УДК 599.322.2; 574.9

DOI: 10.7868/S3034545626090052 Оригинальная статья / Original Article

Генетическая изменчивость, филогеография и систематика прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Lacertidae, Sauria)[1]

И.В. Доронин[1,*], М.А. Доронина[1], К.Д. Мильто[1], К.Ю. Лотиев[2, 3], С.А. Луконина[4], Л.Ф. Мазанаева[5]

[1]*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация*

[2]*Комплексный НИИ РАН, Грозный, Российская Федерация*

[3]*Национальный парк "Кисловодский", Кисловодск, Российская Федерация*

[4]*Пензенский государственный университет, Пенза, Российская Федерация*

[5]*Дагестанский государственный университет, Махачкала, Российская Федерация*

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

Аннотация. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 – самый изменчивый по внешним морфологическим признакам вид рода зеленых ящериц, обладающий одним из самых больших по площади ареалов среди пресмыкающихся и демонстрирующий реальность существования внутривидовых таксонов. Нами проведен анализ 345 последовательностей гена *cytb* митохондриальной ДНК (1143 п.н.) из 234 локалитетов и 24 последовательностей интрона 7 β-*fib* ядерной ДНК (483 п.н.) из 19 локалитетов. В анализ включены все признаваемые в настоящее время 12 подвидов прыткой ящерицы. Реконструировано два типа дендрограмм возможных вариантов филогенетических отношений, показавших идентичную топологию и наличие 11 поддержанных клад. На медианной сети гаплотипов *cytb* обособляются 11 групп. На Кавказе обнаружены представители двух клад/групп, при этом обе отмечены как на Северном Кавказе, так и в Закавказье. Наши данные позволили дополнить представления о генетическом разнообразии и филогеографии вида. В пределах Кавказа обитают следующие валидные внутривидовые таксоны прыткой ящерицы: *L. a. boemica* Suchow, 1929 (мы не поддерживаем видовой статус этого таксона) и *L. a. exigua* Eichwald, 1831. *Lacerta a. ioriensis* Peters et Muskhelischwili, 1968 syn. n. должна рассматриваться как младший субъективный синоним *L. a. boemica*, а *L a. brevicaudata* Peters, 1958 syn. n., *L. a. grusinica* Peters, 1960 syn. n. и *L. a. mzymtensis* Tuniyev et Tuniyev, 2008 syn. n. как младшие субъективные синонимы *L. a. exigua*. Показана ведущая роль Кавказа в формировании гаплотипического разнообразия *L. a. exigua*. На основании генетических и морфологических данных популяции с территории Карпат предложено рассматривать как самостоятельный подвид, для которого найдено пригодное валидное название *L. a. transsylvanica* Kimakovicz in Bielz, 1888 comb. n. и обозначен его неотип. Выборка этого таксона формирует две субклады (подгруппы) мтДНК, локализованные в Татрах и Восточных Карпатах. Для Кавказа, Карпат, Крымских гор и Пиренеев выявлены по одному эндемичному подвиду, а на Балканах – потенциально три подвида (*L. a. bosnica* Schreiber, 1912, candidates subspecies 1 и 2).

Ключевые слова: зеленые ящерицы, Кавказ, Карпаты, таксономия

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 25-24-00013).

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Н.Б. Ананьевой, О.А. Ермакову, О.В. Кукушкину, В.Ф. Орловой и Б.С. Туниеву за консультации и продуктивное обсуждение полученных результатов, М.Ю. Сасу (M.I. Sasu) за помощь в работе с коллекцией Национального музея Брукенталя (Brukenthal National Museum, Sibiu, Romania).

© Доронин И.В., Доронина М.А., Мильто К.Д., Лотиев К.Ю., Луконина С.А., Мазанаева Л.Ф., 2026

[1] Дополнительные материалы доступны в электронном виде по DOI статьи 10.7868/S3034545626090052.

Ссылка для цитирования: Доронин И.В., Доронина М.А., Мильто К.Д., Лотиев К.Ю., Луконина С.А., Мазанаева Л.Ф. Генетическая изменчивость, филогеография и систематика прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Lacertidae, Sauria) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 9. С. 66–101. https://doi.org/10.7868/S3034545626090052

Genetic Variation, Phylogeography and Systematics of *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Lacertidae, Sauria)[1]

I.V. Doronin[1, *], M.A. Doronina[1], K.D. Milto[1], K.Yu. Lotiev[2, 3], S.A. Lukonina[4], L.F. Mazanaeva[5]

