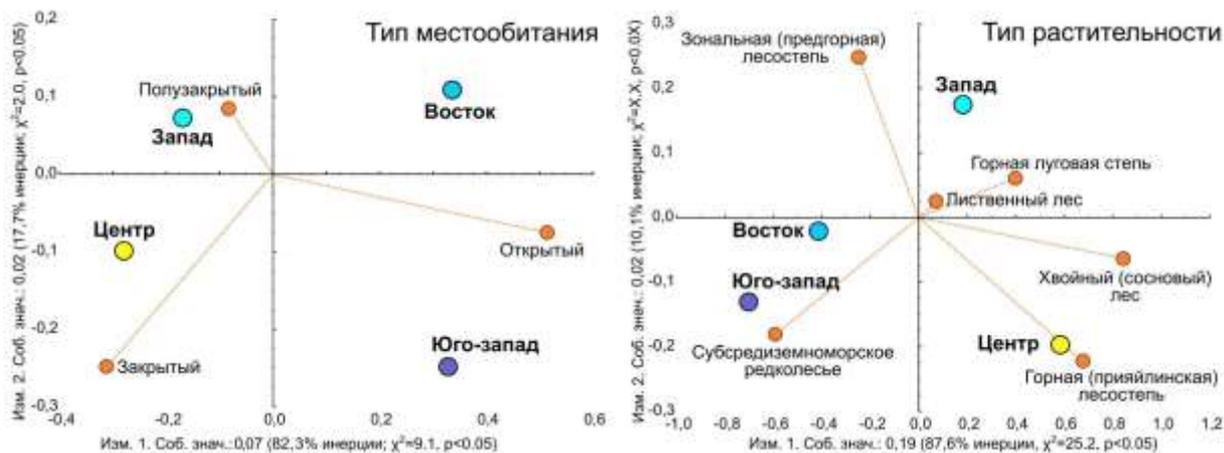


Рис. 10. Диаграммы анализа соответствий, показывающие распределение групп популяций *Dorevskia lindholmi* в зависимости от факторов «Тип местообитания» (слева) и «Тип растительности» (справа). Обозначения см. рис. 9.

Фактор «наличие водотока» (рис. 11). Оба параметра, «наличие на дистанции до 100 м» и «отсутствие», имеют почти одинаковый вклад в одномерную модель, а группы популяций показывают разделение на три категории (табл. 8). Юго-западная и Западная группы связаны с местообитаниями, где водотоки отсутствуют. Представители Центральной группы популяций, наоборот, предпочитают биотопы с водотоками, на встречаемость представителей Восточной группы эти параметры не оказывают влияния (табл. 9).

Фактор «преобладающий субстрат» (рис. 11) также описывается одномерной моделью. Параметр «скалы» из-за одинаковой высокой встречаемости всех генетических линий на каменистом субстрате вносит небольшой вклад в разделение, тогда как параметр «лесная подстилка» лучше объясняет приуроченность линий (табл. 8). Наилучшую связь с этим

параметром демонстрирует Центральная группа, особи которой чаще других встречаются на этом типе субстрата (табл. 9). Противоположную тенденцию демонстрирует Юго-западная группа, находки представителей которой здесь не известны. Западная и Восточная группы не вносят никакого вклада, т.к. их встречаемость на каждом из типов субстрата относительно сходна.

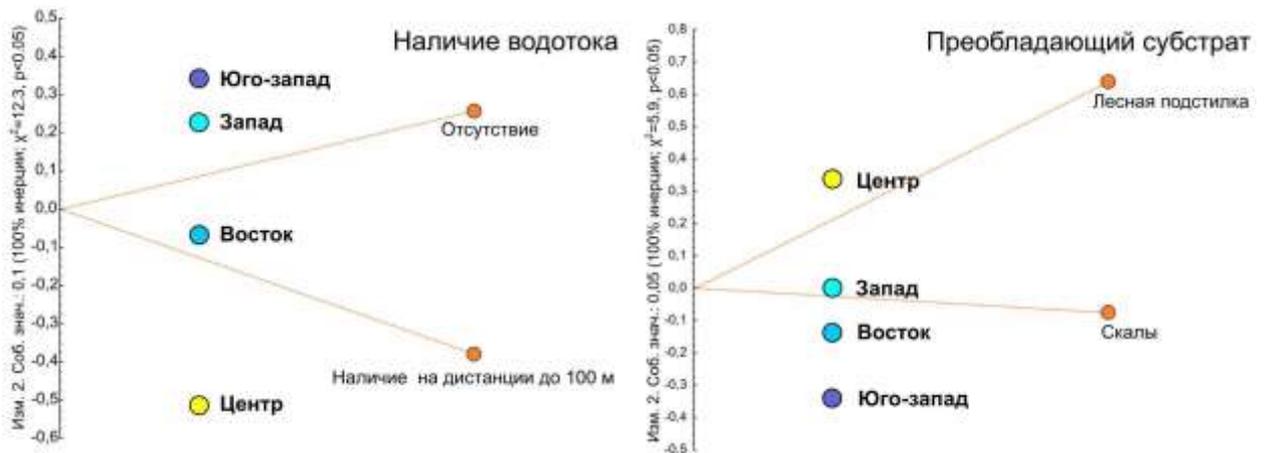


Рис. 11. Диаграммы анализа соответствий, показывающие распределение групп популяций *Darevskia lindholmi* в зависимости от факторов «наличие водотока» (слева) и «преобладающий субстрат» (справа). Обозначения см. рис. 9.

4.2. Характеристика биотопов групп популяций *D. lindholmi*

Полученные данные характеризуют объективно существующие различия в характере биотопов генетических линий и кластеров скальных ящериц Крыма. Действительно, Центральная группа, представляющая собой еще не описанный таксон, по крайней мере, подвидового ранга (Kukushkin et al., 2021), населяет наиболее высокую часть Главной гряды, где представители других линий не встречаются, но почти не заходит в предгорья, которые являются зоной оптимума для Западной и Восточной групп, если исходить из количества точек их находок и очень высокой плотности популяций в этой ландшафтной зоне (Щербак, 1966; Доронин, 2012; Кукушкин и др., 2021). Ареал наиболее узкоареальной Юго-западной группы практически целиком расположен в субсредиземноморской зоне на крайнем юге полуострова – в пределах участка с наиболее теплым во всем

Крым у засушливым климатом и фактическими высотами, едва превышающими 700 м н.у.м. Поэтому преобладающим типом растительности в данном районе являются субсредиземноморские можжевеловые редколесья. Однако, ареалы других групп в каждом случае охватывают весь комплекс ландшафтов от морского побережья до плато яйлы и далее на север почти до южного края равнины. Климат внутренних областей западной части Горного Крыма сравнительно мягкий и влажный, а в восточной его части проявляются черты континентальности и засушливости, что находит отражение в характере растительного покрова и особенностях распространения Западной и Восточной групп. Следует принимать во внимание и то очевидное обстоятельство, что находящиеся в фокусе исследования ящерицы всегда тяготеют к крупным скальным массивам (обрывам, нагромождениям обломков скал, осыпям), хотя в некоторых местностях и встречаются на их склонах в биотопах, почти лишенных скальных выходов. Скальным биотопы всегда присущи определенные черты азональности – они выделяются из окружающего фона по таким экологическим характеристикам как угол наклона поверхности, микроклимат, растительность, степень покрытия кронами и т.д. (Биологическое..., 1999;).

Влияют на результаты и определенные издержки методики. Очевидно, что по большинству параметров спектр условий обитания конкретных популяций ящериц значительно шире, чем на сравнительно малых по площади участках, где производился отбор проб для генетического исследования. Растительность и сомкнутость полога в пределах местообитания, населенного особями с одним митохондриальным гаплотипом, на разных участках может различаться кардинальным образом. В речных каньонах ящерицы обычно встречаются на склонах противоположных экспозиций по обе стороны реки. В местностях с нестабильным увлажнением ящерицы совершают довольно протяженные сезонные миграции в направлении ближайших водотоков или под полог леса

(и обратно), в глубоких ущельях эти перемещения имеет выраженную вертикальную направленность (Щербак, 1966; Кукушкин, 2024). Границы природных зон нередко достаточно условны, их проводят, исходя прежде всего из орографии, без учета природных условий, которые на больших пространствах имеют переходный характер. По крайней мере отчасти, это верно и для групп популяций. Например, средняя высота обитания особей Центральной группы, по пунктам отбора проб, составила $694 \pm 73,9$ (от 150 до 1440 м н.у.м.), Восточной группы – $373 \pm 49,3$ м (от 1 до 1050 м), Западной – $505 \pm 52,8$ (от 40 до 1355 м). Фактический же диапазон высот их обитания, по имеющимся данным, соответственно, на 229, 200 и 42 м больше, т.к. представители первых двух групп достигают больших отметок высот, последней – обитают местами на уровне моря. Почти полный диапазон высот охвачен нами только для Юго-западной группы: $358 \pm 54,0$ (от 1 до 700 м н.у.м.). В конечном итоге, наблюдаемые отличия биотопического распределения между группами популяций ящериц обусловлены не столько их экологическими предпочтениями и генетически детерминированными предпочтениями, сколько особенностями современного географического распространения, которое является результатом длительной эволюционной истории, в Крыму охватывающей всю четвертичную эпоху (Kukushkin et al., 2021).

Таким образом, Центральная группа, распространенная в средней части Горного Крыма, демонстрирует сопряженность с биотопами, расположенными в верхнем поясе южного склона Главной гряды (1201–1500 м н.у.м.), предпочитая закрытые кронами участки сосновых лесов с наличием водотока поблизости и субстратом в виде лесной подстилки.

Западная группа популяций, обитающая в западной части Горного Крыма, показала значимые корреляции с биотопами предгорья и среднегорья (901–1200 м н.у.м.) с полузакрытыми кронами участками предгорной лесостепи и лиственных лесов без выраженных водотоков поблизости. Фактор «преобладающий субстрат» не вносит вклада, т.к.

встречаемость ящериц этой линии на каждом типе субстрата оказалась относительно сходной.

Для Восточной группы, населяющей восточную часть Горного Крыма, показана связь с низкогорными участками (0–300 м н.у.м.) южного побережья и, в равной степени, с открытыми биотопами средиземноморского редколесья и лиственных лесов. Два фактора (наличие водотока и тип субстрата) не вносят значимого вклада в биотопические предпочтения этой линии.

Для Юго-западной группы популяций, приуроченной преимущественно к прибрежным ландшафтам самой южной части Крыма, основными факторами окружающей среды, связанными с ее распространением, являются высотные пояса южного склона Главной гряды (301–600 и 601–900 м н.у.м.), тип растительности средиземноморское редколесье, отсутствие водотоков и скальный субстрат. Фактор степень открытости биотопа не оказывает влияния на распространение этой линии.

Характерные для каждой группы популяций места обитания (рис. 12, 13) отражают их биотопическую приуроченность. Сопоставление взаимосвязей между экологическими характеристиками местообитаний и встречаемостью групп популяций, показало достаточно выраженную дифференциацию их биотопических предпочтений и позволило охарактеризовать представителей Центральной группы как мезофильных ящериц, населяющих высокие лесостепные нагорья с развитой речной сетью, в то время как представители Юго-западной, Западной и Восточной групп могут обитать в более сухих и открытых биотопах, расположенных на меньших абсолютных высотах.



Рис. 12. Типичные местообитания Юго-западной (слева) и Западной (справа) групп популяций *D. lindholmi*. Автор фото: Кукушкин О.В.



Рис. 13. Типичные местообитания Центральной (слева) и Восточной (справа) групп популяций *D. lindholmi*. Автор фото: Кукушкин О.В.

Следующим шагом в изучении закономерностей распространения скальных ящериц Крыма должно стать моделирование климатических ниш и потенциальных ареалов линий и географических кластеров – метод, позволяющий получить более полные интерпретации.

Глава 5. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРИГОДНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА

В основу моделирования пригодности местообитаний взяты данные о 13 локалитетах Юго-западной группы, 28 – Центральной, 45 – Западной и 28 – Восточной. Полученные SDM-модели хорошо оценивают области потенциального распространения обособленных групп популяций, о чем свидетельствуют высокие значения индекса AUK (Юго-западная группа – 0.994; Центральная – 0.990; Западная – 0.983; Восточная – 0.988). Влияние биоклиматических показателей на формирование областей распространения представлено в таблице 10.

Таблица 10. Важнейшие предикторные переменные, определяющие распространение генетически дифференцированных групп популяций *D. lindholmi*.

Биоклиматические переменные, код	Юго-западная		Западная		Центральная		Восточная	
	РС*	PI**	РС	PI	РС	PI	РС	PI
Среднесуточная амплитуда температуры, <i>bio2</i>	21.3	0.8	9.9	0.3	17.7	0	15.3	0
Изотермичность, <i>bio3</i>	0.4	1.6	8.7	4.9	2.6	0.6	2.2	5.3
Сезонность температуры, <i>bio4</i>	5.9	68.9	31.7	71.4	5	1	32.7	80.4
Минимальная температура наиболее холодного месяца, <i>bio6</i>	0.8	0.5	0.1	0.1	2.3	1.6	0	0
Годовой размах температур, <i>bio7</i>	27.0	0	0.8	0	22.1	87	1.5	0
Средняя температура наиболее сухого сезона, <i>bio9</i>	23.5	19.4	15.9	10.4	11.1	6.7	7.7	0.4
Сезонность осадков, <i>bio15</i>	12.4	8.3	3.7	2.7	2.5	0.6	13.7	8.7
Высота, м н.у.м., <i>Alt</i>	8.7	0.5	29.7	10.2	36.8	2.4	26.8	5.2

*РС– процент вклада, **PI– процент перестановочной важности (пермутации). Жирным шрифтом выделены переменные, значимые для каждой группы.

Вклады двенадцати биоклиматических показателей (Среднегодовая температура (*bio1*), Максимальная температура наиболее жаркого месяца (*bio5*), Средняя температура наиболее влажного сезона (*bio8*), Средняя температура наиболее жаркого сезона (*bio10*), Средняя температура наиболее холодного сезона (*bio11*), Среднегодовые осадки (*bio12*), Осадки наиболее

влажного месяца (*bio13*), Осадки наиболее сухого месяца (*bio14*), Осадки наиболее влажного сезона (*bio16*), Осадки наиболее сухого сезона (*bio17*), Осадки наиболее жаркого сезона (*bio18*), Осадки наиболее холодного сезона (*bio19*)) оказались несущественными для всех линий. В таблице 10 мы их не приводим.

По результатам jaskknife-теста (рис. 14), переменная *bio3* не дает существенного прироста для Юго-западной и Восточной групп, но хорошо предсказывает распределение точек Западной и Центральной групп. Фактор *bio15* значим для Юго-западной и Восточной групп, но не дает существенного прироста для Западной и Центральной групп популяций. Установлено, что пять переменных: среднесуточная амплитуда температуры (*bio2*), сезонность температуры (*bio4*), средняя температура наиболее сухого сезона (*bio9*), сезонность осадков (*bio15*) и высота (*Alt*) являются важными для всех четырех групп. Существенные значения вкладов для Центральной и Юго-западной групп продемонстрировала переменная годовой размах температур (*bio7*).

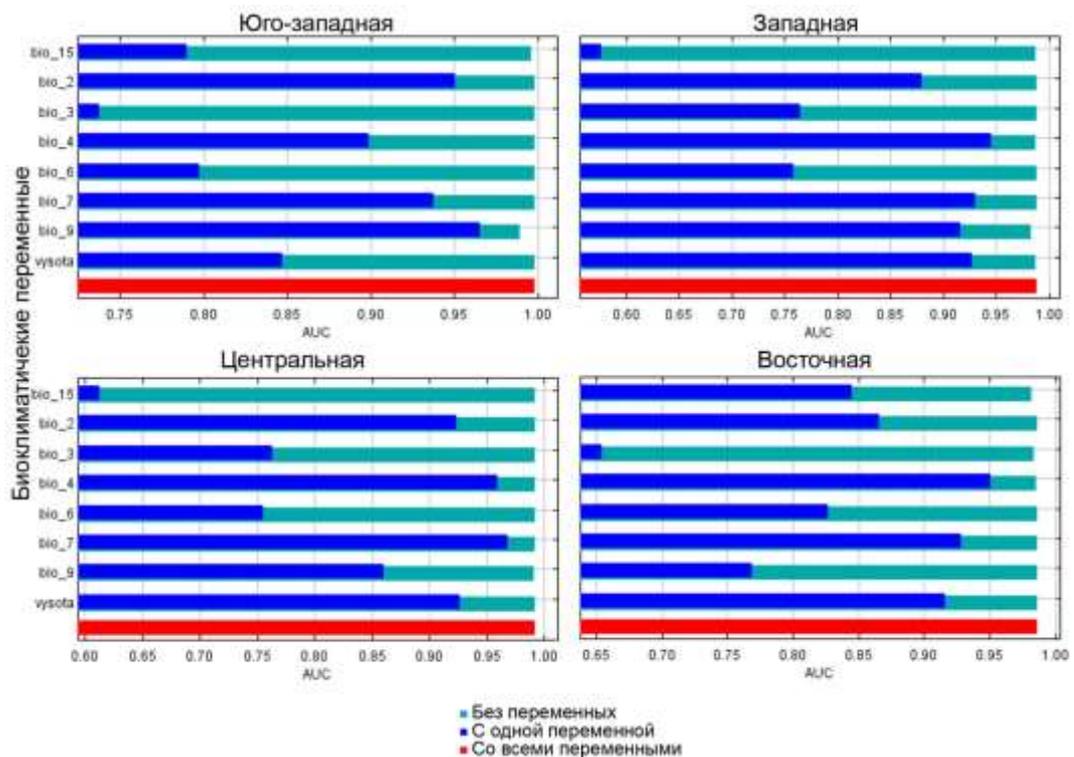


Рис. 14. Диаграмма результатов jaskknife-теста по кросс-валидированной кривой AUCtest.

