

**ФИЛОГЕОГРАФИЯ *Lacerta media* LANTZ et CYRÉN, 1920
(Lacertidae: Sauria) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА
МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНА ЦИТОХРОМА *b***

© 2022 г. М. А. Доронина¹, И. В. Доронин¹, *, **, С. А. Луконина²,
Л. Ф. Мазанова³, А. В. Барабанов¹

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, 199034 Россия

²Пензенский государственный университет, Пенза, 440026 Россия

³Дагестанский государственный университет, Махачкала, 367025 Россия

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

**e-mail: ivdoronin@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2021 г.

После доработки 24.08.2021 г.

Принята к публикации 07.09.2021 г.

Проведен анализ *cytb* митохондриальной ДНК (1143 пн) у представителей *Lacerta media*. Проанализированы 34 образца из 19 локалитетов. Особое внимание уделено ранее неисследованным популяциям на северной границе ареала в пределах Северного Кавказа и Западного Закавказья. Реконструировано два типа дендрограмм филогенетических отношений, показавших идентичную топологию — байесовская (BA) и максимального правдоподобия (ML). Филогенетическая реконструкция выделяет четыре поддерживаемые клады. Аналогично на медианной сети гаплотипов обособляются четыре гаплогруппы. На более ранних этапах процесса филогенеза *L. m. media* выделяются популяции восточной части Армянского нагорья и Северного Загроста. В дальнейшем происходит обособление популяций центральной части Армянского нагорья, Большого Кавказа, а на завершающем этапе — Центрального Загроста и восточной части Малоазиатского нагорья. Полученные данные не поддерживают ранее предложенный Ф. Ахмадзаде с соавт. сценарий расселения номинативного подвида с запада на восток и северо-восток. Взамен его мы рассматриваем противоположное направление — с востока на север, юг и запад. Выявлено две географические области, где обитают представители нескольких клад/гаплогрупп — Армянское нагорье и горы Загроста.

Ключевые слова: *Lacerta media*, митохондриальная ДНК, филогения, филогеография, цитохром *b*.

DOI: 10.31857/S0016675822020035

Средняя ящерица, *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920 — представитель надвидового комплекса *Lacerta (trilineata)*, находящегося в фокусе исследований филогении и филогеографии рода *Lacerta* Linnaeus, 1758 [1]. В ряде публикаций последних лет [2–6] популяции с территории Кавказа, где обитает номинативный подвид (по месту сбора лектотипа — долина р. Квабисхеви, окр. г. Боржом Грузии [7]), были представлены выборкой лишь из пяти локалитетов с Армянского нагорья. Однако не были исследованы ящерицы с Северного Кавказа и Западного Закавказья — Дагестана и Краснодарского края, т.е. с северной границы видового ареала [8, 9]. В ряде работ эта территория вовсе отсутствует на картах распространения *L. media* [2, 3]. Обозначенные дагестанские и черноморские периферические популяции изолированы от закавказских и представляют интерес с позиции исследования микроэволюционных процессов.

В настоящее время отсутствует ясность с определением времени появления и расселения представителей комплекса *Lacerta (trilineata)*. Обнаружение в северокавказском позднемиоценовом местонахождении “Солнечнодольск” ископаемых костных фрагментов *L. trilineata* [10] ставят под сомнение существующие сценарии филогенеза комплекса, рассматривающие в качестве областей дивергенции основных филогенетических клад Малоазиатское нагорье (Анатолию) и район Эгейского моря в плиоцене—раннем плейстоцене [3, 6] или в позднем миоцене—раннем плиоцене [5]. В отношении *L. media* также имеется противоречивая информация: на основе сведений по палеогеографии региона время вселения средней ящерицы в горный Дагестан относят к сармату (поздний миоцен) [11], а в Южную Осетию — к концу миоцена—середине плиоцена [12], тогда как по молекулярно-генетическим датировкам

вид появился примерно 3.5 млн лет назад в позднем плиоцене [4, 6] или примерно 7.12 млн лет назад в позднем миоцене [5].

Вышесказанное свидетельствует о необходимости более обстоятельного исследования филогении и филогеографии средней ящерицы; на Кавказе мы можем ожидать обнаружения рефугиума, свидетельствующего о древней колонизации региона, либо подтверждение относительно недавнего расселения вида с территории Анатолии – предполагаемого центра ее происхождения и радиации. Подчеркнем, что палеонтологические свидетельства, которые могут служить реперными точками при реконструкции филогении вида, ограничиваются упоминанием средней ящерицы в мустьерских слоях (верхний плейстоцен) пещеры Швалиети в Грузии [13].

Немаловажным является то обстоятельство, что *L. m. media* включена в региональные [14, 15] и национальные [16, 17] списки охраняемых таксонов животных (Красные книги); это подчеркивает актуальность данного исследования с позиции изучения и сохранения генетического разнообразия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выделения геномной ДНК использовали части регенерированных хвостов или фаланги пальцев передних конечностей ящериц, фиксированные в 96%-ном этаноле, от пяти экземпляров, собранных в трех локалитетах Большого Кавказа и одном локалитете Загроса (рис. 1). Ваучерные экземпляры хранятся в коллекции Зоологического института РАН (ZISP) и Зоологическом музее МГУ (ZMMU). В филогенетический анализ были включены 29 последовательностей *L. m. media* [2, 3], взятых из GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/>) (табл. 1).