[1]*Zoological Institute of the RAS, Saint Petersburg, Russian Federation*

[2]*Kislovodsk National Park, Kislovodsk, Russian Federation*

[3]*Ibragimov Complex Institute of the RAS, Grozny, Russian Federation*

[4]*Penza State University, Penza, Russian Federation*

[5]*Dagestan State University, Makhachkala, Russian Federation*

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

Abstract. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 is a species with one of the largest ranges among reptiles. This species is the most morphologically variable among the green lizards and has a number of morphologically and genetically distinguished subspecies. We analyzed 345 mitochondrial DNA *cytb* gene sequences (1143 bp) from 234 localities and 24 nuclear DNA β-*fib* intron 7 sequences (483 bp) from 19 localities. All 12 currently recognized subspecies were included in the genetic analysis. Two types of dendrograms of possible phylogenetic relationships were reconstructed, revealing identical topology and the presence of 11 supported clades. Eleven groups were distinguished on the median network of *cytb* haplotypes. Two clades/groups were recorded in the Caucasus, both in the North Caucasus and Transcaucasia. New data allowed us to expand our understanding of the genetic diversity and phylogeography of the species. Two valid subspecies-level taxa were confirmed for the Caucasus: *L. a. boemica* Suchow, 1929 (species-level status not supported) and *L. a. exigua* Eichwald, 1831. Another currently recognized subspecies, *Lacerta a. ioriensis* Peters et Muskhelischwili, 1968 syn. n. should be considered a junior subjective synonym of *L. a. boemica*, and three other Transcaucasia subspecies, *L. a. brevicaudata* Peters, 1958 syn. n., *L. a. grusinica* Peters, 1960 syn. n. and *L. a. mzymtensis* Tuniyev et Tuniyev, 2008 syn. n. should be considered as junior subjective synonyms of *L. a. exigua*. The role of the Caucasus as an important center of haplotype diversity is supported by our results. Based on genetic and morphological data, populations from the Carpathians are proposed to be considered as valid subspecies, *L. a. transsylvanica* Kimakovicz in Bielz, 1888 comb. n. Two subclades of mtDNA are distributed in the Tatra Mountains and the Eastern Carpathians and are indicated within this new taxon. One endemic subspecies has been identified for the Caucasus, the Carpathians, the Crimean Mountains, and the Pyrenees, and there are potentially three subspecies (*L. a. bosnica* Schreiber, 1912, possible subspecies 1 and 2) in the Balkans.

Keywords: green lizards, Caucasus, Carpathians, taxonomy

Funding. The study was supported by the Russian Science Foundation (project No. 25-24-00013).

Ethics declarations. The experimental protocols were approved by the Bioethics Commission of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (conclusion No. 1-3/15-06-2021).

Conflict of interests. The authors declare that they have no conflict of interest.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to N.B. Ananjeva, O.A. Ermakov, O.V. Kukushkin, V.F. Orlova, and B.S. Tuniyev for consultations and productive discussions of the results, and to M.I. Sasu for assistance with the collection of the Brukenthal National Museum (Sibiu, Romania).

For Citation: Doronin I.V., Doronina M.A., Milto K.D., Lotiev K. Yu., Lukonina S.A., Mazanaeva L.F. Genetic Variation, Phylogeography and Systematics of *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Lacertidae, Sauria). *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 9, pp. 66–101. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626090052

© Doronin I.V., Doronina M.A., Milto K.D., Lotiev K.Yu., Lukonina S.A., Mazanaeva L.F., 2026

[1] Supplementary materials are available in electronic format at the article's DOI: 10.7868/S3034545626090052

ВВЕДЕНИЕ

Одним из центров таксономического разнообразия зеленых ящериц рода *Lacerta* Linnaeus, 1758, включающего, по современным представлениям, 10 видов (Kornilios et al., 2019), выступает Кавказ. Так, для региона приводится шесть подвидов прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 из 12 признаваемых в настоящее время (Tuniyev, Ananjeva, 2024).

В ходе изучения истории становления ареала и внутривидовой структуры этого вида Кавказу традиционно отводилось значительное внимание как ключевому в этом вопросе региону. Так, в монографическом описании вида Даревский с соавторами (1976) обозначил популяции с Западного Закавказья (*L. a. grusinica* Peters, 1960) и Армянского нагорья (*L a. brevicaudata* Peters, 1958) как наиболее близкие к "исходной форме". Яблоков с соавторами (Yablokov et al., 1980; Яблоков и др., 1981, 1981а) в своих работах по реконструкции микрофилогенеза прыткой ящерицы придерживались теории северокавказского происхождения вида, основываясь на палеогеографических данных и фенетическом подходе (Яблоков, 1980).