На рисунке 15 представлены кривые, отражающие связь между предикторными переменными и вероятностью присутствия групп популяций. Кривые, имеющие колоколообразную форму, показывают узкие диапазоны зон толерантности конкретных переменных для каждой группы. Кривые, не имеющие колоколообразной формы, указывают на более широкий спектр переменных.

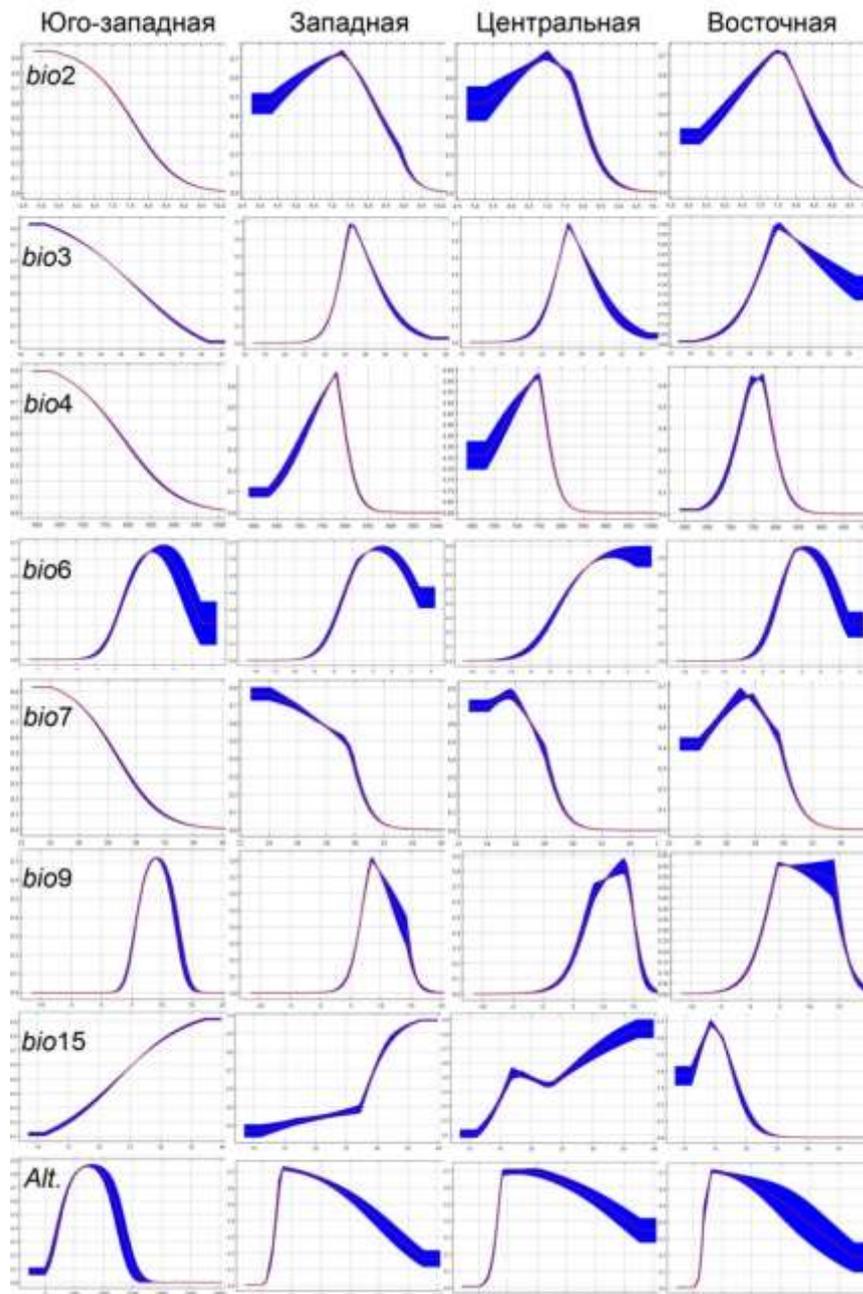


Рис. 15. Кривые отклика, отражающие вероятность пригодности области обитания групп популяций ящерицы Линдгольма от восьми биоклиматических параметров (сбоку – нумерация переменных согласно BioClim)

Каждая группа популяций предпочитает собственный, хотя и перекрывающийся, набор климатических условий (рис. 16).

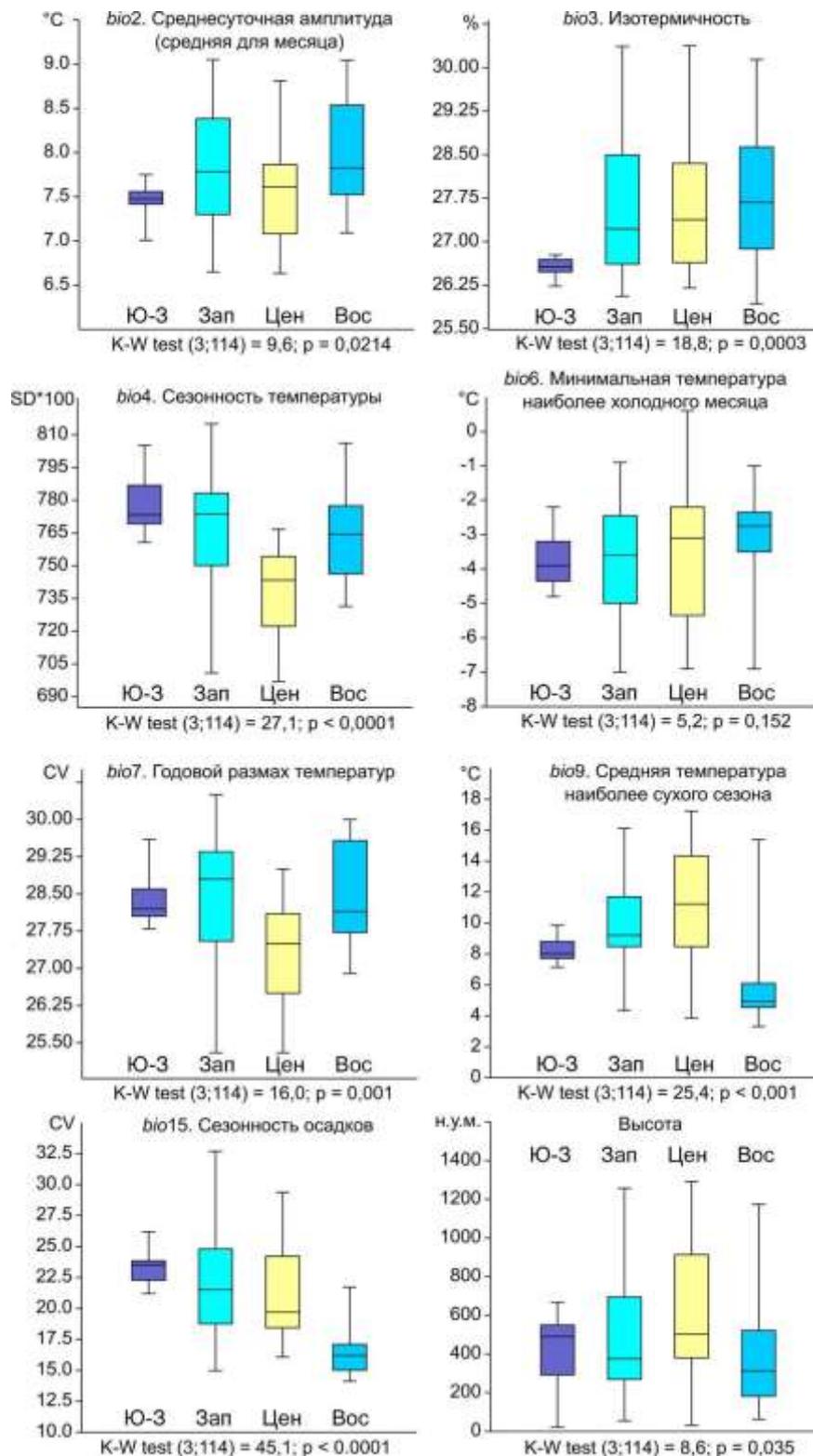


Рис. 16. Диаграммы биоклиматических характеристик местообитаний генетически дифференцированных групп популяций *D. lindholmi*. На бокс-плотах показаны: медиана, верхний (75%) и нижний (25%) квантили, минимальные и максимальные значения переменных.

Популяции Юго-западной группы обитают в биотопах с узким диапазоном условий, с минимальными показателями изотермичности (*bio2*) в сравнении с условиями других групп популяций, и с выраженной сезонностью температур (*bio4*). Для местообитаний Западной группы популяций характерен широкий диапазон биоклиматических условий, с максимальным годовым размахом температур (*bio7*). Для представителей Центральной группы характерно обитание на больших высотах с небольшими годовым размахом температур (*bio7*) и высокой средней температурой наиболее сухого сезона (*bio9*). Восточная группа популяций обитает в условиях с минимально выраженной сезонностью осадков (*bio15*) и низкой средней температурой самого сухого сезона (*bio9*) (рис. 16).

Биоклиматические предпочтения четырех групп популяций позволяют предполагать, что группы разошлись в климатической толерантности, особенно в отношении их способности переживать засухи и длительные периоды особенно высоких и низких температур.

Потенциальные ареалы групп популяций *D. lindholmi* предполагают возможность некоторого географического совпадения в зонах контакта. Пригодные места обитания особей Юго-западной группы расположены, в основном, на юго-западном побережье Горного Крыма (рис. 17), севернее находятся оптимальные области ареала Западной группы (рис. 18). Оптимум Центральной группы имеет форму широкой полосы, ориентированной вдоль оси север-юг, и приурочен к наиболее высокой и влажной части Главной гряды Крымских гор, а также к наиболее влажной лесной части Южного берега (рис. 17). Восточная часть Горного Крыма наиболее пригодна для обитания Восточной группы (рис. 18).

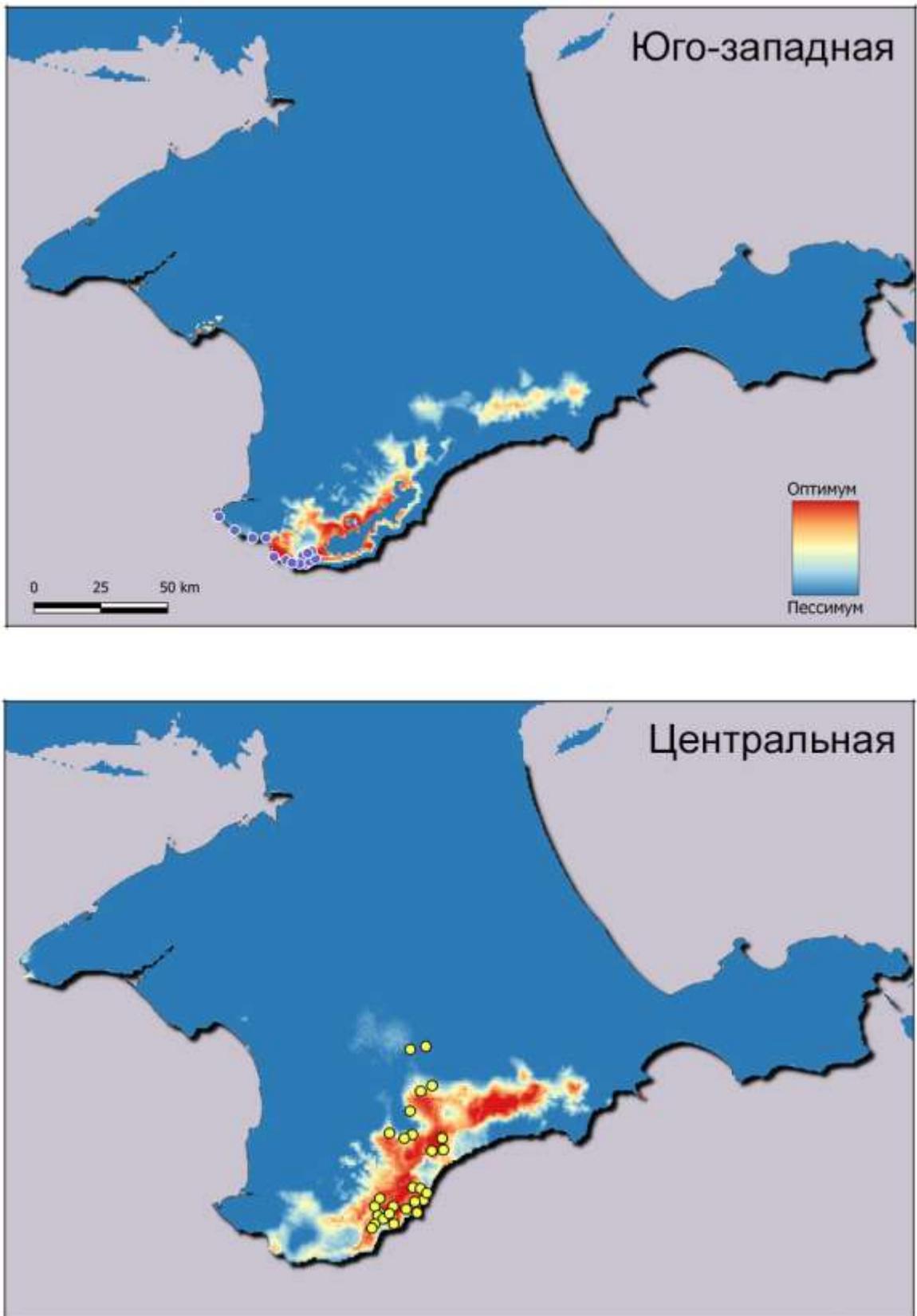


Рис. 17. Вероятностная модель распространения генетически дифференцированных «Юго-западной» и «Центральной» групп популяций *D. lindholmi* на территории Крыма, построенная на основе данных WorldClim. Градиентом цвета показана вероятность пригодности территории для обитания групп. Точками обозначены локалитеты.

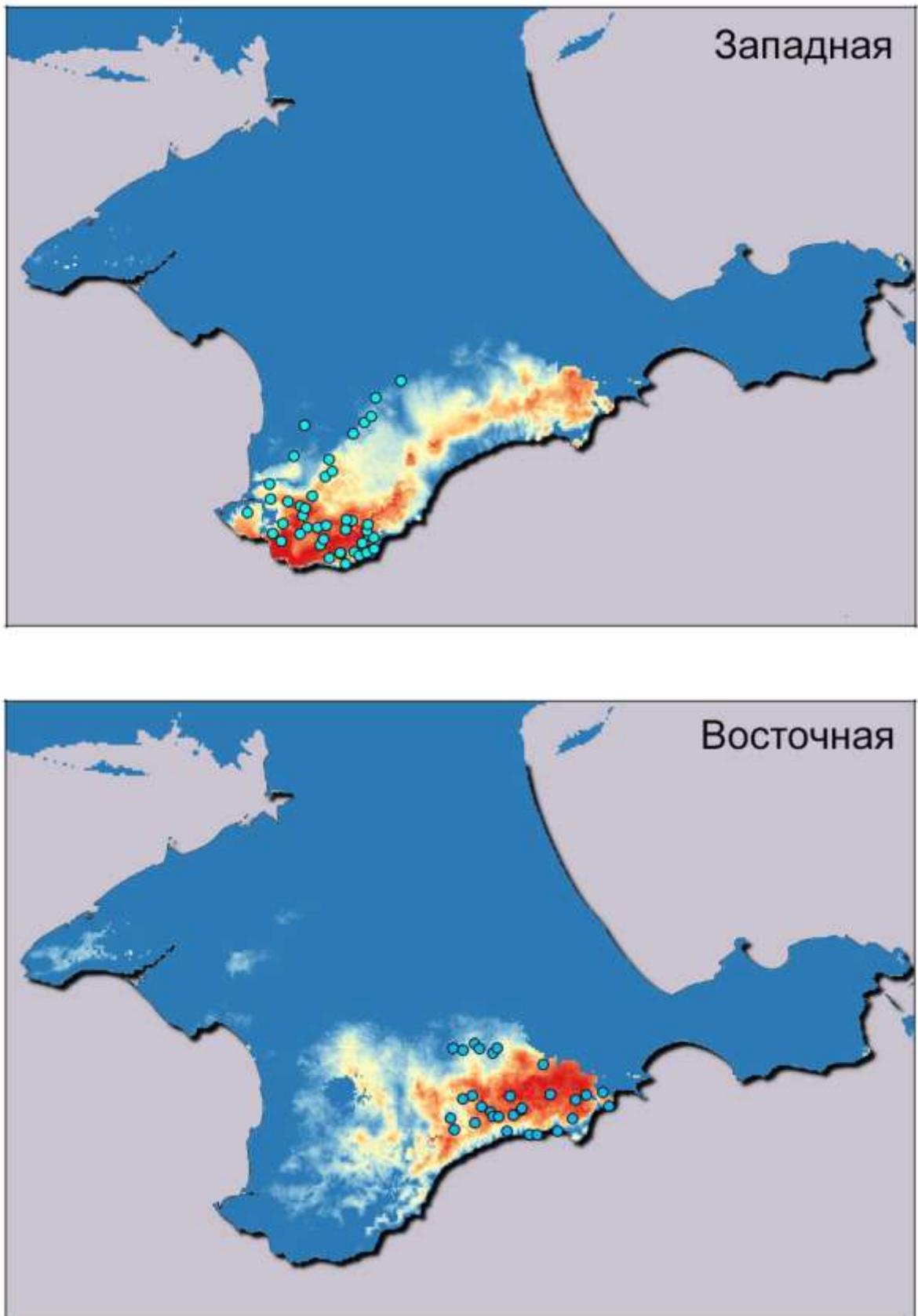


Рис. 18. Вероятностная модель распространения генетически дифференцированных «Западной» и «Восточной» групп популяций *D. lindholmi* на территории Крыма, построенная на основе данных WorldClim. Градиентом цвета показана вероятность пригодности территории для обитания групп. Точками обозначены локалитеты.