Выделение тотальной ДНК проводили стандартным солевым методом с лизированием протеиназой К [18]. Амплификацию участка гена *cytb* осуществляли с использованием ПЦР-амплификатора T100TM Thermal Cycler (Bio-Rad) и праймеров 5'-GCC CCA AAA TAA GGA GAT GG-3' и 5'-TAG TGA TGG GGG ATT AAA GC-3' [19, 20] по следующей схеме: начальная денатурация 95°C (3 мин), затем 32 цикла (95°C – 30 с, 56°C – 30 с, 72°C – 90 с) и конечная элонгация (72°C – 5 мин). Реакционная смесь для ПЦР (25 мкл) содержала 50–100 нг ДНК, 0.5 мкМ каждого праймера, 0.2 мМ dNTPs, 1.5 мМ MgCl₂, 2.5 мкл 10× ПЦР буфера (10 мМ Tris-HCl, pH 8.3, 50 мМ KCl) и 2 ед. Таq-полимеразы (Thermo Scientific). Секвенирование проводили на генетическом анализаторе ABI PRISM 3500xL (Applied Biosystems). Окончательная длина амплифицированного фрагмента ДНК составила 1143 пн. Полученные последовательно-

сти (MZ065554–065558) депонировали в GenBank NCBI.

Выравнивание последовательностей проводили в программах Geneious Prime 2021.0.1 (<https://www.geneious.com>) и Ali View 1.6 [21]. Филогенетические отношения были реконструированы с использованием метода Байеса (Bayesian analysis, BA) в программе Mr. Bayes 3.1.2 [22–24] и методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) в программном пакете MEGA X [25]. Для BA использовали 5 млн поколений; статистическую надежность узлов ML-деревьев оценивали путем бутстреп-анализа (1500 псевдореплик). Выбор модели эволюции для нуклеотидных последовательностей проводили в программе MrModeltest 2.4 [26] с использованием информационного критерия Акаике (AIC). Была выбрана модель GTR (General Time Reversible) с параметрами $\Gamma = 0.3909$ и $G = 0.7440$. Графические изображения деревьев получены с помощью программы FigTree 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>). Построение сети гаплотипов осуществляли методом TCS в программе PopART [27].

Для изучения внутривидовой структуры *L. media* в анализ были включены последовательности из работы Ф. Ахмадзаде с соавт. [3] – *L. m. ciliciensis* Schmidtler, 1975 (KC896967–896974), *L. m. israelica* Peters, 1964 (KC896975) и *L. m. wolterstorffi* Mertens, 1922 (KC897005–897007). Для укоренения дендрограмм филогенетических отношений в качестве внешней группы были выбраны последовательности *L. strigata* Eichwald, 1831 (LN835024.1), *L. agilis* Linnaeus 1758 (AY616285, AY616398) и *Eremias stummeri* Wettstein, 1940 (NC029878.1) из GenBank. При анализе генетической изменчивости с использованием программы DnaSP v.5.10.01 [28] вычисляли следующие параметры: общее количество полиморфных позиций (*S*), общее количество замен (η), количество гаплотипов (*H*), разнообразие гаплотипов (*h*), разнообразие нуклеотидов на сайт (π), среднее количество нуклеотидных замен (*K*), значение теста Таджимы (Tajima's *D*) и тест на нейтральность Фу (Fu's *F_s*). Генетические дистанции (*p*-дистанции) вычисляли в программе MEGA X.

Для проведения анализа таксономических границ по молекулярно-генетическим признакам нами были использованы алгоритмы ASAP (Automated simultaneous analysis phylogenetics) [29] и ABGD (Automatic barcode gap discovery) [30]. Они позволяют выявить условные молекулярные операционные таксономические единицы (Molecular phylogenetic taxonomic units, MOTU), представляющие собой монофилетические клады неопределенного ранга. Анализ проводили с использованием следующих параметров: P_{\min} (минимальная априорная дистанция) = 0.01, P_{\max} (максимальная априорная дистанция) = 0.1, *X* (относительная