Стугрен (Stugren, 1957), проанализировав современное распространение пресмыкающихся и земноводных Румынии, данные гляциальной геологии и палеоботаники, выделил шесть фаунистических волн заселения Европы в период последнего четвертичного оледенения; по его мнению, *L. agilis* – вид степной туранской волны, распространившийся из степей Черноморского и Каспийского бассейнов и Средней Азии.

Новый этап в изучении систематики прыткой ящерицы и начало изучения ее филогеографии связаны с исследованиями С.А. Калябиной-Хауф (Ананьева, 2012). В первых публикациях по филогенетическому анализу подвидов прыткой ящерицы (использован фрагмент гена *cytb* мтДНК) этим герпетологом с соавторами (Калябина и др., 2000, 2001; Kalyabina et al., 2001) была показана генетическая обособленность *L. a. boemica* Suchow, 1929, которая имеет, по мнению авторов, реликтовый ареал и "архаичные признаки" во внешней морфологии. В отношении *L. a. brevicaudata* было сказано, что этот подвид не демонстрирует генетической обособленности от *L. a. exigua* Eichwald, 1831. В дальнейшем данные положения были изложены в обзорных статьях (Kalyabina-Hauf et al., 2003; Joger et al., 2007).

Итогом этого исследовательского проекта стало издание монографии Калябиной-Хауф и Ананьевой (2004). В ней в филогенетический анализ была включена *L. a. grusinica*, которая продемонстрировала незначительные генетические отличия от *L. a. brevicaudata* и кавказских популяций *L. a. exigua*; был предложен новый филогенетический сценарий, включающий 6 этапов расселения и дифференциации вида с позднего плиоцена. Центром возникновения вида был назван Кавказ, а наиболее базальным подвидом – *L. a. boemica*.

Бош и Бишофф (Bosch, Bischoff, 2004) в обзоре герпетофауны Грузии выразили несогласие с выводами Калябиной с соавторами об отсутствии различий между кавказскими подвидами прыткой ящерицы (кроме *L. a. boemica*).

Опубликованные Калябиной-Хауф с соавторами последовательности *cytb* были использованы как основа в публикациях ряда авторов, продолживших ее исследования. Основные результаты работ последнего десятилетия – обнаружение трех значительно дивергировавших филогенетических линий в выборках *L. a. bosnica* Schreiber, 1912 с территории Балкан (Andres et al., 2014), подробное изучение филогеографии прыткой ящерицы в Крыму с описанием зоны контакта ареалов близкородственных подвидов *L. a. tauridica* Suchow, 1927 и *L. a. exigua* (Кукушкин и др., 2020), уточнение гипотезы дифференциации, формирования рефугиумов и расселения прыткой ящерицы (Orriols, Escoriza, 2023). Однако до настоящего времени остались нерешенными вопросы внутривидовой таксономии вида: ранг *L. a. boemica* предлагалось повысить до видового, в то время как *L. a. grusinica* и *L. a. brevicaudata* – свести в младшие синонимы *L. a. exigua* (Joger et al., 2007; Andres et al., 2014; Orriols, Escoriza, 2023); данные об узкоареальных эндемичных кавказских подвидах *L. a. ioriensis* Peters et Muskhelischwili, 1968 и *L. a. mzymtensis* Tuniyev et Tuniyev, 2008 в процитированных публикациях отсутствуют, что было одной из основных преград в завершении исследования митохондриальной филогении вида. В публикации Орриолса и Эскориза (Orriols, Escoriza, 2023) особо подчеркнута необходимость анализа внутривидовой изменчивости прыткой ящерицы с применением маркеров яДНК.

Lacerta a. ioriensis была описана из долины верхнего течения р. Иори в северной Грузии (южные склоны Большого Кавказа). Этот подвид был известен только по одной популяции на территории и в окрестностях поселка городского типа Тианети (типовое местонахождение по месту сбора голотипа) (Peters, Muskhelischwili, 1968). В настоящее время популяция этой ящерицы обнаружена и ниже по течению р. Иори на растоянии около 18 км от Тианети в районе Сионского водохранилища. Авторы описания показали близкое родство этого подвида с северокавказской *L. a. boemica*, от которой он географически отделен Казбекским горным массивом (относится к Хохскому хребту). По их мнению, дивергенция этих двух родственных подвидов от общего предка произошла из-за

поднятия хребтов Центрального Кавказа не позднее раннего плейстоцена. Примечательно, что до этого Бартенев (1935) предполагал южное происхождение ящерицы Беме в доледниковое (миоцен–плиоцен?) время: по его мнению, эта ящерица распространилась из Закавказья на Северный Кавказ, где отдельные популяции пережили оледенение Большого Кавказа в рефугиумах к северу от Водораздельного и Бокового хребтов.