Глава 6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА, РАЗНООБРАЗИЕ И СТЕПЕНЬ ИЗОЛЯЦИИ ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА

6.1. Результаты анализа гена *cyt b* мтДНК

Среди 204 исследованных последовательностей *cyt b* *D. lindholmi* выявлено 60 гаплотипов. Обнаружено 96 переменных позиций (8.5% от общей длины фрагмента), из них 77 парсимони-информативных (6.8%). Соотношение транзиций к трансверсиям составило 5.4. Нуклеотидный состав участка на L-цепи смещен в сторону уменьшения доли гуанина (Т – 31.6, С – 29.7, А – 27.1, G – 11.5%).

Генетическая дистанция (*p*-distance) 4.3% обнаружена между «центральной» и «общей» митохондриальными линиями, 4.1% между «центральной» и «юго-западной» и 1.0% между «юго-западной» и «общей».

Наименьшая генетическая дистанция обнаружена между «Восточной» и «Западной» группами популяций (табл. 11). Показатели индекса фиксации (F_{ST}) и числа мигрантов на поколение (N_m) показали высокую изоляцию между Центральной и остальными группами популяций и несколько меньшую между Западной и Юго-западной группами и между Восточной и Западной (табл. 11).

Таблица 11. Генетические дистанции (*p*-distance \pm SD (%)) под диагональю и индекс фиксации / число мигрантов на поколение (F_{ST}/N_m) над диагональю между кладами по последовательностям *cyt b*.

Группа	Центральная	Восточная	Западная	Юго-западная
Центральная		0.89/0.06	0.85/0.09	0.90/0.05
Восточная	4.4 \pm 0.6		0.29/1.22	0.75/0.16
Западная	4.3 \pm 0.6	0.5 \pm 0.1		0.63/0.29
Юго-западная	4.1 \pm 0.6	1.0 \pm 0.3	1.1 \pm 0.3	

Филогенетическая реконструкция (ML-дерево) высоко поддерживает клады трех линий, однако монофилия клады *D. lindholmi* в целом не имеет значимой поддержки (рис. 19).

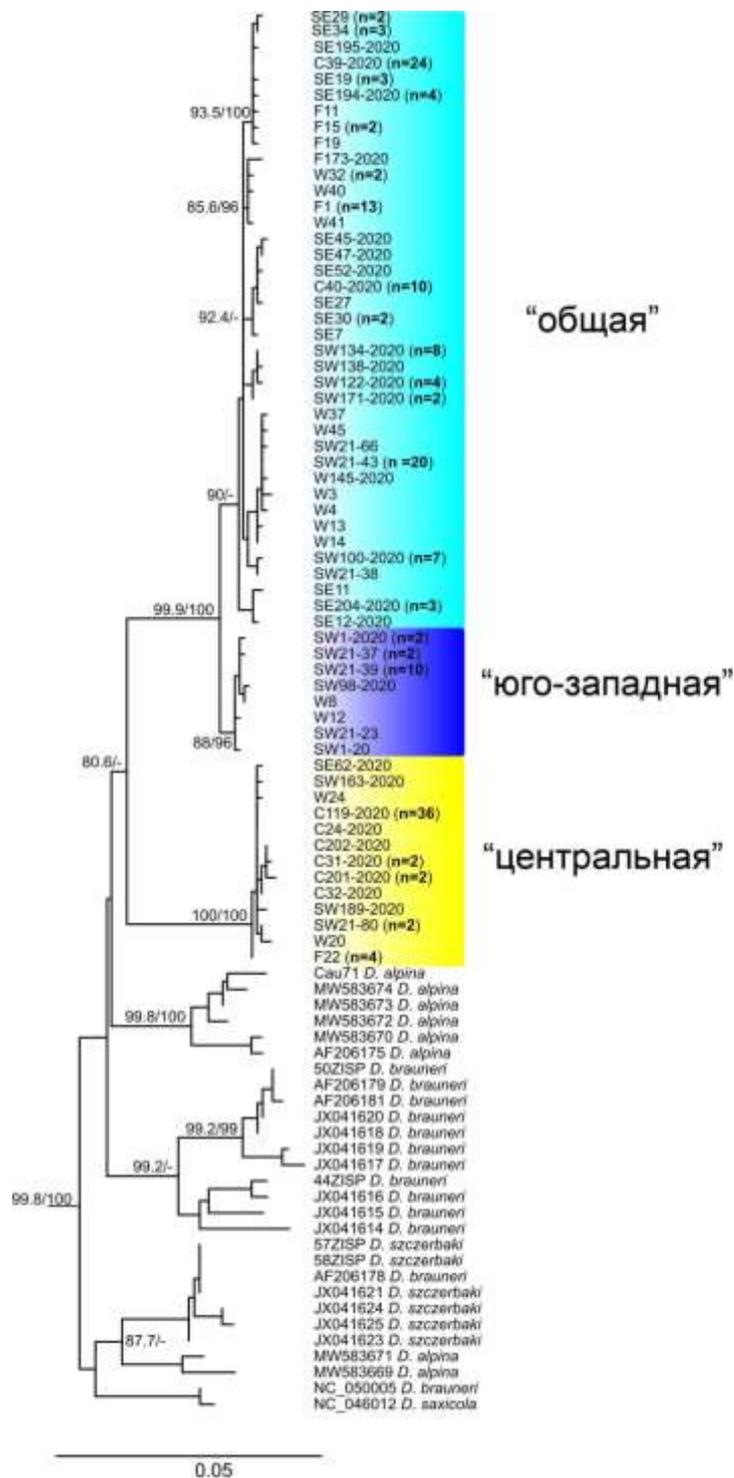


Рис. 19. Дендрограмма филогенетических отношений скальных ящериц (*D. lindholmi*) по результатам анализа последовательности гена цитохрома *b* мтДНК методом максимального правдоподобия (ML). Приведены поддержки SH-aLRT более 80, UFBoot более 95. Внешняя группа не показана.

В «центральной» и «юго-западной» линиях выявлено 8 и 13 гаплотипов соответственно. При этом самые низкие показатели генетического разнообразия характерны для «центральной» линии. Нуклеотидное разнообразие в «общей» линии превышает таковое в «центральной» в 4.9 раз, а в «юго-западной» – в 4.3 раза, различия достоверны ($p < 0.0001$) (табл. 12).

Таблица 12. Генетическое разнообразие в *D. lindholmi* по последовательностям *cyt b*: n – объем выборки; H – число гаплотипов; h – разнообразие гаплотипов; π – разнообразие нуклеотидов (на сайт); S – общее число полиморфных позиций; k – среднее количество нуклеотидных замен, Fu's F_s – значение F_s -теста, Tajima D – значение теста на нейтральность.

Линия	n	H	$h \pm SD$	$\pi \pm SD$ (%)	S	k	Fu's F_s	Tajima D
«общая»	132	39	0.923 \pm 0.012	0.44 \pm 0.01	45	4.98	-18.05	-1.21
«юго-западная»	19	8	0.725 \pm 0.107	0.10 \pm 0.02	6	1.17	-4.47	-1.03
«центральная»	53	13	0.538 \pm 0.083	0.09 \pm 0.02	14	0.83	-9.65	-2.01

Сеть гаплотипов поддерживает разделение *D. lindholmi* на митохондриальные линии и группы (рис. 20).

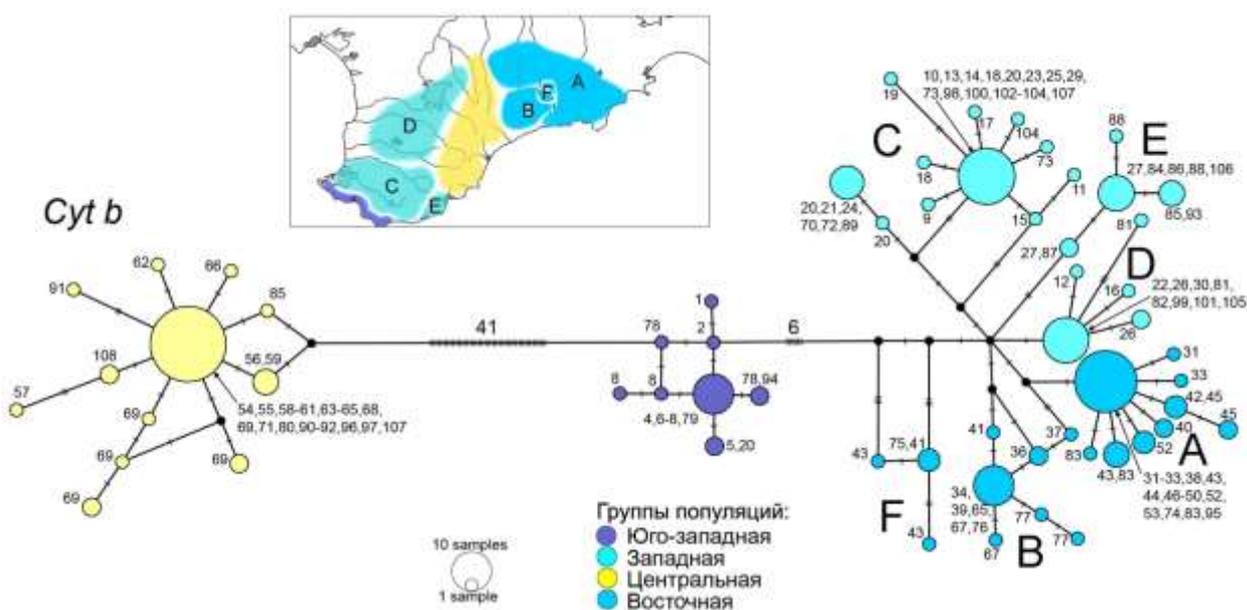


Рис. 20. Сеть гаплотипов *D. lindholmi* на основе анализа *cyt b*. Заглавные буквы (А–F) представляют подструктуру в пределах «общей» линии. Предполагаемые ареалы и гаплогруппы показаны на карте, номерами обозначены локалитеты (см. рис. 5). Цветом обозначены группы популяций. Диаметр кружков пропорционален размеру выборки.

«Центральная» и «юго-западная» линии не имеют глубокой структуры, в отличие от «общей» линии, представленной наибольшим количеством гаплотипов. Эта линия состоит из шести филогрупп (А-Е), которые не имеют общих гаплотипов и соответствуют крупным физико-географическим единицам, различающимся по ландшафтным и климатическим характеристикам: небольшие районы в западной и восточной частях Главной гряды Крымских гор (Е и F), крайние восточные и северные части Крымских гор, включая прибрежные, низкогорные и предгорные районы (А), восточная (В) и западная (С) части горно-лесного Крыма и северо-западные лесостепные предгорья (D).

Наименьшая дистанция по *cyt b* (4.16%) обнаружена между «юго-западной» линией и *D. szczerbaki*, наибольшая – между «общей» и *D. saxicola* (4.8%). В случае «центральной» линии наименьшая дистанция обнаружена также при сравнении с *D. szczerbaki* (4.5%), в то время как наибольшая – с *D. brauneri* (5.08%). Близкий уровень отличий между основными филогенетическими (эволюционными) линиями, по-видимому, указывает на быструю радиацию форм в группе. Уровень различий между наиболее расходящимися линиями, «центральной» и «общей», практически эквивалентен уровню отличий *D. lindholmi* s. str. и кавказских форм комплекса *Darevskia (saxicola)* (табл. 13), что дает нам основания выдвинуть гипотезу о таксономической самостоятельности «центральной» линии.

Таблица 13. Генетические дистанции (*p*-distance, %) по последовательностям *cyt b* между видами комплекса *Darevskia saxicola*.

Вид/Линия	«общая»	«юго-западная»	«центральной»	<i>D. brauneri</i>	<i>D. alpina</i>	<i>D. szczerbaki</i>
«юго-западная»	1.05					
«центральной»	4.32	4.10				
<i>D. brauneri</i>	4.64	4.43	5.09			
<i>D. alpina</i>	4.23	4.33	4.67	5.08		
<i>D. szczerbaki</i>	4.18	4.16	4.50	4.60	4.69	
<i>D. saxicola</i>	4.80	4.53	5.14	5.22	5.22	3.80

6.2. Результаты анализа гена COI мтДНК

Проведен анализ 83 последовательностей COI *D. lindholmi*. Этот маркер обладает меньшей изменчивостью по сравнению с *cyt b*, и обычно используется в баркодинговых исследованиях для делимитации видов. Уровень генетических отличий «центральной» линии от «общей» и «юго-западной» составил 2.1% и 2.0%, соответственно, «общей» от «юго-западной» – 0.7%. Результаты поддерживают нашу гипотезу о таксономической самостоятельности ящериц Центральной части Горного Крыма, т.к. генетическая дистанция от 2 до 5% по COI принимается в качестве вероятного видового уровня отличий во многих группах позвоночных, включая рептилий (Hebert et al., 2003; Ma et al., 2022).

В составе «общей» линии выявлено 9 гаплотипов, в «центральной» – 5, в «юго-западной» – 4. Показатель гаплотипического разнообразия (h) равен, соответственно: 0.48, 0.50 и 0.53 (табл. 14).

Таблица 14. Генетическое разнообразие в *D. lindholmi* по последовательностям COI: n – объем выборки; H – число гаплотипов; h – разнообразие гаплотипов; π – разнообразие нуклеотидов (на сайт); S – общее число полиморфных позиций; k – среднее количество нуклеотидных замен, Fu's F_s – значение F_s -теста, Tajima D – значение теста на нейтральность.

Линия	n	H	$h \pm SD$	$\pi \pm SD$ (%)	S	k	Fu's F_s	Tajima D
«общая»	50	9	0.479 \pm 0.086	0.09 \pm 0.02	7	0.57	-7.18	-1.67
«юго-западная»	13	4	0.526 \pm 0.153	0.14 \pm 0.06	4	0.85	-0.87	-1.17
«центральная»	20	5	0.505 \pm 0.126	0.15 \pm 0.04	5	0.95	-1.36	-1.09

При сравнении митохондриальных линий *D. lindholmi* с прочими видами комплекса *D. (saxicola)*, наименьшая дистанция по маркеру COI (3.08%) найдена между «юго-западной» линией и *D. brauneri* (Mehely, 1909), наибольшая (4,97%) – между «центральной» линией и *D. saxicola* (Eversmann, 1834) (табл. 15). Наименьшее значение генетической дистанции между кавказскими таксонами, как правило, превышает 3%. Исключение составляет уровень отличий *D. szczyrbaki* (Lukina, 1963) от *D. saxicola* – 2.3 \pm 0.6%.

Таблица 15. Генетические дистанции (p -distance, %) по последовательностям *cyt b* под диагональю и *COI* над диагональю между видами комплекса *Darevskia saxicola*.