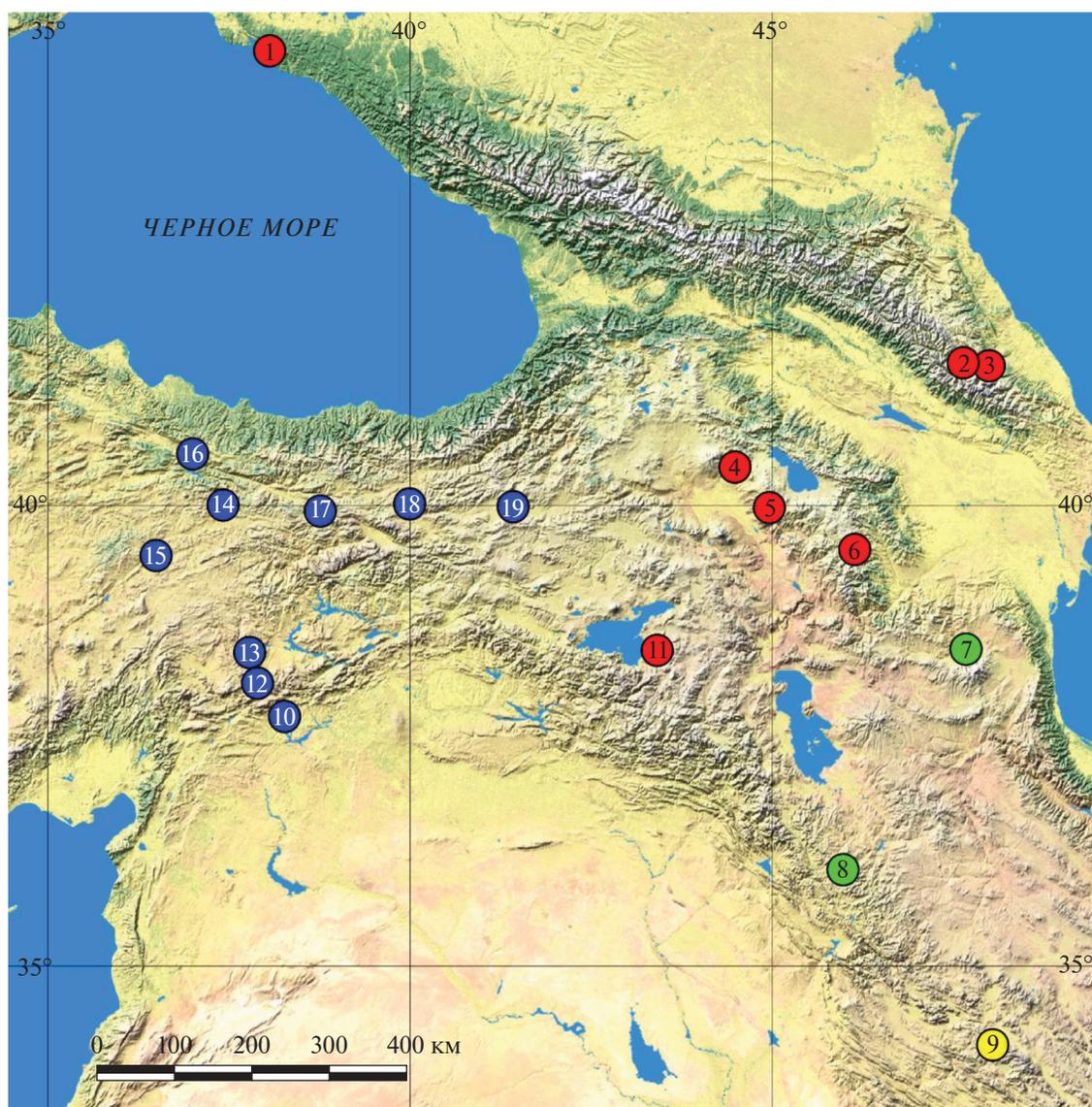


Рис. 1. Пункты сбора экземпляров *Lacerta media*, использованных для молекулярно-генетического анализа. Обозначение клад: А – желтые, В – синие, С – красные, D – зеленые. Нумерация и буквенное обозначение соответствуют таковым в табл. 1.

ширина интервала) = 0.5; была использована матрица попарных K80-дистанций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

34 последовательности гена *cytb* *L. m. media* образуют 24 гаплотипа. Выявлены 54 (4.7% от общей длины фрагмента) вариабельные позиции, из них – 44 (3.8%) парсимони информативные. Соотношение транзаций к трансверсиям составило 4.84. Нуклеотидный состав участка на L-цепи смещен в сторону уменьшения доли гуанина (А – 26.7, Т – 31.3, С – 30, G – 12%). Показатели генетического разнообразия в выборке: $S = 54$, $\eta = 57$, $h = 0.964 (\pm 0.021)$, $\pi = 0.0160 (\pm 0.0010)$, $K = 14.01$, Tajima's $D = 0.02$ ($p > 0.1$), Fu's $F_s = -1.80$

($p > 0.1$). Показатель F_s -тест незначим. Недостаточность значительных отрицательных величин D свидетельствует об отсутствии в прошлом внезапного роста популяции (экспансии) и/или положительного отбора, а положительных – об отсутствии недавнего сокращения численности популяции (т.н. бутылочного горлышка), фрагментации и/или балансирующего отбора.

По результатам реконструкции филогенетических взаимоотношений представителей *L. m. media* были получены дендрограммы с идентичной топологией, на которых можно выделить четыре митохондриальные клады (рис. 2). Последовательности с территории Большого Кавказа вошли в кладу С, внутри которой нет значимой генетической гетерогенности ($h = 0.889$, $K = 1.67$). Для

Таблица 1. Коллекционные экземпляры *Lacerta media*, использованные при молекулярно-генетическом анализе

Номера локалитетов на рис. 1	Локалитеты	Коллекционные номера	Номера в Генбанке	Клада	Даты сбора	Географические координаты	Высота, м н. у. м.	Коллектор(-ы)	Источник информации
1	Россия, Краснодарский край, окр. г. Геленджик, Ю склон Маркотхского хребта	ZISP 23571.1-2	MZ065557 – MZ065558	C	28.04.2006	38.0624, 44.5992	160	С.В. Островских, К.Д. Мильго	Данная публикация
2	Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, с. Кака	ZISP TS 2979	MZ065555	C	07.07.2020	47.6328, 41.4790	1130	З.С. Исмаилова	»
3	Россия, Дагестан, Ахтынский р-н, окр. с. Ахты, склон Ю экспозиции г. Ухиндаг	ZMMU 13972	MZ065556	C	03–04.05.2013	47.6916, 41.4478	1450	А.А. Аскендеров	»
4	Армения, Арагаотнская обл., гора Аралер (=Аралер, Аралер, Ара, Араилер)	–	U88603	C	–	44.4833, 40.4000	2150	–	[2]
5	Армения, Араратская обл., заповедник “Хосровский лес”	–	КС896976	C	–	44.9579, 39.9763	1500	–	[4]
6	Армения, Сюникская обл., трасса М-2 между с. Шаки и г. Горис	–	КС896977	C	–	46.1359, 39.5358	2010	–	»
7	Иран, Ардебиль, с. Араблу	–	КС896978– КС896983	D	–	47.6720, 38.4753	1110	–	»
8	Иран, Курдистан, 35 км ЮЗ г. Секкес, около трассы Секкес–Бане	ZISP 29894	MZ065554	D	08.08.2018	45.9746, 36.0727	2070	А.Н. Барабанов	Данная публикация
9	Иран, Лурестан, окр. г. Нурабад	–	КС896984– КС896988	A	–	48.0397, 34.1097	1800	–	[4]