В отношении *L. a. mzymtensis* отметим, что Туниев (1985) впервые опубликовал сведения об обитании *L. agilis* на хребте Аишха в верховьях р. Мзымта. Для территории Кавказского биосферного заповедника он привел "субальпийскую прыткую ящерицу" *L. agilis* ssp. (Туниев, 1999), которая была описана как самостоятельный подвид (Tuniyev, Tuniyev, 2008). В дальнейшем на субальпийских полянах хребта Кутихуг вдоль р. Ауадхара в Абхазии была обнаружена изолированная популяция мзымтинской ящерицы (Туниев, 2017). По мнению Туниева, в ксеротермический период голоцена обе группировки представляли единую популяцию, распавшуюся в относительно недавнее время.

Внимания заслуживают и изолированные популяции *L. agilis* Туальской котловины (подразделяющейся на Нарскую, Зарамагскую и Мамисонскую) в пределах Южно-Юрской депрессии, между Главным и Боковым хребтами в Северной Осетии-Алании. Прыткие ящерицы здесь обитают в субальпийском поясе, в диапазоне высот 1700–2000 м над ур. м. Вейнберг с соавторами (1988) впервые привели вид для этой территории в пределах Северо-Осетинского заповедника: по их данным на Боковом хребте *L. agilis* обитает только в Туалии, на остепненных лугах ущелья Гуркумта и в районе с. Зарамаг. В коллекции Зоологического музея МГУ хранится особь из ущелья Льядон, пойманная напротив с. Нар (ЗМ МГУ 4796, 10.08.1981. coll. И. Мещерский). Удовкин и Липкович (2000) указали на находку вида в ущелье Цмиаком в районе Зарамагского водохранилища.

До начала 2000-х гг. было принято считать, что на Северном Кавказе *L. a. exigua* проникает с запада лишь до центральных районов Кабардино-Балкарии (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Однако, по данным Лотиева и Туниева (2018), она населяет, по-видимому, все верхнее среднегорье и высокогорье Центрального Кавказа к югу от Скалистого хребта, в то время как *L. a. boemica* распространена в этом регионе на равнине, в предгорьях и нижнем среднегорье. По мнению авторов, таксономический статус изолированных высокогорных популяций прытких ящериц Центрального и Восточного Кавказа нуждается в дальнейшем изучении. Примечательно, что для зарамагской популяции, отнесенной к *L. a. exigua*, было сделано предположение о закавказском происхождении (Лотиев, Бутаева, 2022).

Впервые с помощью ДНК-штрихкодирования нами были изучены все известные на Кавказе подвиды *L. agilis*: при анализе последовательностей фрагмента гена *COI* мы смогли дифференцировать только *L. a. boemica* и *L. a. exigua*, тогда как *L. a. brevicaudata*, *L. a. grusinica* и *L. a. mzymtensis* неотличимы от *L. a. exigua*, а *L. a. ioriensis* неотличима от *L. a. boemica* (Доронина и др., 2023).

Еще один вопрос, поднятый в публикациях Калябиной-Хауф с соавторами, – придание самостоятельного таксономического статуса популяциям прыткой ящерицы Карпат и гор Пинд в Греции. Популяции продемонстрировали высокий уровень генетических различий, соответствующих подвидовому статусу (Kalyabina et al., 2001; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Мы можем обозначить их как "кандидаты в подвиды" (candidates subspecies).

На значительной части ареала прыткая ящерица – один из самых массовых видов пресмыкающихся (Баранов и др., 1976). Однако ряд изолированных и/или находящихся на периферии ареала популяций, испытывающих все возрастающее антропогенное воздействие, имеет природоохранный статус: зарамагская популяция *L. a. exigua* была внесена в список охраняемых таксонов (Красную книгу) Северной Осетии–Алании (Лотиев, Бутаева, 2022), *L. agilis* – Южной Осетии (Туниев, Лотиев, 2017), *L. a. grusinica* и *L. a. mzymtensis* – Краснодарского края (Туниев, Туниев, 2017, 2017а) и России (Туниев, 2021, 2021а). Полученные сведения о генетическом разнообразии позволят скорректировать меры по охране географических популяций.