Вид/Линия	«юго-западная»	«центральная»	<i>D. brauneri</i>	<i>D. alpina</i>	<i>D. szczerbaki</i>	<i>D. saxicola</i>
«общая»	0.70	2.09	3.30	3.96	4.45	4.95
«юго-западная»		2.02	3.08	3.57	4.07	4.56
«центральная»			3.27	4.01	4.01	4.97
<i>D. brauneri</i>				3.44	3.60	4.42
<i>D. alpina</i>					3.76	4.09
<i>D. szczerbaki</i>						2.29

Сеть гаплотипов *COI* имеет сходную топологию с таковой *cyt b*, отличаясь меньшим количеством замен и отсутствием выраженных гаплогрупп внутри «общей» линии (рис. 21).

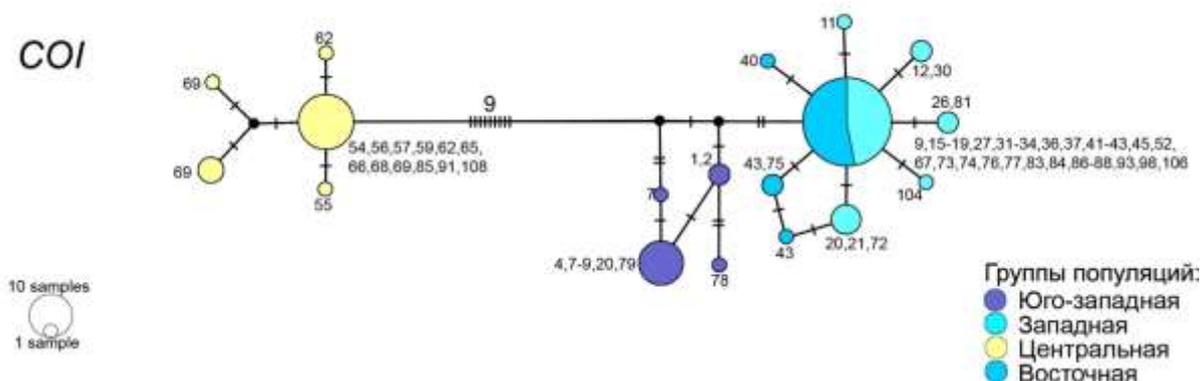


Рис. 21. Сеть гаплотипов *D. lindholmi* на основе анализа *COI*. Номерами обозначены локалитеты (см. рис. 5). Цветом обозначены группы популяций. Диаметр кружков пропорционален размеру выборки..

6.3. Результаты анализа конкатенированных последовательностей митохондриальных маркеров

Использование конкатенированных последовательностей генов *cyt b* и *COI* позволило получить митохондриальную генеалогию с хорошо разрешенными узлами (рис. 22). «Центральная» и «юго-Западная» линии не демонстрируют глубокую структурированность. Напротив, для «общей» линии характерен относительно высокий уровень генетической гетерогенности с хорошо поддержанными субкладами А-Ф.

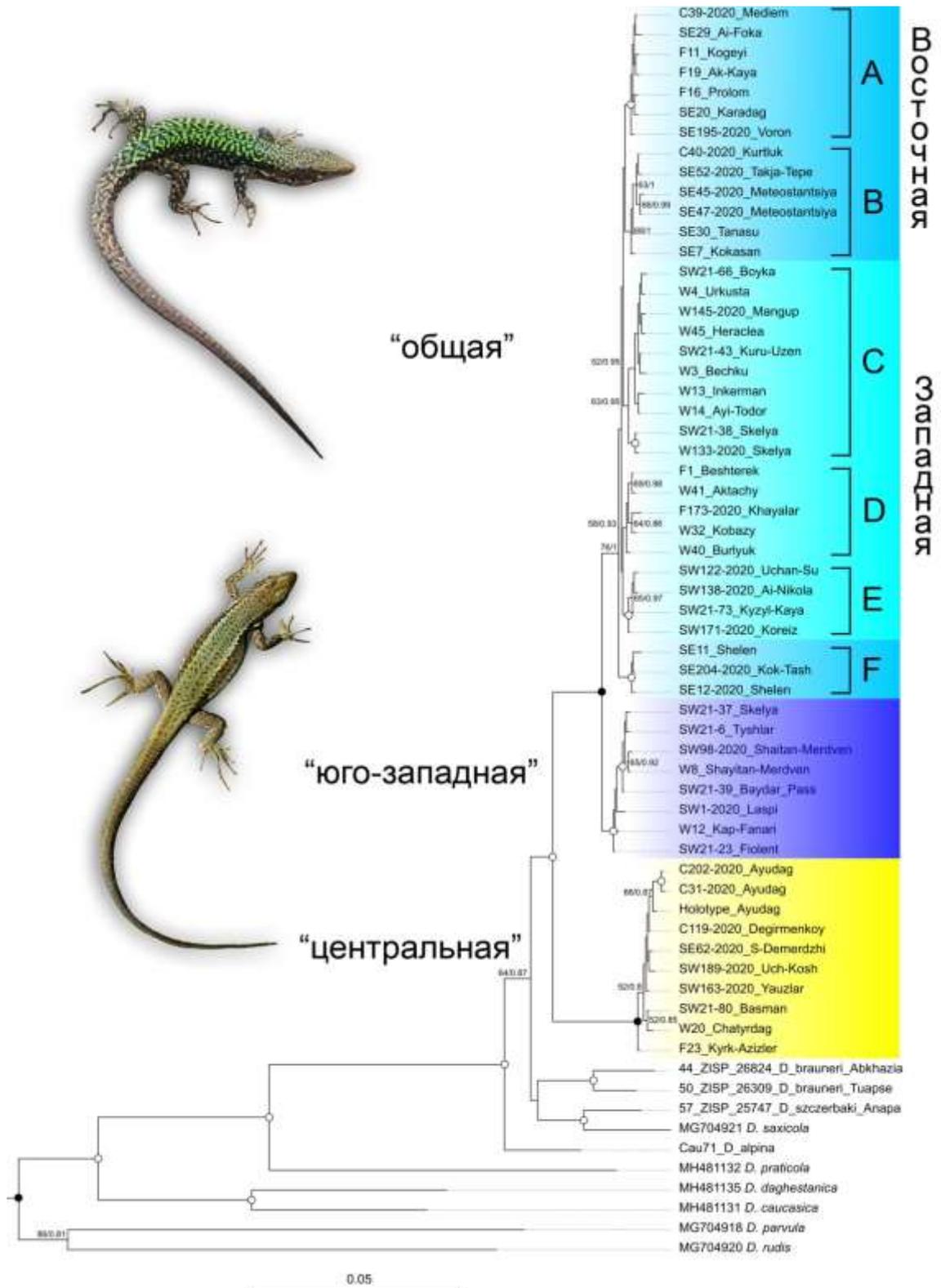


Рис. 22. Дендрограмма филогенетических отношений генетических линий *D. lindholmi* по результатам анализа конкатенированных последовательностей генов мтДНК *cyt b* и *COI* (1742 п.н.). Числа показывают бутстреп-поддержку/апостериорные вероятности; черные точки указывают на поддержку 100/1.0, белые точки – 80–99/0.99. Буквы (А–F) указывают на основные подразделения внутри «общей» линии. Внешняя группа не показана.

Результаты анализа генетического разнообразия (табл. 16) также показали высокий уровень гаплотипического и нуклеотидного разнообразия «общей» линии. Наименьшее значения показателей имеет «юго-западная» линия. Негативные значения тестов на нейтральность, выявленные у всех трех линий, возможно, указывают на быструю демографическую экспансию и/или расширение ареала в прошлом.

Таблица 16. Генетическое разнообразие в *D. lindholmi* по конкатенированным последовательностям *cyt b* и *COI*: n – объем выборки; H – число гаплотипов; h – разнообразие гаплотипов; π – разнообразие нуклеотидов (на сайт); S – общее число полиморфных позиций; k – среднее количество нуклеотидных замен, Fu's F_s – значение F_s -теста, Tajima D – значение теста на нейтральность.

Линия	n	H	$h \pm SD$	$\pi \pm SD$ (%)	S	k	Fu's F_s	Tajima D
«общая»	50	40	0.985±0.009	0.38±0.02	52	6.59	-34.74	-1.49
«юго-западная»	13	9	0.872±0.091	0.13±0.03	10	2.23	-4.77	-1.23
«центральная»	20	15	0.958±0.033	0.18±0.03	19	3.19	-9.96	-1.53

6.4. Результаты анализа гена *βfib* яДНК

Среди четырех исследованных ядерных маркеров максимальные показатели гаплотипического и нуклеотидного разнообразия были получены при анализе гена *βfib* ($h = 0.585$, $\pi = 0.0014$, $n = 232$). Ген *RAG1* имел уровень разнообразия в два раза ниже ($h = 0.230$, $\pi = 0.0003$, $n = 24$). Другие два маркера - *pdg* ($n = 33$) и *pgd-7* ($n = 9$) - не содержали вариаций.

Показатели изменчивости *βfib* , полученные нами, сопоставимы с результатами, отмеченными для иберийской ящерицы *Lacerta schreiberi* ($\pi = 0,002 - 0,006$) (Godinho et al., 2006), итальянской стенной *Podarcis siculus* ($h = 0,63$; $\pi = 0,004$) (Senczuk et al., 2018) и иберийской стенной *P. hispanica* ($\pi = 0,01269$) ящериц (Pinho et al., 2008). Это позволяет использовать данный маркер яДНК при изучении структуры популяций и дифференциации *D. lindholmi*.

Среди 300 полученных последовательностей гена *βfib* из 88 локалитетов обнаружены группирующие замены в двух (240 и 340) позициях,

которые сформировали четыре основных варианта аллелей (ТА, GA, TG, GG), распределенных по выделенным группам популяций *D. lindholmi* с некоторой закономерностью, выражающейся в преобладании одного из вариантов (рис. 23).

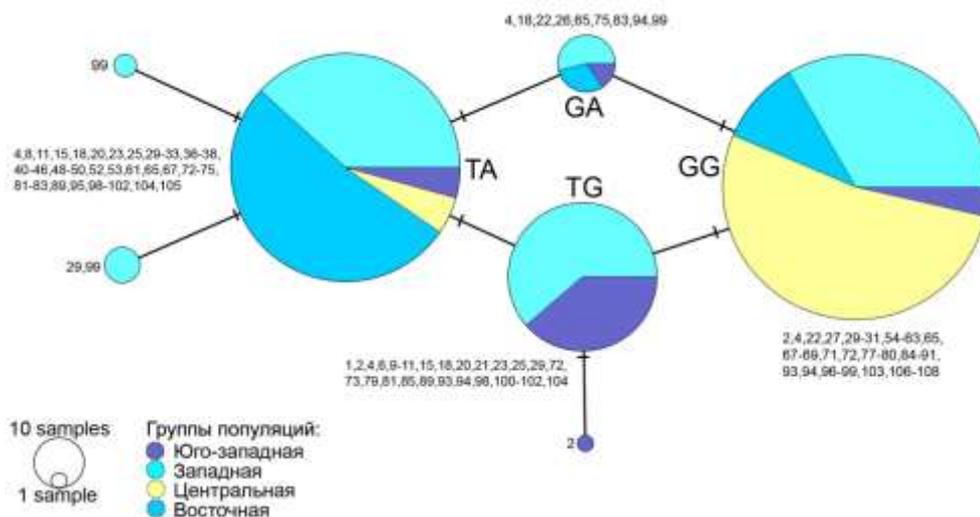


Рис. 23. Сеть гаплотипов (аллелей) гена βfib у *D. lindholmi*. Буквами обозначены варианты аллелей. Диаметр кружков пропорционален размеру выборки.

Географическое распределение аллелей этого ядерного маркера оказалось во многом схоже с таковым для митохондриального (рис. 24).

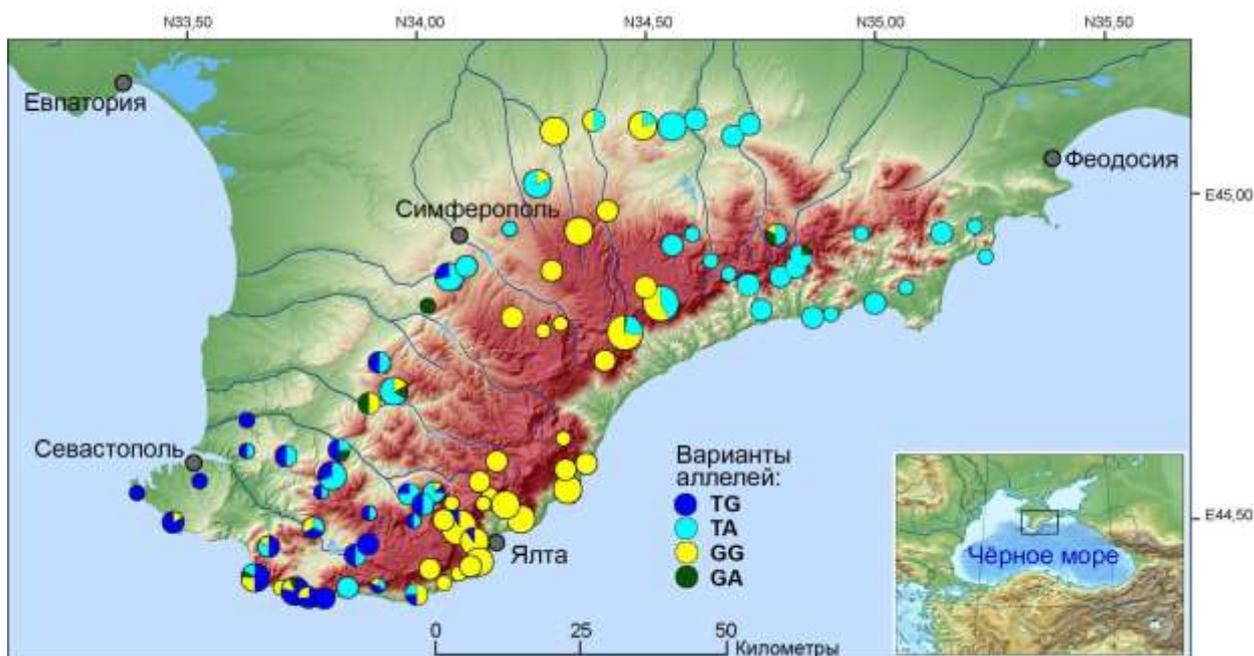


Рис. 24. Распределение гаплогрупп ядерной ДНК *D. lindholmi*. Цветом обозначены варианты аллелей. Размер кружков отражает объем выборки: 1; 2-4; 5-10; 11-24.

Особи - носители аллеля *βfib*, характерного для «центральной» митохондриальной линии, распространены сравнительно узкой полосой, пересекающей Крымские горы от их северного края до моря. Наибольшее разнообразие аллелей ядерного маркера сосредоточено в западной части ареала, здесь же чаще встречаются гетерозиготные экземпляры (24% локалитетов).

6.5. Анализ генетической изменчивости популяций с использованием ядерных SNPs

UPGMA-дендрограмма на основе 237 SNPs выявила разделение выборки на два поддержанных кластера, один из которых включает всех генотипированных особей «центральной» митохондриальной линии и по одной особи из Западной и Восточной групп популяций. Второй кластер включает все прочие экземпляры, среди которых обособлена в отдельный кластер с умеренной поддержкой Восточная группа (рис. 25А). Анализ главных компонент по тому же набору данных выявил ходную с UPGMA кластеризацию генотипов с разделением Центральной группы от всех прочих по первой оси, объясняющей 32.2% изменчивости, и расхождение Восточной группы от Западной и Юго-западной по второй оси, объясняющей 10.2% изменчивости (рис. 25Б). Таким образом, данные анализы поддерживают разделение «общей» митохондриальной линии на две группы обособленных популяций, но не поддерживают обособление Юго-западной группы от Западной на уровне частот аллелей ядерных SNPs.

Байесовский анализ генетической структуры в STRUCTURE при определении оптимального количества кластеров (K) по методу Эванно (DeltaK) выявил два кластера (K = 2) (рис. 26), один из которых соответствовал популяциям Центральной группы, другой – всем остальным популяциям, при этом в популяциях южного склона Главной гряды выявлены особи со значительным смешением аллелей двух кластеров (рис. 27А).