Таблица 1. Окончание

Номера локалитетов на рис. 1	Локалитеты	Коллекционные номера	Номера в Генбанке	Клада	Даты сбора	Географические координаты	Высота, м н. у. м.	Коллектор(-ы)	Источник информации
10	Турция, Адьяман, г. Адьяман	–	КС897002– КС897003	В	–	38.2667, 37.7500	640	–	[4]
11	Турция, Ван, окр. г. Ван	–	КС896993, КС896995	С	–	43.4107, 38.4624	1810	–	»
12	Турция, Малатья, СВ г. Доганшехир	–	КС896989	В	–	37.8947, 38.1093	1180	–	»
13	Турция, Малатья, перевал Карахан	–	КС896990– КС896991	В	–	37.7855, 38.3393	1870	–	»
14	Турция, Сивас, дорога Доганшар–Хафик	–	КС897000	В	–	37.4197, 40.0029	1660	–	»
15	Турция, Сивас, окр. д. Казанджик	–	КС897001	В	–	36.4942, 39.4717	1630	–	»
16	Турция, Токат, между г. Никсар и г. Башчифт-лик	–	КС896994	В	–	37.0004, 40.5374	640	–	»
17	Турция, Эрзинджан, д. Кюрелик	–	КС896996– КС896998	В	–	38.7608, 39.9397	1730	–	»
18	Турция, Эрзинджан, окр. д. Кючюкоглукебели	–	КС896999	В	–	39.9939, 40.0147	2070	–	»
19	Турция, Эрзурум, 20 км СВ г. Эрзурум	–	КС896992	В	–	41.4220, 39.9864	2020	–	»

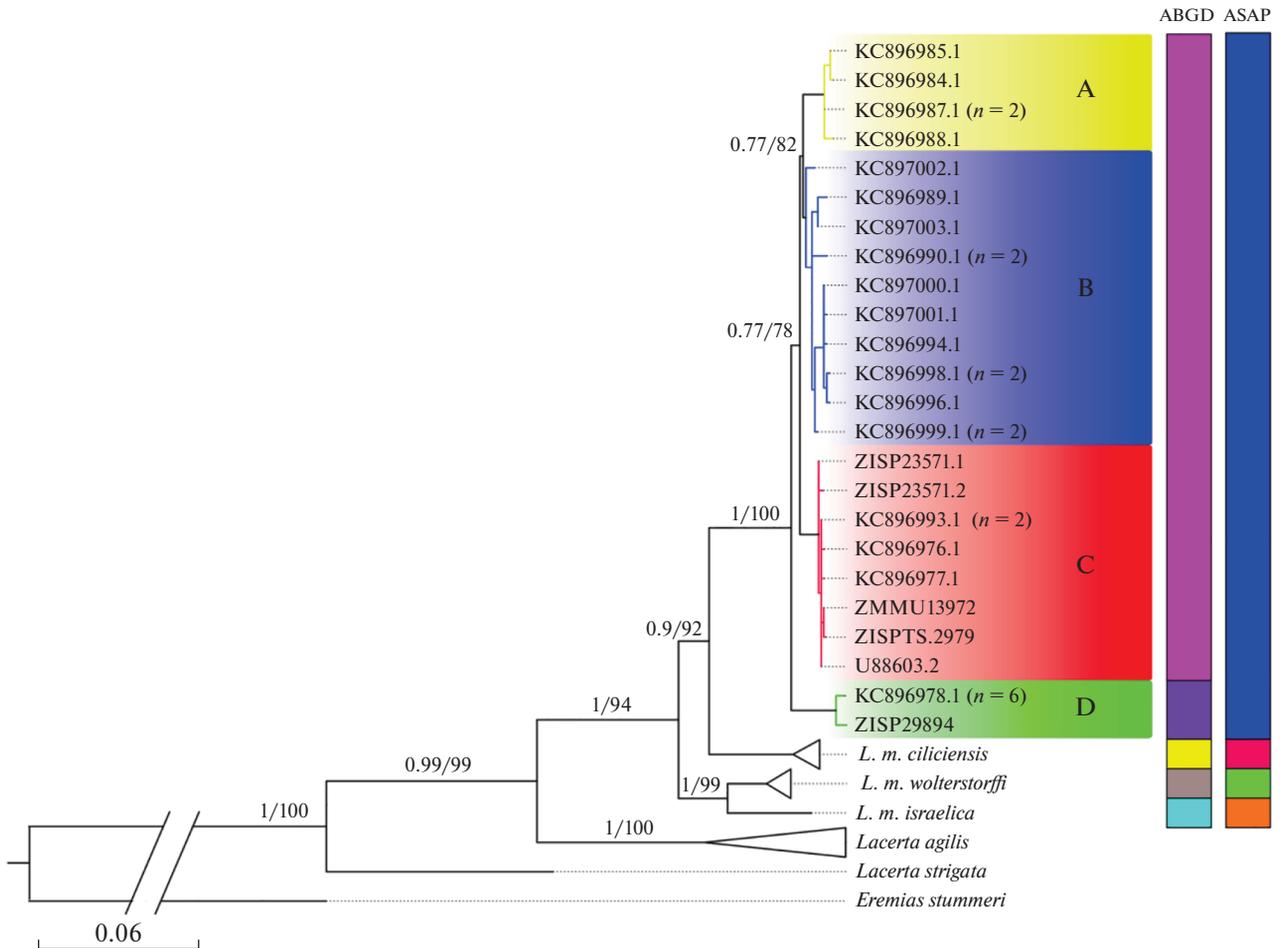


Рис. 2. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta media* по результатам анализа фрагмента гена *cytb* (1143 пн). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстреп-поддержки (ВА/BS). Буквенное обозначение клад соответствует таковому в табл. 1 и 2. В двух столбцах разными цветами указаны выделенные молекулярные операционные таксономические единицы (МОТУ).