Цель данной работы – проведение генетического анализа особей прыткой ящерицы с территорий, ранее неохваченных пунктами отбора проб, и с использованием как митохондриального, так и ядерного маркеров; установление филогенетического положения изолированных популяций и определение путей расселения прыткой ящерицы на территории Кавказа; проведение систематической ревизии и определение таксономического статуса *L. agilis* ssp. Карпатских гор.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализ морфологических признаков

При описании внешней морфологии ящериц была принята традиционная схема, используемая рядом авторов (Банников и др., 1977; Arnold et al., 2007). Промеры, мм: L. – длина тела от кончика морды до клоакальной щели; L. cd. – длина хвоста. Фолидоз: Na. – число и расположение задненосовых щитков (слева – справа); Mas. – наличие

Таблица 1. Коллекционные экземпляры *Lacerta agilis transsylvanica*, использованные при описании внешней морфологии

Table 1. List of *Lacerta agilis transsylvanica* specimens used in morphological description

Коллекционный номер, ZISP	Число экз.	Локалитет	Координаты (с.ш., в.д.)	Высота, м над ур. м.	Даты сбора	Коллектор
16133	1 ad самка	Украина, Закарпатская обл., с. Кевецкое	48.4793, 23.2227	260	29.07.1947	Л.А. Портенко
16134.1–2	1 ad самец, 1 ad самка	Украина, Закарпатская обл., г. Перечин	48.7289, 22.4682	145	06–20.07.1947	
16397.1–7	1 ad самка, 6 сеголеток	Украина, Львовская обл., г. Моршин	49.1490, 23.8759	330	12–26.09.1947	Л.И. Хозацкий
16942	1 ad самец	Украина, Закарпатская обл., г. Ужгород, около замка	48.6213, 22.3077	125	03–05.09.1957	Л.С. Гликман
17104.1–3	1 ad самец, 2 sad самки	Румыния, Бакэу, окр. курорта Слэник-Молдова	46.2237, 26.4619	530	20.07.1958	Н. Поповичи
17240.1–4	1 ad самец, 2 ad самки, 1 sad	Румыния, Нямц, д. Пынгэраць	46.9260, 26.1886	720	07.1958	С. Ванча
20484.1–2	1 ad самец, 1 ad самка	Румыния, Трансильвания, Брашов, г. Предял	45.5042, 25.5824	1090	28.05.1995	С.Н. Литвинчук
20506.1–2	1 ad самец, 1 ad самка	Украина, Закарпатская обл., Карпатский биосферный заповедник, Черногорский массив	47.9699, 24.1937	820	07–15.08.1994	К.Д. Мильто
20526	1 ad самец	Украина, Закарпатская обл., с. Деловое	47.9305, 24.1646	350	03.06.1995	С.Н. Литвинчук
20555	1 juv	Украина, Закарпатская обл., окр. г. Мукачево	48.4195, 22.7434	140	16.05.1996	
21091.1–2	1 ad самец, 1 sad	Украина, Закарпатская обл., окр. г. Ужгорода, аэропорт	48.6379, 22.2650	115	14.05.1996	
21622	1 juv	Румыния, Трансильвания, с. Деда	46.9478, 24.8761	500	04.05.1996	
22637	1 ad самка	Украина, Закарпатская обл., с. Каменица, ж/д станция Каменица – Подзамок, долина р. Уж	48.6847, 22.4024	140	25.07.2003	А.И. Зиненко
22638.1–4	1 ad самец, 3 ad самки	Украина, Закарпатская обл., с. Поляна	48.6261, 22.9652	300	28.07.2003	
22639	1 ad самец	Украина, Закарпатская обл., с. Беласовица	48.8345, 23.0692	550	30.07.2003	

и размер центральновисочного щитка (слева – справа); Sup. gran. – количество гранул между верхнересничными и надглазничными щитками (слева – справа); G. – количество горловых чешуй по линии между серединой воротника и соединением нижнечелюстных щитков; Sq. – количество спинных чешуй в одном поперечном ряду вокруг середины тела; Ventr. – количество продольных рядов брюшных щитков; Pr. – число рядов преанальных щитков и наличие увеличенных преанальных щитков.

Все промеры выполняли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Изучение фолидоза проведено под стереоскопическим микроскопом МСП-1. Названия цветов даны по шкале Бондарцева (1954).

При описании особенностей внешней морфологии карпатских популяций прыткой ящерицы было изучено 33 экз. из коллекции лаборатории герпетологии Зоологического института РАН (ZISP) (табл. 1).

Молекулярно-генетический анализ

Для выделения геномной ДНК использованы части регенерированных хвостов или фаланги пальцев передних конечностей ящериц, фиксированные в 96% этаноле. 177 ваучерных экземпляров и/или фрагменты их тканей хранятся в ZISP. В филогенетический анализ были включены 345 последовательностей митохондриального гена цитохрома *b* (*cytb*, 1143 п.н.) и 24 последовательности участка ядерного гена интрона 7 бета-фибриногена (β-*fib*, 483 п.н.) из 234 локалитетов (рис. 1; Приложение 1. Рис. 1 – Приложение 1. Рис. 5; Приложение 2. Табл. 1). Из них 92 получены в ходе проведения исследований, а 277 взяты из GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/). Важно отметить, что в работе были использованы типовые экземпляры (голотипы, паратипы), топотипы и сборы, сделанные максимально близко к типовым местонахождениям.