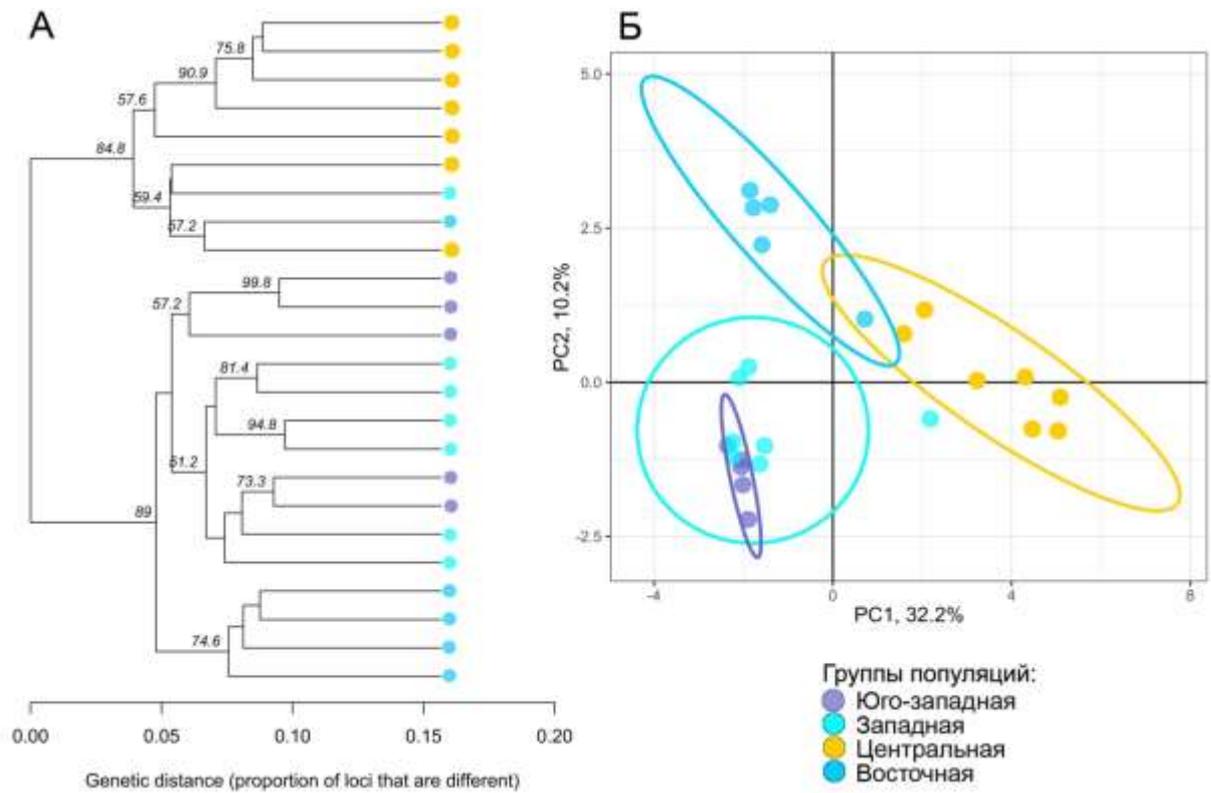


Рис. 25. UPGMA-дендрогамма генетических дистанций (А) и анализ главных компонент (Б) ящерицы Линдгольма *D. lindholmi* по 237 SNPs. Цвета соответствуют группам популяций.

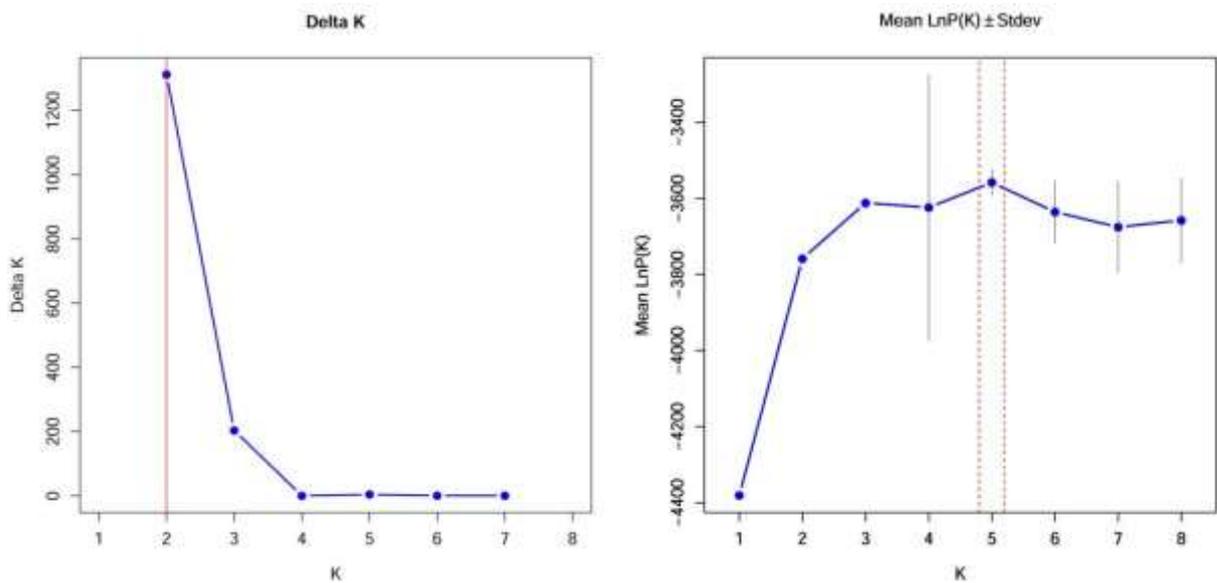


Рис. 26. Оценка оптимального количества кластеров среди 24 экземпляров ящерицы Линдгольма, полученная с помощью метода с помощью метода DeltaK (слева) и с использованием функции максимального правдоподобия ($L(K)$) (справа).

При оценке с использованием функции максимального правдоподобия ($L(K)$) оптимальное количество кластеров равно пяти (рис. 26, 27Б).

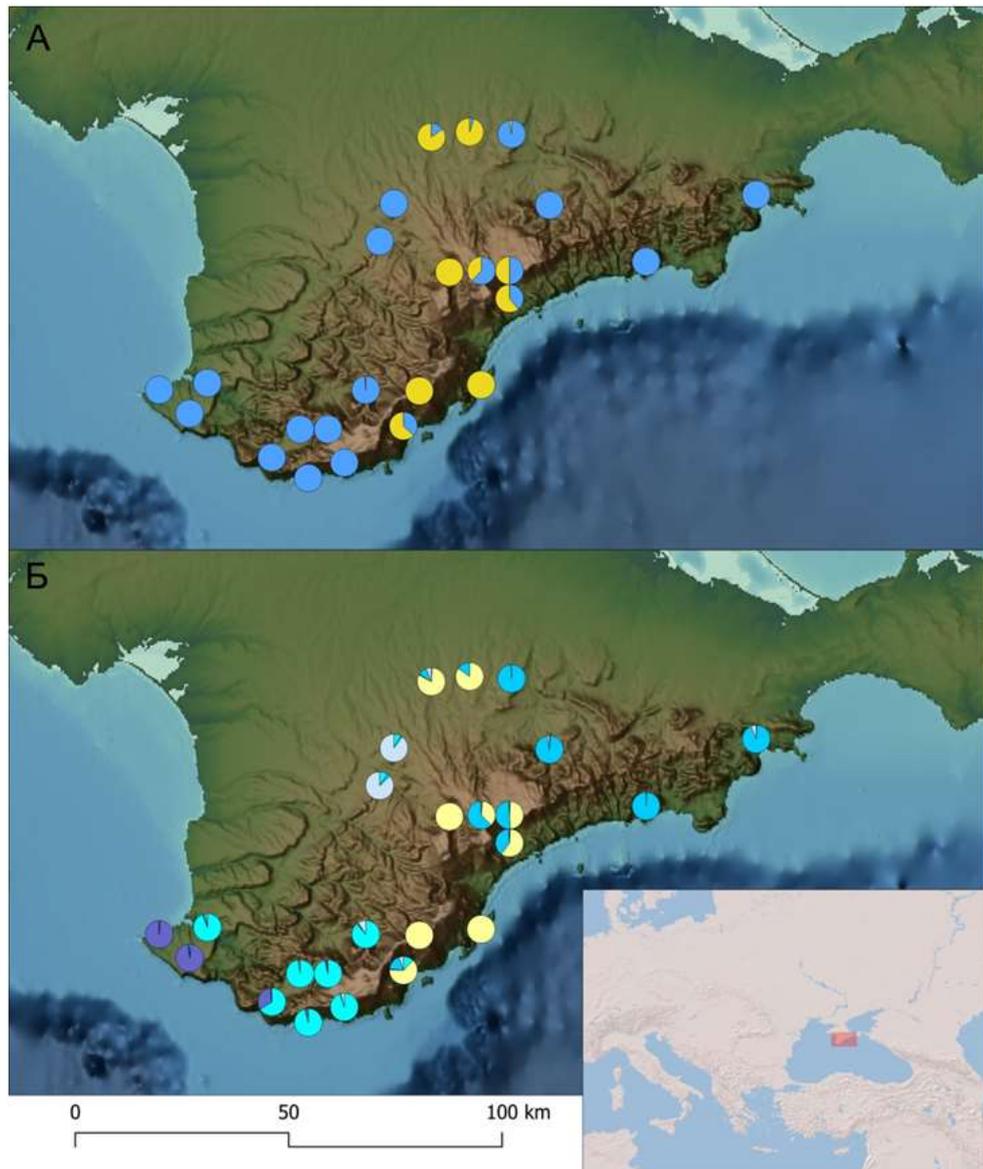


Рис. 27. Результаты Байесовской кластеризации в STRUCTURE для $K = 2$ (А) и $K = 5$ (Б) на основании анализа 178 SNPs. Каждая круговая диаграмма соответствует одной особи, цвет соответствует предполагаемым кластерам.

Восточная группа обособляется в отдельный кластер, выборки из западной части ареала формируют три кластера – юго-западное побережье (соответствует Юго-западной группе), западная часть Главной гряды и северо-западное предгорье. Последние два кластера входят в выделенную ранее Западную группу популяций. При $K = 5$ заметное смешение частот аллелей между кластерами наблюдается между Центральной и Восточной группами в зоне соприкосновения их ареалов, что позволяет предположить наличие ограниченного потока генов между ними.

Показатели генетического разнообразия выделенных групп популяций близки и не имеют значимых отличий (табл. 17). Значения F_{IS} близкие к нулю указывают на отсутствие выраженного ин- или аутбридинга в популяциях.

Таблица 17. Показатели генетического разнообразия обособленных групп популяций ящерицы Линдгольма, основанные на анализе 237 SNPs.

Группа	Private	Pol.Sites	Pol.Sites, %	Но	Не	π	F_{IS}
Центральная	9	184	77.6	0.331±0.021	0.283±0.012	0.304±0.013	-0.027
Западная	4	195	82.3	0.290±0.020	0.262±0.011	0.282±0.012	0.037
Восточная	4	155	65.4	0.275±0.022	0.240±0.013	0.267±0.014	0.006
Юго-западная	15	152	64.1	0.311±0.023	0.253±0.014	0.281±0.015	-0.047

Private – число уникальных аллелей, Pol.Sites – число полиморфных сайтов, Pol.Sites,% – процент полиморфных сайтов, Но и Не – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, π – разнообразие нуклеотидов, F_{IS} – индекс фиксации.

Попарные значения F_{ST} между четырьмя группами сравнения варьировали в значительном диапазоне от 0.06 до 0.31 (рис. 28). Наименьший уровень дифференциации обнаружен между Юго-западной и Западной группами. Наиболее обособлена от остальных Центральная группа (0.25–0.31), что указывает на ее значительную изоляцию от остальных популяций.

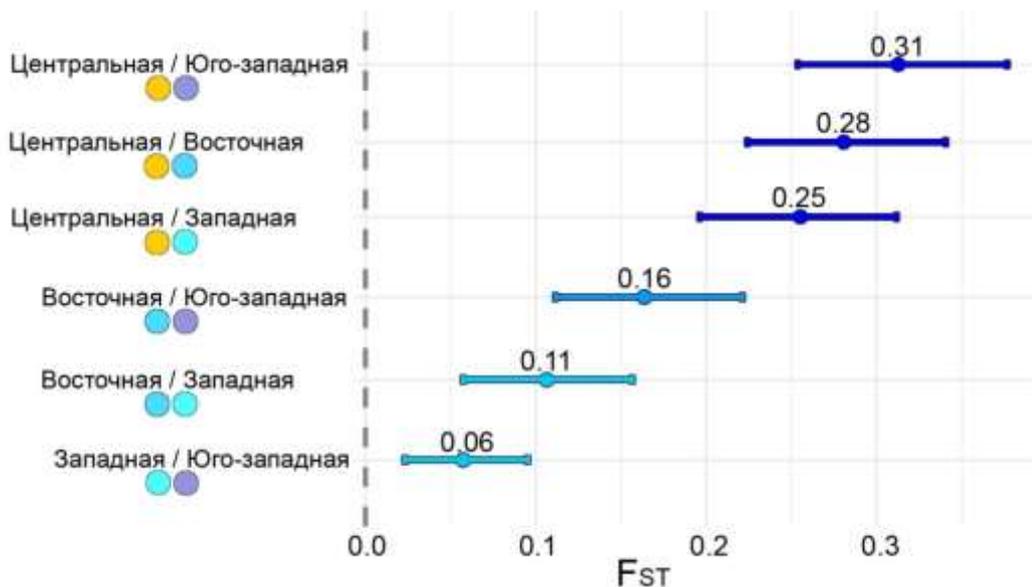


Рис. 28. График попарных значений F_{ST} Райха-Паттерсона с 95% доверительными интервалами между группами популяций ящерицы Линдгольма.

Глава 7. ВРЕМЯ ДИВЕРГЕНЦИИ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА

Среднее (а также интервал 95% HPD) расчетное время дивергенции внутри комплекса *D. saxicola* и основных линий внутри *D. lindholmi* представлено на рисунке 29. Предковый для *D. lindholmi* вид, несомненно, колонизовал Крым с Западного Кавказа (Ryabinin et al., 1996; Doronin et al., 2013; Kukushkin et al., 2021). Это событие логично связывать с мощными (до 500 м) морскими регрессиями в позднем плиоцене или раннем плейстоцене (Лаврищев и др., 2011), обусловившими возникновение сухопутного соединения между Крымом и Кавказом (Krijgsman et al., 2019).

Дивергенция *D. lindholmi* от других видов рода оценивается в 2.1 млн. лет назад (95% HPD: 2.7–1.6 млн. лет назад), что хронологически соотносится с Великой Акчагыльской трансгрессией – 2.7 (2.5)–1.9 млн. лет назад (Мейснер, 2010; Van Baak et al., 2019). Во время плиоценово-плейстоценового перехода (акчагыльская эпоха, 3.6–1.8 млн. лет назад) Черное море и Каспийско-Азовский морской бассейн были разделены сушей, расположенной примерно в районе Керчи, Тамани или южнее (Лаврищев и др., 2011; Krijgsman et al., 2019). Существование этого гипотетического коридора может быть причиной высокого сходства биоты Крыма и северо-западного Кавказа (Новосад, 1992). Мы предполагаем, что изоляция *D. lindholmi* связана с исчезновением этого сухопутного моста, что соответствует предполагаемому нами времени расхождения *D. lindholmi* с другими видами комплекса *D. saxicola*. Процесс видообразования происходил в островных условиях – на фоне интенсивного вертикального роста Крымского горного поднятия и сокращения его площади вследствие погружения части плиоценовой суши ниже уровня моря (Муратов, 1973; Nikishin et al., 2006; Stovba et al., 2020; Xing, Spiess, 2022).

Данный период отмечен существенным похолоданием климата и изменением флористического состава растительности Причерноморского

региона (Зубаков, 1990; Писарева и др., 2019; Van Baak et al., 2019; Sirenko, 2021).