сравнения наибольшую структурированность мы наблюдаем в кладе В ($h = 0.961$, $K = 6.08$). Аналогичное прослеживается при анализе медианной сети гаплотипов: выделяются четыре гаплогруппы (I–IV), наиболее удаленная из которых – IV (рис. 3). От II группы она отдалена на 25 нуклеотидных замен, от III – на 22, а от I – на 29.

Таблица 2. Средние генетические p -расстояния (%) (под диагональю) и их стандартные отклонения (над диагональю) между кладами *Lacerta media* по данным анализа последовательностей фрагмента гена *cytb*

Клады	A	B	C	D
A		0.35	0.38	0.51
B	1.58		0.33	0.48
C	1.63	1.39		0.49
D	2.79	2.59	2.45	

Примечание. Буквенное обозначение клад соответствует таковому в табл. 1 и на рис. 2.

При расчете p -расстояний максимальное значение было получено при сравнении клад A/D, B/D, а минимальное – B/C (табл. 2).

Анализ ASAP/ABGD показал наличие четкого разрыва между значениями популяционной и подвидовой изменчивости (threshold distance = 3.27%, barcoding gap = 2.20%). Применение данных алгоритмов позволило выявить в объеме *L. media* соответственно 4 и 5 монофилетических МОТУ (рис. 2). Если в первом случае молекулярные операционные таксономические единицы строго соответствуют признаваемым подвидам средней ящерицы, то во втором дополнительно была делимитирована клада D.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно топологии полученной дендрограммы, первой на подвидовом уровне обособляется пара *L. m. israelica* и *L. m. wolterstorffi*, в дальнейшем – *L. m. ciliciensis* и *L. m. media*. Согласно пред-

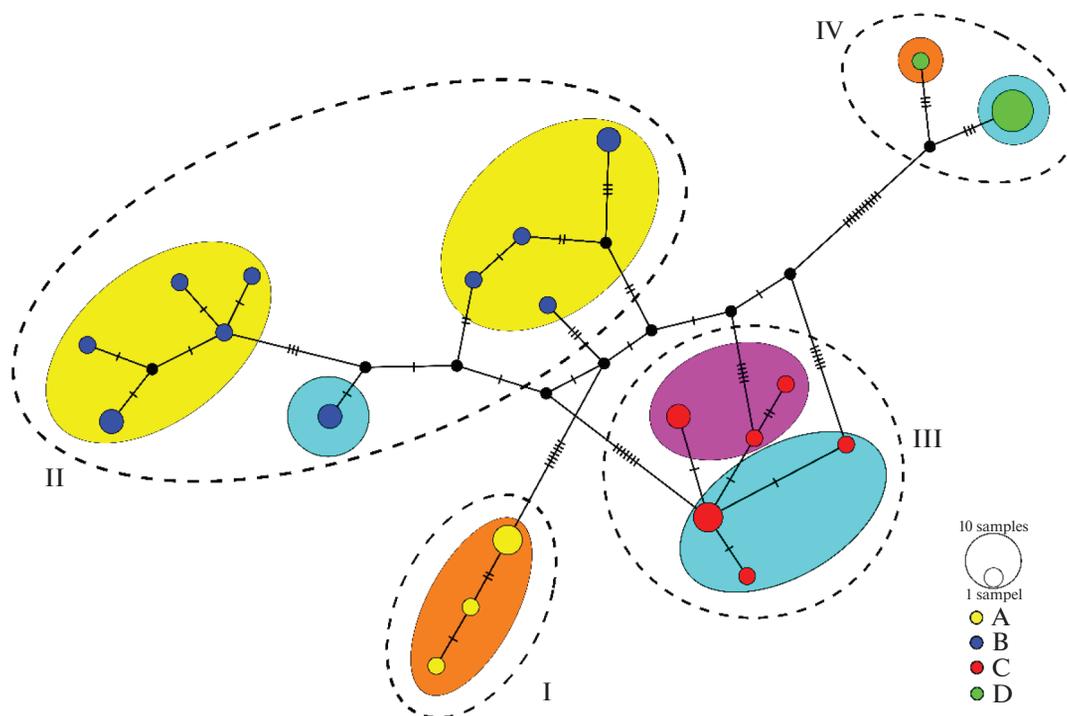


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов *cytb* представителей *Lacerta m. media* (1143 пн). Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип, чей размер пропорционален встречаемости в выборке; цвет кружка соответствует кладе на рис. 2: А – желтые, В – синие, С – красные, D – зеленые. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки – нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий – предсказанные гаплотипы. Цветной заливкой обозначены географические регионы: оранжевой – Иранское нагорье, желтой – Малоазиатское нагорье, бирюзовой – Армянское нагорье, розовой – Большой Кавказ. Пунктирной линией ограничены группы гаплотипов.