При составлении таблицы коллекционных экземпляров и тканевых проб нами была актуализирована и исправлена информация, приведенная в монографии Калябиной-Хауф и Ананьевой (2004), – коллекционные номера ZISP, локалитеты, даты сбора и коллекторы.

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

Для амплификации участка β-*fib* использована пара праймеров FIB-BI7U5’ – GGA GAA AAC AGG ACA ATG ACA ATT CAC – 3’ и FIB-BI7L 5’ – TCC CCA GTA GTA TCT GCC ATT AGG GTT – 3’ (Prychitko, Moore, 1997) при следующих условиях: начальная денатурация 95°C (3 мин),

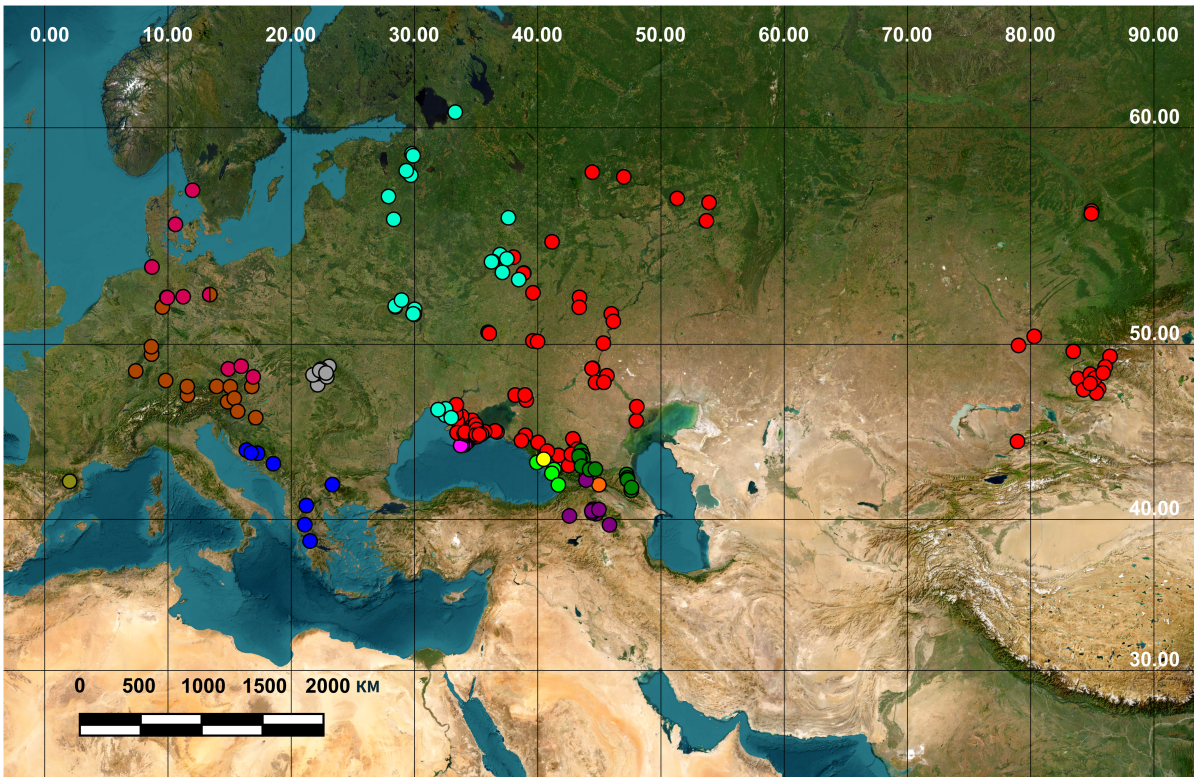


Рис. 1. Пункты сбора экземпляров *Lacerta agilis*, использованных для молекулярно-генетического анализа (весь ареал). Цветовое обозначение подвидов соответствует таковому на рис. 2–7 основного текста статьи. Детальная нумерация пунктов сбора представлена в: Приложение 1. Рис. 1 – Приложение 1. Рис. 5

Fig. 1. Collection points of *Lacerta agilis* specimens used for molecular genetic analysis (entire range). Subspecies color coding corresponds to that in fig. 2–7 of the main text of the article. Detailed numbering of collection points is presented on the maps in: Supplement 1. Fig. 1 – Supplement 1. Fig. 5

затем 30 циклов (95°C – 30 с, 60°C – 30 с, 72°C – 50 с) и конечная элонгация 72°C (5 мин).