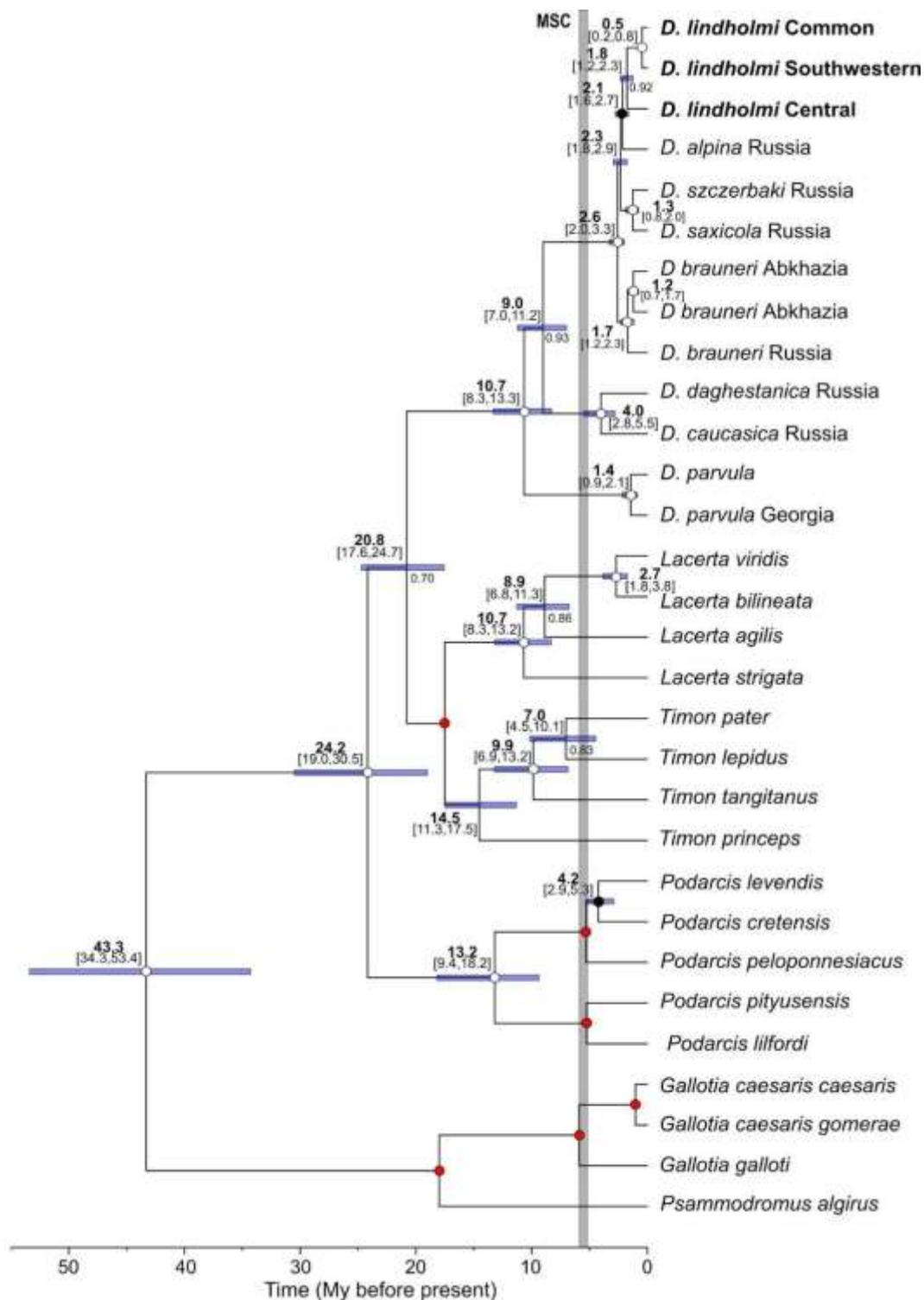


Рис. 29. Хронограмма основных событий дивергенции *D. lindholmi*, с доверительными интервалами (95%) оценок времени расхождения. Вертикальная серая линия обозначает Мессинский кризис солёности (MSC; 5.9–5.3 млн лет назад). Красные круги в узлах обозначают использованные точки калибровки, белые круги обозначают апостериорные вероятности выше 0.95, а черные круги обозначают вынужденно монофилетичных группы таксонов.

Обособление Центральной группы произошло в раннем плейстоцене – 1.8 млн. лет назад (95% НРД: 2.3–1.2 млн. лет назад), по-видимому, после распада ареала предковой формы вследствие ландшафтных перестроек и связанных с ними изменений биотопов на фоне интенсивного воздымания Крымского поднятия и прогрессирующего иссушения климата (Никишин и др., 2006; Зеленков, 2023). Кроме того, в акчагыльскую эпоху произошло мощное, быстрое тектоническое погружение Черноморской котловины, сопровождавшееся погружением периферийных частей окружающих горных систем. Погружение южного «крыла» Крымского орогена ниже уровня моря привело к возникновению изолированных участков суши, подобных прибрежным островам и полуостровам со сложными береговыми линиями (Шалимов, 1966; Stovba et al., 2020). Известно, что влияние колебаний уровня моря, а также создание сухопутных мостов между различными массивами суши определили генетическую структуризацию и у других видов ящериц (Podnar et al., 2004; Salvi et al., 2017, Senczuk et al., 2017, Bernardo et al., 2019). Давность дивергенции Центральной группы позволяет предполагать её таксономическую самостоятельность. Генетическая однородность Центральной группы популяций позволяет нам предположить, что она сохранилась в пределах географически ограниченной области Крымских гор или, в качестве альтернативы, утратила свое генетическое разнообразие из-за вымирания местных популяций. Часть ареала предковой формы вероятно оказалась географически обособленной в рефугиуме, вероятно расположенном в Салгирской эрозионно-тектонической депрессии в срединной части Крымских гор, между нагорьями Чатырдаг и Долгоруковская яйла

Разделение Юго-западной и Общей групп произошло 0.5 млн. лет назад (95% НРД: 0.2–0.8 млн. лет назад), что могло быть связано со значительным похолоданием в среднем–позднем плейстоцене (Sirenko, 2019). Наиболее близкие предковые гаплотипы *D. lindholmi*, представленные Юго-западной группой, вероятно, сохранились на крайнем юге Крыма (потенциальный

рефугиум), где влияние климатических колебаний было менее выражено (Писарева и др., 2019; Gerasimenko 2007, 2011). Последующая дивергенция популяций *D. lindholmi* могла соответствовать ландшафтным и климатическим изменениям или дифференциации ниш. В целом, вышеупомянутые события подтверждают наши данные о расхождении в обнаруженных основных линиях *D. lindholmi*. С другой стороны, «общая» линия и Юго-западная группа могут просто представлять географически структурированное разнообразие в пределах одной популяции, которая никогда не делилась на аллопатрические области викариантности, но подвергалась пространственно-ограниченному потоку генов из-за изоляции расстоянием и фрагментации среды обитания. Наблюдаемая структура «Общей» линии может быть результатом быстрой постледниковой повторной колонизации горных территорий из нескольких рефугиумов, расположенных на южном макросклоне Крымских гор. Звездообразный рисунок в сети гаплотипов, а также тесты на нейтральность указывают на прошлые события расселения «общей» линии, возможно, связанные с изменениями уровня моря в среднем голоцене, позднее 8,5 тыс. лет назад (см. Lericolais et al. 2010).

Современные ареалы сформировались после последнего оледенения в результате экспансии вида на фоне потепления климата и формирования современной береговой линии Крыма.

ВЫВОДЫ

1. Анализ генетической дифференциации *D. lindholmi* показал, что вид представлен тремя парапатрическими линиями митохондриальной ДНК: «юго-западной», «центральной» и «общей» (разделенной на две обособленные группы популяций – Западную и Восточную), ареалы которых разделены территориями, непригодными для обитания скальных ящериц. Для проведения скрининговых исследований выборки разработана тест-система, основанная на методе ПЦР-ПДРФ.

2. Сопоставление экологических характеристик местообитаний и встречаемости в них генетически обособленных групп популяций показало выраженную дифференциацию их биотопических предпочтений. Ящерицы Центральной группы более мезофильны, тяготеют к высокой и лесистой части Крымских гор с развитой речной сетью и почти не заходят в предгорья, в то время как ящерицы Западной, Юго-западной и Восточной групп могут заселять более сухие и открытые биотопы, что обуславливает их широкое распространение в засушливых предгорных и прибрежных районах.

3. Выявлены ведущие биоклиматические факторы (температурная сезонность, среднесуточная амплитуда температуры, средняя температура наиболее сухого сезона), определяющие распространение генетически обособленных групп популяций, каждая из которых предпочитает набор слабо перекрывающихся климатических условий.

4. Данные SNP-генотипирования показали генетическую обособленность четырех групп популяций с ограниченным потоком генов между ними. Популяции, обитающие в средней части Крымских гор и относящиеся к Центральной группе, значительно дифференцированы по всем использованным генетическим маркерам от остальных групп популяций, что предполагает их таксономическую самостоятельность.

5. Расхождение *D. lindholmi* с другими видами комплекса *D. saxicola* 1.6–2.7 млн. лет назад и обособление «центральной» линии 1.2–2.3 млн. лет назад может быть связано с изоляцией Крымской суши в раннем плейстоцене, дифференциацией ландшафтов Крымского поднятия на фоне интенсивного орогенеза и аридизации климата, увеличением разнообразия экотопов. Низкий уровень генетических различий между «общей» и «юго-западной» линиями предполагает их расхождение 0.2–0.8 млн. лет назад, обусловленное климатическими колебаниями среднего или позднего плейстоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрусов Н.И. Палеогеографические карты Черноморской области и верхнемиоценовую, плиоценовую и послетретичную эпохи // Бюллетень МОИП. 1926. Т.4. №3–4. С.183–188.
2. Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы / Л.Г. Апостолов, А.И. Дулицкий, А.В. Боков и др. (ред.). Вопросы развития Крыма. Вып. 11. Симферополь : СОНАТ, 1999. 180 с.
3. Боков В.А. Пространственная модель зональных ландшафтов Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия Географические науки. 2004. Т. 17(56). №4. С.3–10.
4. Боркин Л.Я., Даревский И.С. Список амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий. Сборник научных трудов. М.: Центральная научноисследовательская лаборатория охотничьего хозяйства и заповедников Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР. 1987. С. 128–141.
5. Вахрушев Б.А., Амеличев Г.Н. К вопросу о возможности оледенения Крымских гор // Физическая география и геоморфология. 2001. Т. 40. №. 1. С. 139–153.
6. Ведь И.П. Климатический атлас Крыма. Симферополь: Таврия-Плюс, 2000. 120 с.
7. Воинственский М.А. Некоторые данные по зоогеографии и четвертичной истории орнитофауны Крыма // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. №. 1732. С. 724–726.
8. Вульф Е.В. Историческая география растений. История флор Земного шара. Москва, Ленинград : Акад. наук СССР, 1944. 546 с.
9. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1 000 000 (третье поколение). Серия Скифская. Лист К-37 (Сочи), К-38

- (Махачкала), К-39. Объяснительная записка / В.А. Лаврищев и др. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2011. 431 с.
10. Громов И.М. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма // Труды Комиссии по изучению четвертичного периода. 1961. Т. 17. С. 186.
 11. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Л. : Наука, 1967. 214 с.
 12. Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана): Институт ботаники им. Н.Г Холодного. Киев : Наукова думка, 1992. 256 с.
 13. Біотопи Гірського Криму / ред. Я. П. Дідух. Київ : ТОВ «НВП Інтерсервіс», 2016. 292 с.
 14. Добрынин Б.Ф. К геоморфологии Крыма // Землеведение, 1922. Кн. 1/2. С. 78–92.
 15. Доронин И.В. Использование геоинформационных систем для анализа распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* (Sauria: Lacertidae) // Современная герпетология. 2012. Т. 12. вып. 3/4. С. 91–122.
 16. Доронин И.В., Туниев Б.С., Кукушкин О.В. Дифференциация и систематика скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* (Reptilia, Lacertidae) по данным морфологического и молекулярного анализов // Труды Зоологического института Российской академии наук. 2013. Т. 317, № 1. С. 54–84.
 17. Доронин И.В., Доронина М.А. Обзор типовых экземпляров ящериц (Sauria: Lacertidae), описанных Георгием Федоровичем Суховым // Труды Зоологического института РАН. 2020. Т. 324. №. 4. С. 506– 24.
 18. Ена В.Г., Ена Ал.В., Ена Ан.В. Заповедные ландшафты Тавриды. Симферополь: Бизнес-Информ, 2004. 424 с.
 19. Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь: Н. Оріанда, 2012. 232 с

- 20.Зубаков В.А. Глобальные климатические события неогена. Гидрометеиздат, 1990. 223 с.
- 21.Зубарев В. Историческая география Северного Причерноморья по данным античной письменной традиции. М.: Языки славянской культуры, 2005. 504 с.
- 22.Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*) // Труды Зоологического института РАН. 2004. Т. 302. С. 108.
- 23.Котенко Т.И. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». 2010. №. 1. С. 171–224.
- 24.Кукушкин О.В., Ермаков О.А., Иванов А.Ю., Доронин И.В., Свириденко Е.Ю., Симонов Е.П., Блохин И.Г. 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.
- 25.Кукушкин О.В., Доронин И.В., Туниев Б.С., Ананьева Н.Б., Доронина М.А. Интродукция земноводных и пресмыкающихся на Кавказе и в Крыму: общий обзор и некоторые факты // Современная герпетология. 2017. Т. 17, вып. 3/4. С. 157–197
- 26.Кукушкин О.В. Сезонная активность и сроки появления сеголеток настоящих ящериц (Sauria, Lacertidae) Карадагского заповедника в Крыму и их связь с климатическими параметрами // Современная герпетология. 2024. Т. 24. Вып. 3/4. С. 1–18.
- 27.Кукушкин О.В., Турбанов И.С., Горелов Р.А., Трофимов А.Г. О границах ареала Ящерицы Линдгольма *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae) // Современная герпетология. 2021. №3–4. С. 101–122.

28. Куприянова Л.А., Одиерна Г. Перспективный подход к проблеме стабильности кариотипа: структура хромосом двуполых и однополых видов ящериц семейства Lacertidae (алло-симпатрическое и сетчатое видообразование) // Эволюционная биология: Материалы II Международной конференции «Проблема вида и видообразования». Томск: Томский государственный университет. 2002. Т. 2. С. 238–254.
29. Луконина С.А. Поиск генетических маркеров для изучения структуры популяций и дифференциации ящерицы Линдгольма, эндемика Крыма // Биологическое разнообразие природных и антропогенных ландшафтов: изучение и охрана. 2021. С. 335–337.
30. Луконина С.А., Ермаков О.А. ПЦР-ПДРФ идентификация митохондриальных линий ящерицы Линдгольма *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. №. 1 (37). С. 85–90.
31. Луконина С.А., Смирнов Д.Г., Ермаков О.А., Кукушкин О.В. Биотопическая дифференциация генетических линий ящерицы Линдгольма *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. №. 9(4). DOI:10.21685/2500-0578-2024-4-4
32. Мейснер А.Л. Геологическое строение и перспективы нефтегазоносности Туапсинского прогиба и вала Шатского: Дис. канд. геол.-мин. наук. 2010.
33. Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. Физическая география СССР. М. : Мысль, 1976. 448 с.
34. Муратов М.В. Руководство по учебной геологической практике в Крыму: Геология крымского полуострова. Недра, 1973. 192 с.
35. Муратов М.В. Краткий очерк геологического строения Крымского полуострова. Государственное научно-техническое издательство литературы по геологии и охране недр, 1960. 217 с.
36. Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация,

- генезис, перспективы рационального использования и охраны). Киев : Наукова думка, 1992. 277 с.
37. Освальд Ф.К. истории тектонического развития Армянского нагорья. Пер. АИ Шишкиной, с предисловием, примечаниями и дополнениями В.В. Богачева. Записки Кавказского отдела Императорского Русского географического общества. Кн. XXIX, 1915. 78 с.
38. Парамонов С.Я. Происхождение фауны и флоры Крыма // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23. №. 1035. С. 2500–2503.
39. Писарева В.В., Фаустова М.А., Зюганова И.С., Карпухина Н.В., Захаров А.Л., Константинов Е.А., Семенов В.В., Курбанов Р.Н. Изменения ландшафтно-климатической обстановки Восточной Европы в раннем плейстоцене // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2019. Т. 27. №4. С. 93–116.
40. Писарева В.В., Судакова Н.Г., Зюганова И.С., Карпухина Н.В., Захаров А.Л. Дискуссионные проблемы стратиграфии среднего неоплейстоцена центрального региона Восточно-Европейской равнины. Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. 2019. Т. 77 С. 49–85.
41. Плащев А.В., Чекмарев В.А. Гидрография СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1967. 287 с.
42. Подгорецкий П.Д. Крым. Природа. Справочное издание. Симферополь: Таврия, 1988. 191 с.
43. Пузанов И.И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Ч. 3. Состав, распределение и генезис Крымской малакофауны // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1927. Т. 36. С. 221–282.
44. Пузанов И.И. Своеобразие фауны Крыма и ее происхождение // Уч. записки Горьковского государственного университета. 1949. Вып. 14. С. 5–32.
45. Пчелинцев В.Ф. Образование Крымских гор. М. Л.: АН СССР, 1962. 87 с.
46. Ратников В.Ю. Чешуйчатые пресмыкающиеся из верхнеплейстоценовых отложений пещеры Эмине-Баир-Хосар в

- Крым // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 г.). Под ред. Турбанова И.С., к.б.н. Марина И.Н., к.б.н. Гонгальского К.Б. // Кострома : Костромской печатный дом, 2015. С. 64.
47. Рудых И.А., Гречко В.В., Чобану Д.Г., Крамеров Д.А., Даревский И.С. Вариабельность сайтов рестрикции сателлитной ДНК как молекулярная основа метода таксопринта (на примере скальных ящериц Кавказа) // Генетика. 2002. Т. 38. № 8. С. 1110–1114.
48. Семенов А. Несколько соображений о прошлом фауны и флоры Крыма по поводу нахождения там горной куропатки (*Caccabis chukar* G.R. Gray) // Записки Императорской Академии наук по физико-математическому отделению. 1899. Т. 8. № 6. С. 3–19.
49. Титар В.М. Аналіз ареалів у видів: підхід, заснований на моделюванні екологічної ніші // Вестник зоологии. 2011. № 25. С. 96.
50. Шалимов А.И. Новая тектоническая схема Крыма и связь складчатых сооружений Горного Крыма и северо-западного Кавказа. Строение Черноморской впадины. М. : Наука, 1966. С. 49–58.
51. Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (Herpetologia Taurica). Киев : Наукова думка, 1966. 240 с.
52. Щербак Н.Н. О систематике скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann Крыма и Северного Кавказа // Зоологический журнал. 1962. Т. 41, вып. 9. С. 1374–1385.
53. Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. V. 25. P. 4692–4693.
54. Andres C., Franke F., Bleidorn C., Bernhard D., Schlegel M. Phylogenetic analysis of the *Lacerta agilis* subspecies complex // Systematics and Biodiversity. 2014. V. 12(1). P. 43–54.