шествующим публикациям [3, 4], Малоазиатское нагорье может рассматриваться как исходная территория, откуда происходило множественное независимое расселение средней ящерицы на Армянское нагорье (включая самые восточные турецкие популяции в районе оз. Ван), в горы Эльбурса на северо-западе Ирана и Загроса на западе Ирана; именно популяции Анатолии характеризуются наибольшим генетическим разнообразием внутри номинативного подвида. В процитированной работе [3] локалитет Араблу на северо-западе Ирана, расположенный на северном склоне потухшего вулкана Сабалан (=Савалан, Савелан или Кухе-Себелан), был отнесен к “Эльбурскому” рефугиуму. С этим мы не можем согласиться, поскольку хребет Савелан-Даг, в который входит вулкан, выступает восточной оконечностью Армянского вулканического нагорья [31]. Кроме того, *L. media* традиционно включают в восточносредиземноморскую зоогеографическую группу видов рептилий, в то время как Эльбурс – рефугиум гирканской герпетофауны [32]. Представители последней не обитают в районе Сабалана [33, 34].

Безусловно предковая форма *L. m. media* первоначально проникла на обозначенную территорию с запада, где происходила основная радиация

вида [3, 4]. Однако согласно полученной нами дендрограмме (рис. 2) на более ранних этапах процесса филогенеза *L. m. media* выделяются популяции восточной части Армянского нагорья и Северного Загроса (клада D). В дальнейшем происходит обособление популяций центральной части Армянского нагорья и Большого Кавказа (С), а на завершающем этапе – Центрального Загроса (А) и восточной части Малоазиатского нагорья (В). Взамен сценария расселения номинативного подвида с запада на восток и северо-восток мы предлагаем противоположное направление – с востока на север, юг и запад. Наши выводы о становлении ареала *L. m. media* соответствуют схеме, которую предложил в 1924 г. О. Сирен [35]. Уместно вспомнить, что И.С. Даревский [36] и Т.А. Мухелишвили [37] считали Армянское нагорье “центром формирования” средней ящерицы.

На Армянском нагорье обнаружены представители трех клад (В, С, D) и трех гаплогрупп (II, III, IV), что наглядно продемонстрировано на сети гаплотипов (рис. 3). Еще одна область, где выявлены несколько клад (А и D) и гаплогрупп (I и IV), – горы Загроса. Эти клад/гаплогруппы генетически максимально удалены друг от друга в выборке *L. m. media*. Обособление популяций, составляющих клад А, В и С, согласно датировкам Ф. Ахмад-

заде с соавт. [3], произошло около 650 тыс. лет назад, а D – около 1 млн лет назад. Вероятно, это было обусловлено климатическими флуктуациями плейстоцена, оказавшими влияние на ландшафты этой горной территории [38] и хронологию средней ящерицы. Кладе А генетически наиболее близки гаплотипы из Адыямана, входящие в кладу В. Это отражает тесную географическую связь юго-востока Малоазиатского (Восточный Тавр) и севера-запада Иранского (Загрос) нагорий [39]. Отметим, что популяции с этой территории (остан Керманшах) были обозначены Е.Ф. Шмидтлером [40] как самостоятельная форма “*L. m. media-Zagrosform*”. Полученные данные по определению границ между таксонами (по алгоритму ABGD) указывают на сравнительно высокий таксономический статус популяций, полученные последовательности от которых образовали в нашем исследовании кладу D.

Обращает на себя внимание отсутствие значимой генетической дистанции в выборке с оконечностей Большого Кавказа – точки 1–3 на рис. 1, расстояние между которыми по прямой составляет примерно 850 км. Это можно интерпретировать как свидетельство быстрого расселения вида с юга в двух направлениях в обход Главного Кавказского хребта. Однако нельзя исключать и существование единого циркумкавказского ареала. Он мог распастись во время последнего ледникового (гляциального) максимума (около 22 тыс. лет назад) либо сформироваться (вторично?) в ксеротермический период голоцена (около 4500–2500 лет назад) и разделиться в связи с последующей бореализацией климата. На такой сценарий может указывать наличие изолированных северокавказских популяций другого представителя средиземноморской зоогеографической группы рептилий – оливкового полоза, *Platyceps najadum* (Eichwald, 1831), имеющего в регионе чрезвычайно сходные с *L. media* очертания ареала [41]. Снижение в этот период области вероятного распространения (пригодности местообитаний) для обитания средней ящерицы на северо-западе Большого Кавказа было показано при ГИС-моделировании [42].

В дальнейшем необходимо включить в анализ ящериц с пограничных между кладами территорий, что позволит детализировать историю расселения вида. Так, новые находки *L. media* в Талышских горах [43] могут свидетельствовать либо о существовании здесь малочисленных реликтовых популяций, относящихся к кладе D, либо недавнем проникновении представителей клады С в горнолесной пояс Талыша; область распространения клады В может простираться до северо-западного склона Малого Кавказа в пределах Грузии. Наконец, глубокого анализа требует изучение филогеографии вида в Загросе – все еще малоизученной территории, выступающей с од-

ной стороны барьером между Месопотамией и нагорьем, с другой – коридором для распространения “северных” видов герпетофауны на юг региона [33].

Авторы признательны Н.Б. Ананьевой, О.А. Ермакову, В.Ф. Орловой, А.А. Кидову, Б.С. Туниеву и Н.А. Шаповалу за ценные консультации и помощь в работе.

Поддержание коллекции ZISP осуществлено в рамках проекта Министерства науки и высшего образования РФ (№ 075-15-2021-1069); исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РНФ (№ 22-24-00079).