Реакционная смесь для ПЦР (25 мкл) содержала 50–100 нг ДНК, 0.5 мкМ каждого праймера, 0.2 мМ dNTPs, 1.5 мМ $MgCl_2$, 2.5 мкл 10× ПЦР буфера (10 мМ Tris-HCl, pH 8.3, 50 мМ KCl) и 2 ед. Taq-полимеразы (Thermo Scientific). Секвенирование проводилось на генетическом анализаторе ABI PRIZM 3500xL (Applied Biosystems).

Выравнивание последовательностей было проведено в программах Geneious Prime 2021.0.1 (https://www.geneious.com) и AliView 1.6 (Larsson, 2014). Филогенетические отношения были реконструированы с использованием метода Байеса (Bayesian analysis, BA) в программе Mr. Bayes 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001; Altekar et al., 2004) и методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) в программном пакете MEGA X (Kumar et al., 2018). Для комбинированного набора последовательностей мтДНК и яДНК был использован метод ML в программе IQ-TREE v2.4.0 (Minh et al., 2020).

Для BA использованы 10 млн генераций; статистическая надежность узлов ML-деревьев оценена путем бутстреп анализа (2000 псевдореплик). Устойчивость узлов дендрограмм в случае Байесова анализа было оценено с помощью расчета апостериорных вероятностей; уровень поддержки узлов 0.95 и более – высокий, 0.90–0.95 – средний, менее 0.90 – неподдержанный. Значения бутстреп-поддержек в ML-анализе: более 75% – достоверная, 50–75% – тенденция, менее 50% – отсутствие поддержки (Felsenstein, 2004).

Выбор модели эволюции нуклеотидных последовательностей для анализа *cytb* в MEGA X осуществлен в данной программе – HKY+G+I. Для анализа в MrB осуществлен в программе MrModeltest 2.4 (Nylander, 2004) с использованием информационного критерия Акаике (AIC): для *cytb* – HKY+G+I, для β-*fib* – HKY+G. Для анализа в IQ-TREE – в программе ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017) – HKY+F+G4.

Графические изображения деревьев получены с помощью программы FigTree 1.4.4 (http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree). Построение сети гаплотипов осуществлялось методом TCS в программе PopART (Leigh, Bryant, 2015). При анализе генетической изменчивости в программе DnaSP v.5.10.01 (Librado, Rozas, 2009) вычислены 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 *Fs*). Генетические дистанции (*p*-дистанции) вычисляли в программе MEGA X.

Для выделения таксономических границ по молекулярно-генетическим признакам были применены алгоритмы ABGD (Automatic barcode gap discovery) (Puillandre et al., 2012) и ASAP (Automated simultaneous analysis phylogenetics) (Sarkar et al., 2008). Они позволяют обозначить условные молекулярные операционные таксономические единицы (Molecular phylogenetic taxonomic units, MOTU), представляющие собой монофилетические клады неопределенного ранга. Анализ проводили с использованием следующих параметров: Pmin (минимальная априорная дистанция) = 0.005, Pmax (максимальная априорная дистанция) = 0.1, X (относительная ширина интервала) = 0.5; была использована матрица попарных K80-дистанций.

За основу физико-географического районирования Кавказа были взяты схемы Гвоздецкого (1963) и Думитрашко (1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Все новые последовательности депонированы в GenBank (NCBI) под номерами PV986082–PV986173.

345 последовательностей гена *cytb* образуют 182 гаплотипа. Выявлена 191 (16.7% от общей длины фрагмента) вариабельная позиция, из них 157 (13.7%) – парсимониинформативные. Соотношение транзиций к трансверсиям составило 4.11. Показатели генетического разнообразия в выборке даны в табл. 2.

24 последовательности гена β-*fib* образуют 12 гаплотипов. Выявлены 23 (4.8% от общей длины фрагмента) вариабельные позиции, из них – 16 (3.3%) парсимониинформативные. Соотношение транзиций к трансверсиям составило 1.01. Показатели генетического разнообразия в выборке: S – 23, η – 23, h – 0.83 (± 0.002), π – 0.012 (± 0.001), K – 5.81, Tajima's D – 0.40 ($p > 0.1$), Fu's Fs – −2.55.