55. Andrews S. FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. Babraham Bioinformatics version. (11), 7. 2010. <https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>.
56. Arribas O.J. Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos. Ph. D. Thesis. Universidad Autónoma de Barcelona. Barcelona, 1997. 353 s.
57. Arribas O.J. 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. 1999. V. 6(1). P. 1–22.
58. Arribas O. The osteology of the lacertid genus *Darevskia* Arribas, 1999 (Squamata, Lacertidae) // Zootaxa. 2024. V. 5510. P. 1–62.
59. Baskakova G.V., Kulyukina N.A., Arzamastseva T.A., Malyshev N.A., Almendinger O.A., Nikishin A.M. Paleogeomorphological Analysis of the Oligocene – Neogene Sediments in the North-Eastern Part of the Black Sea. // Moscow University Geology Bulletin. 2021. V 76(5), P. 508 – 521.
60. Bauer A.M., de Silva A., Greenbaum E., Jackman T. A new species of day gecko from high elevation in Sri Lanka, with a preliminary phylogeny of Sri Lankan *Cnemaspis* (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) // Zoosystematics and Evolution. 2007. V. 83(S1). P. 22–32.
61. Bernardo P.H., Sánchez-Ramírez S., Sánchez-Pacheco S.J., Alvarez-Castaneda S.T., Aguilera-Miller E.F., Mendez-de la Cruz F.R., Murphy R.W. Extreme mito-nuclear discordance in a peninsular lizard: the role of drift, selection, and climate // Heredity. 2019. V. 123(3). P. 359–370.
62. Boria R.A., Olson L.E., Goodman S.M., Anderson R.P. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models // Ecological Modelling. 2014. V. 275. P. 73–77.
63. Brown R.P., Terrasa B., Perez-Mellado V., Castro J.A., Hoskisson P.A., Picornell A., Ramon M.M. Bayesian estimation of post-Messinian divergence

- times in Balearic Island lizards // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2008. V. 48. P. 350–358.
64. Carranza S., Arnold E.N. A review of the geckos of the genus *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Oman based on morphology, mitochondrial and nuclear data, with descriptions of eight new species // *Zootaxa*. 2012. V. 3378. P. 1–95.
65. Catchen J., Hohenlohe P.A., Bassham S., Amores A., Cresko W.A. Stacks: an analysis tool set for population genomics // *Molecular Ecology*. 2013. V. 22. P. 3124–3140.
66. Cernansky A. Earliest world record of green lizards (Lacertilia, Lacertidae) from the Lower Miocene of Central Europe // *Biologia*. 2010. V. 65(4). P. 737–741.
67. Ciobanu D.G., Grechko V.V., Kramerov D.A. A New Subfamily of the Satellite DNA, CLsatIV, of the Lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Laceridae): Structure and Evolution // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2003. V. 392, P. 263–267.
68. Cordova C.E. The Mediterraneanization of Crimea: Physical and cultural processes in landscape transformation // *Méditerranée. Revue géographique des pays méditerranéens*. 2016. V. 126. P. 25–36.
69. Cordova C.E., Gerasimenko N.P., Lehman P.H., Kliukin A.A. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Crimea: Pollen, soils, geomorphology, and geoarchaeology // *The Geological Society of America Special Paper*. 2011. V. 473. P. 133–164.
70. Cox S.C., Carranza S., Brown R.P. Divergence times and colonization of the Canary Islands by *Gallotia* lizards // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2010. V. 56. P. 747–757.
71. Danecek P., Auton A., Abecasis G., Albers C.A., Banks E., DePristo M.A., ..., 1000 Genomes Project Analysis Group. The variant call format and VCFtools // *Bioinformatics*. 2011. V. 27(15). P. 2156–2158.

72. Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. jModelTest 2: more models, new heuristics and high-performance computing // *Nature Methods*. 2012. V. 9(8). P. 772.
73. Doan K., Mackiewicz P., Sandoval-Castellanos E., Stefaniak K., Ridush B., Dalén L., Wegleński P. and Stankovic A. The history of Crimean red deer population and *Cervus* phylogeography in Eurasia // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2018. V. 183(1). P. 208 – 225.
74. Doan K., Niedzialkowska M., Stefaniak K., Sykut M., Jędrzejewska B., Ratajczak-Skrzatek U., ..., Stanković A. Phylogenetics and phylogeography of red deer mtDNA lineages during the last 50 000 years in Eurasia // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2022. V. 194(2), P. 431 – 456.
75. Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., ..., Münkemüller T. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance // *Ecography*. 2013. V. 36 (1). P. 27–46.
76. Drummond A.J., Ho S.Y.W., Phillips M.J., Rambaut A. Relaxed phylogenetics and dating with confidence // *PLoS Biology*. 2006. V. 4(5). P. 699–710.
77. Drummond A.J., Rambaut A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees // *BMC Evolutionary Biology*. 2007. V. 7. P. 1–8.
78. Dufresnes C, Litvinchuk S.N., Leuenberger J., Ghali K., Zinenko O., Stöck M., Perrin N. Evolutionary melting pots: a biodiversity hotspot shaped by ring diversifications around the Black Sea in the Eastern tree frog (*Hyla orientalis*) // *Molecular Ecology*. 2016. V. 25(17). P. 4285–4300.
79. Elith J. Quantitative methods for modeling species habitat: Comparative performance and an application to Australian plants // *Quantitative methods for conservation biology* / ed. by S. Ferson, M. Burgman. 2002. P. 39–58.
80. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. V. 17. P. 43–57.

81. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study // *Molecular Ecology*. 2005. V. 14. P. 2611–2620.
82. Ewels P., Magnusson M., Lundin S., Kaller M. MultiQC: summarize analysis results for multiple tools and samples in a single report // *Bioinformatics*. 2016. V. 32. P. 3047–3048.
83. Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2017. V. 37(12). P. 4302–4315.
84. Fielding A.H., Bell J.F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence absence models // *Environmental Conservation*. 1997. V. 24(1). P. 38–49.
85. Fritz U., Ayaz D., Hundsdörfer A.K., Kotenko T., Guicking D., Wink M., Tok C. V., Çiçek K., Buschbom J. Mitochondrial diversity of European pond turtles (*Emys orbicularis*) in Anatolia and the Ponto-Caspian Region: multiple old refuges, hotspot of extant diversification and critically endangered endemics // *Organisms Diversity and Evolution*. 2009. V. 9(2). P. 100–114.
86. Fu Y. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // *Genetics*. 1997. V. 147. P. 915–925.
87. Garrison E., Marth G. Haplotype-based variant detection from short-read sequencing // *arXiv preprint arXiv*. 2012. V. 1207. 3907.
88. Gerasimenko N.P., Bezusko L.G., Avdieienko Yu.L., Yanevich A.A. Late Glacial and Holocene vegetational and climate changes and their impact on material cultures in the Crimean Mountains (founded on pollen data from cave deposits) // *Quaternary International*. 2022. V. 632. P. 139–153.
89. Gerasimenko N. Environmental changes in the Crimean mountains during the Last Interglacial–middle pleniglacial as recorded by pollen and lithopedology // *Quaternary International*. 2007. V. 164. P. 207–220.
90. Gerasimenko N.P. Climatic and environmental oscillations in southeastern Ukraine from 30 to 10 ka, inferred from pollen and lithopedology // *Geology*

- and geoarchaeology of the Black Sea region: beyond the Flood hypothesis. *Special Papers of Geological Society of America*. 2011. V. 473. P. 117–132.
91. Godinho R., Mendonca B., Crespo E.G., Ferrand N. Genealogy of the nuclear β -fibrinogen locus in a highly structured lizard species: comparison with mtDNA and evidence for intragenic recombination in the hybrid zone // *Heredity*. 2006. V. 96. P. 454–63.
92. Gorobets L., Kovalchuk O., Ridush B. One or two: how many species of the genus *Pyrrhocorax* (Passeriformes, Corvidae) inhabited the Crimea during the Late Pleistocene? // *Zoodiversity*. 2023. V. 57(2). P. 151–170.
93. Gosselin T. assigner: Assignment analysis with GBS/RAD Data using R (version 0.5.6). 2019.
94. Grechko V.V., Ciobanu D.G., Darevsky I.S., Kosushkin S.A., Kramerov D.A. Molecular evolution of satellite DNA repeats and speciation of lizards of the genus *Darevskia* (Sauria: Lacertiae) // *Genome*. 2006. V. 49(10). P. 1297 – 1307.
95. Guillou H., Carracedo J.C., Torrado F.P., Badiola E.R. K-Ar ages and magnetic stratigraphy of a hotspot-induced, fast grown oceanic island: El Hierro, Canary Islands // *Journal of Volcanology and Geothermal Research*. 1996. V. 73. P. 141–155.
96. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Symposium Series*. 1999. V. 41. P. 95–98.
97. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4(1). 9pp.
98. Hudson R.R., Slatkin M., Maddison W.P. Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data // *Genetics*. 1992. V. 132(2). P. 583–589.
99. Jablonski D., Kukushkin O.V., Avcı A., Bunyatova S., Kumlutaş Y., Ilgaz Ç., Polyakova E., Shiryaev K., Tuniyev B., Jandzik D. The biogeography of *Elaphe*

- sauromates* (Pallas, 1814), with a description of a new rat snake species // PeerJ. 2019. V. 7. e6944.
100. Jablonski D., Mebert K., Masroor R., Simonov E., Kukushkin O., Abduraupov T., Hofmann S. The Silk roads: Phylogeography of Central Asian dice snakes (Serpentes: Natricidae) shaped by rivers in deserts and mountain valleys // Current Zoology. 2024. V. 70. P. 150–162.
101. Jablonski D., Ribeiro-Júnior M. A., Meiri S., Maza E., Kukushkin O. V., Chirikova M., Pirosová A., Jelić D., Mikuliček P., Jandzik D. Morphological and genetic differentiation in the anguid lizard *Pseudopus apodus* supports the existence of an endemic subspecies in the Levant // Vertebrate Zoology. 2021. V. 71. P. 175–200.
102. Jandzik D., Jablonski D., Zinenko O., Kukushkin O. V., Moravec J., Gvoždík V. Pleistocene extinctions and recent expansions in an anguid lizard of the genus *Pseudopus* // Zoologica Scripta. 2018. V. 47(1). P. 21–32.
103. Joger U., Fritz U., Guicking D., Kalyabina-Hauf S., Nagy Z. T., Wink M. Phylogeography of western Palearctic reptiles – Spatial and temporal speciation patterns // Zoologischer Anzeiger. 2007. V. 246. P. 293–313.
104. Jombart T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers // Bioinformatics. 2008. V. 24. P. 1403–1405.
105. Jombart T., Ahmed I. adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data // Bioinformatics. 2011. V. 27. P. 3070–3071.
106. Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F., von Haeseler A. Jermin L.S. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nature Methods. 2017. V.14. P. 587–589.
107. Kalyabina-Hauf S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B., Joger U., Kotenko T.I., Wink M. Reevaluation of the status of *Lacerta agilis tauridica* Suchov, 1926 // Russian Journal of Herpetology. 2004. V. 11(1). P. 65–72.
108. Kamvar Z.N., Brooks J.C., Grünwald N.J. Novel R tools for analysis of genomewide population genetic data with emphasis on clonality // Frontiers in Genetics. 2015. V. 6. P. 208.

109. Kamvar Z.N., Tabima J.F., Grünwald N.J. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction // PeerJ. 2014. V. 2. e281.
110. Kehlmaier C., Zinenko O., Fritz U. The enigmatic Crimean green lizard (*Lacerta viridis magnifica*) is extinct but not valid: Mitogenomics of a 120-year-old museum specimen reveals historical introduction // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2020. V. 58(1). P. 303–307.
111. Khan M. A., Jablonski D., Nadee, M.S., Masroor R., Kehlmaier C., Spitzweg C., Fritz U. Molecular phylogeny of *Eremias* spp. from Pakistan contributes to a better understanding of the diversity of racerunners // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2021. V. 59(2). P. 466–483.
112. Korábek O., Balashov I., Neiber M.T., Walther F., Hausdorf B. The Caucasus is neither a cradle nor a museum of diversity of the land snail genus *Helix* (Gastropoda, Stylommatophora, Helicidae), while Crimea is home to an ancient lineage // Zoosystematics and Evolution. 2023. V. 99(2). P. 535–543.
113. Kotsakiozi P., Jablonski D., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Avcı A., Meiri S., Itescu Y., Kukushkin O., Gvoždík V., Scillitani G., Roussos S. A., Jandzik D., Kasapidis P., Lymberakis P., Poulakakis N. Multilocus phylogeny and coalescent species delimitation in Kotschy's gecko, *Mediodactylus kotschy*: Hidden diversity and cryptic species // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2018. V. 125. P. 177–187.
114. Kovalchuk O., Rekovets L., Tsvelykh A., Yanenko V., Manko V. and Tajkova S. Living in a time of change: Late Pleistocene/Holocene transitional vertebrate fauna of Grot Skeliastyi (Crimea, Ukraine) // Historical Biology. 2021. V. 33(10). P. 2074–2084.
115. Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T., Lazarev S., Danukalova G., Van Baak C.G.C., Agustí J., Alçiçek M.C., Aliyeva E., Bista D., Bruch A., Büyükmeriç Y., Bukhsianidze M., Flecker R., Frolov P., Hoyle T.M., Jorissen

- E.L., Kirscher U., Koriche S.A., Kroonenberg S.B., Lordkipanidze D., Oms O., Rausch L., Singarayer J., Stoica M., van de Velde S., Titov V.V., Wesselingh F.P. Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution // *Earth-Science Reviews*. 2019. V.188. P. 1–40.
116. Kukushkin O., Ermakov O., Gherghel I., Lukonina S., Doronin I., Svinin A., Simonov E., Jablonski D. The mitochondrial phylogeography of the Crimean endemic lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae): hidden diversity in an isolated mountain system // *Vertebrate Zoology*. 2021. V.71. P. 559–576.
117. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0. // *Molecular Biology and Evolution*. 2016. V. 33. P. 1870–1874.
118. Lanfear R., Calcott B., Ho S.Y., Guindon S. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses // *Molecular Biology and Evolution*. 2012. V. 29(6). P. 1695–1701.
119. Lantz L.A., Cyrén O. Contribution à la connaissance de *Lacerta saxicola* Eversmann // *Bulletin de la Société zoologique de France*. Paris, 1936. V. 61. P. 159–181.
120. Leigh J.W., Bryant D. PopART: full-feature software for haplotype network construction // *Methods in Ecology and Evolution*. 2015. V. 6(9). P. 1110–1116.
121. Lericolais G, Guichard F, Morigi C, Minereau A, Popescu I, Radan S A post Younger Dryas Black Sea regression identified from sequence stratigraphy correlated to core analysis and dating // *Quaternary International*. 2010. V. 225. P. 199–209.
122. Li H. Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM // *arXiv preprint arXiv*. 2013. V. 1303.3997.
123. Li H., Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform // *Bioinformatics*. 2009. V. 25(14). P. 1754–1760.

124. Li H., Handsaker B., Wysoker A., Fennell T., Ruan J., Homer N., Marth G., Abecasis G., Durbin R. 1000 Genome Project Data Processing Subgroup. The Sequence Alignment/Map format and SAMtools // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. P. 2078–2079.
125. Li Y. L., Liu J. X. StructureSelector: A web-based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods // *Molecular Ecology Resources*. 2018. V. 18(1). P. 176–177.
126. Librado P., Rozas J., DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
127. Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V., Abramson N.I., et al., Geographic variation of *Microtus middendorffii* (Cricetidae, Arvicolinae, Rodentia) sensu lato studied by craniometrical and mitochondrial features // *Russian Journal of Theriology*. 2010. V. 9(2). P. 71–81.
128. Litvinchuk S.N., Crottini C., Federici S., De Pous P., Donaire D., Andreone F., Kalezić M. L., Džukić G., Lada G. A., Borkin L. J., Rosanov J. M. Phylogeographic patterns of genetic diversity in the common spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Anura: Pelobatidae), reveals evolutionary history, postglacial range expansion and secondary contact // *Organisms Diversity and Evolution*. 2013. V. 13. P. 433–451.
129. Litvinchuk S.N., Skorinov D.V., Ivanov A.Yu., Ermakov O.A. Detection of Glacial refugia and post-glacial colonization routes of morphologically cryptic Marsh frog species (Anura: Ranidae: *Pelophylax*) using environmental niche modeling // *Diversity*. 2024. V.16. 94.
130. Lucchini N., Kaliontzopoulou A., Lourdais O., Martínez-Freiría F. Climatic adaptation explains responses to Pleistocene oscillations and diversification in European vipers // *Journal of Biogeography*. 2023. V. 50(11), P. 1838–1851.
131. MacCulloch R.D., Fu J., Darevsky I.S., Murphy R.W. Genetic evidence for species status of some Caucasian rock lizards in the *Darevskia saxicola* group // *Amphibia – Reptilia*. 2000. V. 21. P. 169–176.