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kornilios P., Thanou E., Lymberakis P. et al. A phylogenomic resolution for the taxonomy of Aegean green lizards // Zool. Scripta. 2019. V. 49. № 1. P. 14–27. <https://doi.org/10.1111/zsc.12385>
2. Godinho R., Crespo E.G., Ferrand N. Harris D.J. Phylogeny and evolution of the green lizards, *Lacerta* spp. (Squamata: Lacertidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences // Amphibia–Reptilia. 2005. V. 26. № 3. P. 271–285. <https://doi.org/10.1163/156853805774408667>
3. Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero M.A. et al. Rapid lizard radiation lacking niche conservatism: ecological diversification within a complex landscape // J. Biogeography. 2013. V. 40. № 9. P. 1807–1818. <https://doi.org/10.1111/jbi.12121>
4. Ahmadzadeh F., Flecks M., Rödder D. et al. Multiple dispersal out of Anatolia: biogeography and evolution of oriental green lizards // Biol. J. Linnean Society. 2013. V. 110. № 2. P. 398–408. <https://doi.org/10.1111/bij.12129>
5. Sagonas K., Poulakakis N., Lymberakis P. et al. Molecular systematics and historical biogeography of the green lizards (*Lacerta*) in Greece: Insights from mitochondrial and nuclear DNA // Mol. Phylogenet. Evol. 2014. V. 76. P. 144–154. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.03.013>
6. Kornilios P., Thanou E., Lymberakis P. et al. Genome-wide markers untangle the green-lizard radiation in the Aegean Sea and support a rare biogeographical pattern // J. Biogeography. 2019. V. 46. P. 552–567. <https://doi.org/10.1111/jbi.13524>
7. Доронин И.В., Доронина М.А. Обзор типовых экземпляров *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920 (Sauria: Lacertidae) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2019. Т. 323. № 2. С. 85–92. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.2.85>
8. Nettmann H.-K., Rykena S. *Lacerta trilineata* Bedriaga 1886 – Riesensmaragdeidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/I. Echsen (Sau-

- ria) II. (Lacertidae II: *Lacerta*) / Ed. Böhme W. Aula-Verlag (Wiesbaden), 1984. P. 100–128.
9. *Agasyan A., Tuniyev B., Cogalniceanu D. et al. Lacerta media* // The IUCN Red List of Threatened Species. 2009. (publ. online). <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T164749A5922769>
 10. *Čerňanský A., Syromyatnikova E.V.* The first Miocene fossils of *Lacerta* cf. *trilineata* (Squamata, Lacertidae) with a comparative study of the main cranial osteological differences in green lizards and their relatives // PLoS One. 2019. V. 14. № 8. (publ. online). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216191>
 11. *Мазанаева Л.Ф., Туниев Б.С.* Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Совр. герпетология. 2011. Т. 11. Вып. 1/2. С. 55–76.
 12. *Лотиев К.Ю., Туниев Б.С.* Возможные пути и этапы формирования герпетофауны Южной Осетии // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы VI Всерос. конф. с международным участием, посвященной Году экологии в России и 100-летию заповедного дела в России. Нальчик: Алеф, 2017. С. 159–160.
 13. *Векуа А.К.* История животного мира — позвоночные // Грузия в антропогене. Развитие компонентов ландшафта и палеогеографические реконструкции. Тбилиси: Изд. Сакартвело, 1991. С. 308–381.
 14. *Туниев Б.С., Островских С.В.* Ящерица средняя *Lacerta media* (Lantz et Cyren, 1920) // Красная книга Краснодарского края. Животные. III изд. Краснодар: Адм. Краснодар. края, 2017. С. 492–493.
 15. *Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д.* Средняя ящерица *Lacerta media* (Lantz et Cyren, 1920) // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М.А., 2020. С. 532–533.
 16. *Туниев Б.С., Лотиев К.Ю.* Ящерица средняя *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920 // Красная книга Республики Южная Осетия. Нальчик: Издательство М. и В. Котляровых (ООО “Полиграфсервис и Т”), 2017. С. 226–227.
 17. Об утверждении Перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации. Приказ Минприроды РФ от 24.03.2020 № 162. Зарегистрировано в Минюсте РФ 02.04.2020 № 57940. <https://minjust.consultant.ru/documents/45937>
 18. *Aljanabi S.M., Martinez I.* Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques // Nucl. Acids Res. 1997. V. 25. № 22. P. 4692–4693. <https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
 19. *Marzahn E., Mayer W., Joger U. et al.* Phylogeography of the *Lacerta viridis* complex: Mitochondrial and nuclear markers provide taxonomic insights // J. Zool. Syst. and Evol. Res. 2016. V. 54. № 2. P. 85–105. <https://doi.org/10.1111/jzs.12115>
 20. *Кукушкин О.В., Ермаков О.А., Иванов А.Ю. и др.* 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) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2020. Т. 324. № 1. С. 56–99. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.1.56>
 21. *Larsson A.* AliView: A fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets // Bioinformatics. 2014. V. 30. № 22. P. 3276–3278. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu531>
 22. *Huelsenbeck J., Ronquist F.* MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. 2001. V. 17. № 8. P. 754–755. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>
 23. *Ronquist F., Huelsenbeck J.P.* MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. № 12. P. 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
 24. *Altekar G., Dwarkadas S., Huelsenbeck J.P., Ronquist F.* Parallel metropolis coupled markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference // Bioinformatics. 2004. V. 20. № 3. P. 407–415. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg427>
 25. *Kumar S., Stecher G., Li M. et al.* MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. 2018. V. 35. № 6. P. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
 26. *Nylander J.A.A.* Mr Modeltest version 2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala Univ., 2004.
 27. *Leigh J.W., Bryant D.* PopART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods Ecol. Evol. 2015. V. 6. № 9. P. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
 28. *Librado P., Rozas J.* DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. № 11. P. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
 29. *Sarkar I.N., Egan M.G., Coruzzi G. et al.* Automated simultaneous analysis phylogenetics (ASAP): An enabling tool for phylogenomics // BMC Bioinformatics. 2008. V. 9. № 103. P. 1–5. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-9-103>
 30. *Puillandre N., Lambert A., Brouillet S., Achaz G.* ABGD, Automatic Barcode Gap discovery for primary species delimitation // Mol. Ecol. 2012. V. 21. № 8. P. 1864–1877. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x>
 31. *Прохоров А.М.* (гл. ред.). Себелан // Большая Советская Энциклопедия (в 30 томах). Т. 23. Сафлор — Соан. Изд. 3-е. М.: БСЭ, 1976. С. 101.
 32. *Tuniev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Aghasyan A.L.* Snakes of the Caucasus: Taxonomic diversity, distribution, conservation. St. Petersburg; M.: KMK Scientific Press, 2019. 276 p.
 33. *Anderson S.C.* The Lizards of Iran // Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford: Ohio, 1999. V. 15. 442 p.
 34. *Kidov A.A., Litvinchuk S.N.* Distribution and conservation status of the Hircanian wood frog (*Rana pseudodalmatina*) in Azerbaijan // Rus. J. Herpetol. 2021. V. 28. № 2. P. 97–107. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-2-97-107>