132. Markova A.K. Small mammals from Palaeolithic sites of the Crimea // Quaternary International. 2011. V. 231. P. 22–27.
133. Mateo R.G., Vanderpoorten A., Muñoz J., Laenen B., Désamoré A. Modeling species distributions from heterogeneous data for the biogeographic regionalization of the European bryophyte flora // PLoS ONE. 2013. V. 8(2). e55648.
134. Mayer W., Pavlicev M. The phylogeny of the family Lacertidae (Reptilia) based on nuclear DNA sequences: convergent adaptations to arid habitats within the subfamily Eremiainae // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2007. V. 44(3). P. 1155–1163.
135. Mazur M., Jadwiszczak K.A., Bona A., Krasylenko Y., Kukushkin O., Marcysiak K. *Juniperus excelsa* s. str. in Crimea – differentiation and history inferred from genetic and morphological markers // Folia Forestalia Polonica. Series A. Forestry. 2021. V. 63(4). P. 276–288.
136. Merow C., Smith M.J., Silander J.A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter // Ecography. 2013. V. 36(10). P. 1058–1069.
137. Meulenkamp J.E. Aspects of the Late Cenozoic evolution of the Aegean Region. In: Stanley D.J., Wezel F.C. (Eds.). Geological Evolution of the Mediterranean Basin. Springer, New York, 1985. P. 307–321.
138. Minh B.Q., Nguyen M.A.T., Von Haeseler A. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // Molecular Biology and Evolution. 2013. V. 30(5). P. 1188–1195.
139. Mucina L., Biltmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Carni A., Šumberová K., Wilner W. et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. V.19. P. 3–264.
140. Murtskhvaladze M., Tarkhnishvili D., Anderson C., Kotorashvili A. Phylogeny of Caucasian rock lizards (*Darevskia*) and other true lizards based

- on mitogenome analysis: Optimisation of the algorithms and gene selection // PLoS ONE. 2020. V. 15(6). e0233680.
141. Nguyen L.T., Schmidt H. A., von Haeseler A., Minh B.Q. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies // *Molecular Biology and Evolution*. 2015. V.32. P. 268–274.
 142. Nikishin A.M., Wannier M., Alekseev A.S., Almendinger O.A., Fokin P.A., Gabdullin R.R., Khudoley A.K., Kopaevich L.F., Mitykov A.V., Petrov E.I., Rubtsova E.V. Mesozoic to recent geological history of southern Crimea and the Eastern Black Sea region. In: M. Sosson, R. A. Stephenson, S. A. Adamia (eds). *Tectonic Evolution of the Eastern Black Sea and Caucasus*. Geological Society, London, Special Publications, 2015. 428 p.
 143. Nikishin A., Ziegler P., Bolotov S., Fokin P. Late Palaeozoic to Cenozoic evolution of the Black Sea-Southern Eastern Europe region: a view from the Russian platform // *Turkish Journal of Earth Sciences*. 2012. V. 21(5). P. 571–634.
 144. Paramonow S.J. Die Entstehung der Fauna auf der Halbinsel Krim // *Annals Historico-naturales Musei nationalis hungarici*. 1944. V. 37. P. 131–151.
 145. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. 2006. V. 190. P. 231–259.
 146. Phillips S.J., Dudik M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. V. 31. P. 161–175.
 147. Phillips S.J. A Brief Tutorial on Maxent // *Lessons in Conservation*. 2010. V. 3 P. 108–135.
 148. Pinho C., Harris D.J., Ferrand N. Non-equilibrium estimates of gene flow inferred from nuclear genealogies suggest that Iberian and North African wall lizards (*Podarcis* spp.) are an assemblage of incipient species // *BMC Evolutionary Biology*. 2008. V. 8. P. 1–20.

149. Podnar M., Mayer W., Tvrković N. Mitochondrial phylogeography of the Dalmatian wall lizard, *Podarcis melisellensis* (Lacertidae) // *Organisms, Diversity and Evolution*. 2004. V. 4. P. 307–317.
150. Popov S.V., Rostovtseva Yu.V., Pinchuk T.N., Patina I.S., Goncharova I.A. Oligocene to Neogene paleogeography and depositional environments of the Euxinian part of Paratethys in Crimean – Caucasian junction // *Marine and Petroleum Geology*. 2019. V. 103. P. 163–175.
151. Popov S.V., Shcherba I.G., Ilyina L.B., Neveeskaya L.A., Paramonova N.P., Khondkarian S.O., Magyar I. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2006. V. 238. P. 91–106.
152. Poulakakis N., Lymberakis P., Valakos E., Pafilis P., Zouros E., Mylonas M. Phylogeography of Balkan wall lizard (*Podarcis taurica*) and its relatives inferred from mitochondrial DNA sequences // *Molecular Ecology*. 2005. V. 14. P. 2433–2443.
153. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. 2000. V. 155. P. 945–959.
154. Prychitko T.M., Moore W.S. The utility of DNA sequences of an intron from the *β -fibrinogen* gene in phylogenetic analysis of woodpeckers (Aves: Picidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 1997. V. 8(2). P. 193–204.
155. Psonis N., Antoniou A., Karameta E., Leache A.D., Kotsakiozi P., Darriba D., Kozlov A., Stamatakis A., Poursanidis D., Kukushkin O., Jablonski D., Crnobrnja-Isailović J., Gherghel I., Lymberakis P. and Poulakakis N. Resolving complex phylogeographic patterns in the Balkan Peninsula using closely related wall-lizard species as a model system // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2018. V. 125. P. 100–115.
156. Psonis N., Antoniou A., Kukushkin O., Jablonski D., Petrov B., Crnobrnja-Isailovic J., Sotiropoulos K., Gherghel I., Lymberakis P., Poulakakis N. Hidden diversity in the *Podarcis tauricus* (Sauria, Lacertidae) species subgroup in the

- light of multilocus phylogeny and species delimitation // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2017. V. 106. P. 6–17.
157. Rambaut A. FigTree Version 1.4.4. Tree Figure Drawing Tool. Institute of Evolutionary Biology (University of Edinburgh, UK). 2018. <https://github.com/rambaut/figtree/releases>.
158. Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M.A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // *Systematic Biology*. 2018. V. 67(5). P. 901–904.
159. Richter J. Hasty Foragers: The Crimea Island and Europe During the Last Interglacial. Victor Chabai, Jurgen Richter, Thorsten Uthmeier (eds) // *Kabazi II: Last Interglacial Occupation, Environment and Subsistence. Palaeolithic Sites of Crimea*. 2005. V. 1. P. 275–286.
160. Ryabinin D.M., Grechko V.V., Darevsky I.S., Ryskov A.P., Semenova S.K. Comparative study of DNA repetitive sequences by means of restriction endonucleases among populations and subspecies of some lacertid lizard species // *Russian Journal of Herpetology*. 1996. V. 3(2). P. 178–185.
161. Salvi D., Catarina Pinho C., Harris D.J. Digging up the roots of an insular hotspot of genetic diversity: decoupled mito-nuclear histories in the evolution of the Corsican-Sardinian endemic lizard *Podarcis tiliguerta* // *BMC Evolutionary Biology*. 2017. V. 17(63).
162. Schule W. Mammals, vegetation and the initial human settlement of the Mediterranean islands: a palaeoecological approach // *Journal of Biogeography*. 1993. V. 20. P. 399–412.
163. Scotti-Saintagne C., Giovannelli G., Scotti I., Roig A., Spanu I., Vendramin G.G., Guibal F., Fady B. Recent, Late Pleistocene fragmentation shaped the phylogeographic structure of the European black pine (*Pinus nigra* Arnold) // *Tree Genetics & Genomes*. 2019. V. 15. 76.
164. Semerikov N.V., Petrova I.V., Sannikov S.N., Semerikova C.A., Tashev A.N., Lascoux M., Semerikov B.L. Cytoplasmic DNA variation does not

- support a recent contribution of *Pinus sylvestris* L. from the Caucasus to the main range // *Tree Genetics & Genomes*. 2020. V. 16. 59.
165. Semerikova S.A., Podergina S.M., Tashev A.N., Semerikov V.L. Phylogeography of Oaks in the Crimea Reveals Pleistocene Refugia and Migration Routes // *Russian Journal of Ecology*. 2023. V. 54 (3). P. 197–212.
166. Senczuk G., Havenstein K., Milana V., Ripa C., Simone E., Tiedemann R., Castiglia R. Spotlight on islands: on the origin and diversification of an ancient lineage of the Italian wall lizard *Podarcis siculus* in the western Pontine Islands // *Scientific Reports*. 2018. V. 8(1).15111.
167. Simonov E., Lisachov A., Litvinchuk S., Klenina A., Chernigova P., Ruchin A., Bakiev A., Akhmedenov K. Recent recolonisation of West Siberia and northern cryptic refugia in the grass snake *Natrix natrix scutata* (Pallas, 1771) (Squamata: Natricidae) // *Vertebrate Zoology*. 2024a. V.74. P. 565–576.
168. Simonov E.P., Lopatina N.V., Titov S.V., Ivanova A.D., Brandler O.V., Surin V.L., Matrosova V.A., Dvilis A.E., Oreshkova N.V., Kapustina S.Yu., Golenishchev F.N., Ermakov O.A. Traditional multilocus phylogeny fails to fully resolve Palearctic ground squirrels (*Spermophilus*) relationships but reveals a new species endemic to West Siberia // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2024b. V. 195. 108057.
169. Sirenko O. Palaeoenvironmental conditions of the formation of sediments of the Early Pliocene of Ukrainian Plain and the vegetation cover dynamics // *Geological Journal*. 2021. V. 56. P. 839–850.
170. Sirenko O.A. Changes in Pleistocene vegetation and climate of Ukraine in the range of 1.8 – 0.4 million years // *Journal of Geology, Geography and Geoecology*. 2019. V. 28(2). P. 355–366.
171. Stephens M., Donnelly P. A comparison of bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data // *The American Journal of Human Genetics*. 2003. V. 73(5). P. 1162–1169.

172. Stephens M., Smith N.J., Donnelly P. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data // *The American Journal of Human Genetics*. 2001. V. 68(4). P. 978–989.
173. Stovba S.M., Popadyuk I.V., Fenota P.O., Khriachtchevskaia O.I. Geological structure and tectonic evolution of the Ukrainian sector of the Black Sea // *Geofizicheskyi Zhurnal*. 2020. V. 42(5). P. 53–106.
174. Stratakis M., Koutmanis I., Ilgaz Ç., Jablonski D., Kukushkin O. V., Crnobrnja-Isailovic J., Carretero M. A., Liuzzi C., Kumlutaş Y., LyMBERAKIS P., Poulakakis N. Evolutionary divergence of the smooth snake (Serpentes, Colubridae): The role of the Balkans and Anatolia // *Zoologica Scripta*. 2022. V. 51(3). P. 310–329.
175. Suchow G.F. Die Zauneidechse aus der Krim (*Lacerta agilis tauridica* subsp. nov.). *Zbirnyk prats'Zoolohichnogo Muzeyu*. V. 2(2). P. 83–87. (Pratsi of Physical-Mathematical Department of Ukrainian Academy of Sciences, 1927. V. 4(4). P. 327–331.
176. Suyama Y., Matsuki Y. MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform // *Scientific Reports*. 2015. V. 5(1). P. 1–12.
177. Syromyatnikova E. The last tortoise of Crimea: first record from the Early Pleistocene // *Historical Biology*. 2023. V. 35(11). P. 2070–2075.
178. Syromyatnikova E.V., Tarasova M.S. (2024) A Pleistocene amphibian assemblage of the Taurida cave, Crimea // *Russian Journal of Herpetology*. V. 31(3). P. 176–185.
179. Syromyatnikova E.V., Lopatin A.V. A fossil viper (Serpentes: Viperidae) from the Early Pleistocene of the Crimean Peninsula // *Historical Biology*. 2024. V. 36(10). P. 2096–2101.
180. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. V. 123. P. 585–595.
181. Tamar K., Carranza S., Sindaco R., Moravec J., Trape J.F., Meiri S. Out of Africa: Phylogeny and biogeography of the wide spread genus *Acanthodactylus*

- (Reptilia: Lacertidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. V. 103. P. 6–18.
182. Tarasov A., Vilella A.J., Cuppen E., Nijman I.J., Prins P. Sambamba: fast processing of NGS alignment formats // Bioinformatics. 2015. V. 31(12). P. 2032–2034.
183. Tarkhnishvili D., Gabelaia M., Mumladze L. and Murtskhvaladze M. Mitochondrial phylogeny of the *Darevskia saxicola* complex: two highly deviant evolutionary lineages from the easternmost part of the range // Herpetological Journal. 2016. V. 26. P. 175–182.
184. Terrasa B., Picornell A., Castro J.A., Ramon M.M. Genetic variation within endemic *Podarcis* lizards from the Balearic Islands inferred from partial Cytochrome *b* sequences // Amphibia-Reptilia. 2004. V. 25. P. 407–414.
185. Tsvelykh A.N. Revision of Late Pleistocene and Holocene Galliformes Fauna from the Crimean Mountains // Biology Bulletin. 2017. V. 44(7). P. 761–768.
186. Van Baak C.G.C., Grothe A., Richards K., Stoica M., Aliyeva E., Daviesh G.R., Kuiper K.F., Krijgsman W. Flooding of the Caspian Sea at the intensification of Northern Hemisphere Glaciations // Global and Planetary Change. 2019. V. 174, P. 153–163.
187. Vörös J., Ursenbacher U., Jelić D., Tomović L., Crnobrnja-Isailović J., Ajtić R., Sterijovski B., Zinenko O., Ghira I., Strugariu A., Zamfirescu S., Nagy Z.T., Péchy T., Krízsik V., Márton O., Halpern B. Well-known species, unexpected results: high genetic diversity in declining *Vipera ursinii* in central, eastern and southeastern Europe // Amphibia-Reptilia. 2022. V. 43(4). P. 407–423.
188. Vremir M.M., Rudish B. The paleoenvironmental significance of some Late Pleistocene (middle Valdai) Diptera puparia (Callyphoridae) from the Emine Bair Khosar trap-cave (Chatyrdag, Crimea) // Archives of Climate Change in Karst. Karst Waters Institute Special Publication. 2006. V. 10. P. 206–210.

189. Vremir M., Ridush B. The Emine-Bair-Khosar “Mega-Trap” (Ukraine) // Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung Österreichischen Akademie Wissenschaften. 2005. V. 14. P. 235–239.
190. Warren D.L., Seifert S.N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria // Ecological Applications. 2011. V. 21(2). P. 335–342.
191. Wielstra B., Arntzen J.W. Genetic homogeneity in a Pontocaspian crested newt species (*Triturus karelinii*) suggests recent isolation of its three allopatric range sections // Amphibia-Reptilia. 2021. V. 42. P. 179–187.
192. Wielstra B., Crnobrnja-Isailović J., Litvinchuk S.N., Reijnen B.T., Skidmore A.K., Sotiropoulos K., Toxopeus A.G., Tzankov N., Vukov T., Arntzen J.W. Tracing glacial refugia of *Triturus* newts based on mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modeling // Frontiers in Zoology. 2013. V. 10(1). 13.
193. Xing J., Spiess V. Late Miocene – Quaternary sedimentary environment evolution of the Kerch seep area, Black Sea // Marine Geology. 2022. V. 450. 106840.
194. Yanina T.A. The Ponto-Caspian region: Environmental consequences of climate change during the Late Pleistocene // Quaternary International. 2014. V. 345. P. 88–99.
195. Yanko-Hombach V., Schnyukov E., Pasyнков A., Sorokin V., Kuprin P., Maslakov N., Motnenko I., Smyntyna O. Geological and Geomorphological Factors and Marine Conditions of the Azov-Black Sea Basin and Coastal Characteristics as They Determine Prospecting for Seabed Prehistoric Sites on the Continental Shelf. In: N. C. Flemming et al. (eds). Submerged Landscapes of the European Continental Shelf: Quaternary Paleoenvironments. Chapter 16. Hoboken, New Jersey, John Wiley & Sons Ltd, 2017. P. 431–478.
196. Yudin V.V. Crimean orogens (how many mountains were there in the Crimea?) // Innovations in Geology, Geophysics and Geography. Proceedings

of the 6th International Scientific and Practice online conference. Moscow. Pero Press, 2021. P. 104–106.

197. Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L., Bakiev A., Shiryaev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Yu., Duisebayeva T., Nilson G., Orlov N. L., Tuniyev S., Ananjeva N. B., Murphy R. W., Joger U. Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2015. V. 84. P. 85–100.