35. *Cyrén O.* Klima und Eidechsenverbreitung. Eine Studie der geographischen Variation und Entwicklung einiger Lacerten, in sbesondereunter Berücksichtigung der klimatischen Faktoren // Meddel and enfran Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning. 1924. V. 27. № 3. P. 1–82 + 13 p. plates.
36. *Даревский И.С.* Фауна пресмыкающихся Армении и ее зоогеографический анализ. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1957. 28 с.
37. *Мухелишвили Т.А.* О распространении полосатой ящерицы (*Lacerta strigata* Eichwald) и средней ящерицы (*Lacerta trilineata media* Lantz et Cyren) в Восточной Грузии // Сообщ. Акад. наук Груз. ССР. 1966. Т. XLIII. № 3. С. 753–756.
38. *Kehl M.* Quaternary climate change in Iran – the state of knowledge // *Erdkunde*. 2009. V. 63. № 1. P. 1–17. <https://doi.org/10.3112/ERDKUNDE.2009.01.01>
39. *Atalay I., Efe R., Soykan A.* Mediterranean Ecosystems of Turkey: Ecology of Taurus Mountains // *Environment and Culture in the Mediterranean Region* / Eds Efe, Cravins, Öztürk, Atalay. Newcastle, UK: Cambr. Scholars Publ., 2008. P. 3–37. <https://doi.org/10.5848/csp.1087.00001>
40. *Schmidler J.F.* Orientalische Smaragdei dechsen: 2. Über Systematik und Synökologie von *Lacerta trilineata*, *L. media* und *L. pamphylica* // *Salamandra*. 1986. V. 22. № 2/3. P. 126–146.
41. *Tuniyev B.S.* On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian isthmus and its main xerophilous refugia // *Rus. J. Herpetology*. 1995. V. 2. № 2. P. 95–119. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-1995-2-2-95-119>
42. *Доронин И.В., Мазанаева Л.Ф., Доронина М.А.* Использование ГИС-моделирования для анализа распространения средней ящерицы, *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920, на территории Дагестана (Россия) // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. 2018. Т. 322. № 4. С. 463–480. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2018.322.4.463>
43. *Кидов А.А., Доронин И.В., Пыхов С.Г., Доронина М.А.* О новой находке *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920 (Reptilia, Lacertidae) в Тальше // *Совр. герпетология*. 2019. Т. 19. Вып. 1/2. С. 68–73. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-1-2-68-73>

Cytochrome *b* Mitochondrial Gene Analysis-Based Phylogeography of a *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920 (Lacertidae: Sauria)

M. A. Doronina^a, I. V. Doronin^{a, *, **}, S. A. Lukonina^b, L. F. Mazanaeva^c, and A. V. Barabanov^a

^aZoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 199034 Russia

^bPenza State University, Penza, 440026 Russia

^cDagestan State University, Makhachkala, Dagestan, 367025 Russia

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

**e-mail: ivdoronin@mail.ru

The analysis of *cytb* of mitochondrial DNA (1143 bp) in *Lacerta media* was carried out using 34 individuals from 19 localities. Special attention was paid to previously unexplored populations on the northern border of the range within the North Caucasus and Western Transcaucasia. Two types of dendrograms of phylogenetic relations (Bayesian and Maximum Likelihood) were reconstructed, showing identical topology. Phylogenetic reconstruction identifies four supported clades. Similarly, four haplogroups are distinguished on the median network of haplotypes. The populations of the eastern part of the Armenian Highlands and the Northern Zagros are distinguished at earlier stages of the process of phylogeny *L. m. media*. Subsequently, the populations of the central part of the Armenian Highlands, the Greater Caucasus, and, at the final stage, the Central Zagros and the eastern part of the Asia Minor Highlands become isolated. The data obtained do not confirm the scenario of dispersal of the nominative subspecies from west to east and northeast, proposed by Ahmadzadeh et al. Instead, we consider the opposite direction – from east to north, south, and west. Two geographical regions were identified where representatives of several clades/haplogroups live, is the Armenian Highlands and the Zagros Mountains.

Keywords: cytochrome *b*, *Lacerta media*, mitochondrial DNA, phylogeny, phylogeography.