По результатам реконструкции филогенетических взаимоотношений представителей этого вида (*cytb*) были получены дендрограммы с идентичной топологией, на которых можно выделить 11 поддержанных клад (рис. 2). В кладу A вошли *L. a. exigua*, *L. a. brevicaudata*, *L. a. grusinica* и *L. a. mzymtensis* (рис. 3); B – *L. a. tauridica*; C, D и E – *L. a. bosnica* s.l.; F – *L. a. agilis*; G – *L. a. garzoni* Palacios et Castroviejo, 1975; H – *L. a. argus* (Laurenti, 1768); I – карпатские *L. agilis* ssp.; J – *L. a. chersonensis* Andrzejowski, 1832; K – *L. a. boemica* и *L. a. ioriensis* (рис. 4).

Для кавказских выборок была построена объединенная (*cytb* + β-*fib*) дендрограмма, на которой

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

Table 2. Genetic diversity of *Lacerta agilis* samples based on mitochondrial *cytb* (1143 bp)

Клада	*n*	*S*/*η*	*h*	*π*	*K*	Tajima's *D*	Fu's *Fs*
A	148	57/60	0.87 ± 0.02	0.004 ± 0.0003	2.98	−2.24 ($p < 0.01$)	−60.1
B	44	35/36	0.95 ± 0.01	0.007 ± 0.0003	6.59	−0.7 ($p > 0.1$)	−7.74
C	5	12/12	0.9 ± 0.61	0.008 ± 0.0016	6.4	0.8 ($p > 0.1$)	0.88
D	2	6/6	1 ± 0.5	0.007 ± 0.0033	6	–	1.79
E	3	1/1	0.67 ± 0.31	0.001 ± 0.0004	0.67	–	0.2
F	21	6/6	0.56 ± 0.12	0.001 ± 0.0002	0.74	−1.74 ($0.1 > p > 0.05$)	−3.13
G	4	0/0	–	–	–	–	–
H	22	9/9	0.83 ± 0.06	0.002 ± 0.0002	2.29	−0.24 ($p > 0.1$)	−2.46
I	10	16/16	0.96 ± 0.06	0.006 ± 0.0008	5.13	−0.43 ($p > 0.1$)	−1.92
J	35	31/31	0.88 ± 0.05	0.005 ± 0.0007	4.54	−1.4 ($p > 0.1$)	−10.3
K	51	45/45	0.97 ± 0.01	0.007 ± 0.0007	6.52	−1.19 ($p > 0.1$)	−17.27
Общее	345	191/217	0.97 ± 0.005	0.04 ± 0.0012	33.78	−0.002 ($p > 0.1$)	−46.63

Примечания. *n* – объем выборки, *S* – общее количество полиморфных позиций, *η* – общее количество замен, *h* – разнообразие гаплотипов, *π* – разнообразие нуклеотидов на сайт, *K* – среднее количество нуклеотидных замен, Tajima's *D* – значение теста Таджимы, Fu's *Fs* – значение теста на нейтральность Фу.

Notes. *n* – sample size, *S* – total number of polymorphic positions, *η* – total number of substitutions, *h* – haplotype diversity, *π* – nucleotide diversity per site, *K* – mean number of nucleotide substitutions, Tajima's *D* – Tajima's test value, Fu's *Fs* – Fu's neutrality test value.

можно обозначить две поддержанные клады: в первую вошли *L. a. exigua*, *L. a. brevicaudata* и *L. a. mzymtensis*, во вторую *L. a. boemica* и *L. a. ioriensis* (рис. 5).

Минимальная величина некорректированных генетических дистанций (*p*-distance) при анализе *cytb* выявлена между подвидами *L. a. exigua* и *L. a. brevicaudata* из клады A (0.53%), максимальная – между *L. a. boemica* (клада K) и *L. a. mzymtensis* (клада A) (7.51%) (табл. 3). По данным изменчивости β-*fib* *p*-дистанция минимальная между *L. a. brevicaudata* и *L. a. mzymtensis* (0%), максимальная – между *L. a. boemica* и *L. a. exigua* (0.47%) (табл. 4).

На полученной медианной сети гаплотипов *cytb* (рис. 6) можно обозначить 11 гаплогрупп (кластеров). Их подвидовая дифференциация соотвествует таковой на дендрограмме *cytb*. Наибольшее количество нуклеотидных замен между I и VII гаплогруппами – 139, наименьшее между VIII и IX – 10. Отдельно была построена сеть для выборок с территории Кавказа (рис. 7), на которой четко обособлены две гаплогруппы с дистанцией 49 замен. На ней же были обозначены географические регионы происхождения генетического материала: Предкавказье, Большой Кавказ, Закавказская депрессия, Армянское нагорье (включая Малый Кавказ). Бóльшая часть гаплотипов происходит из первых двух регионов.

Относительно высокие значения *h* и низкие значения π в общей выборке *L. agilis* характерны для популяций с быстрым ростом численности от изначально небольшого числа основателей в случае, когда прошло достаточно времени для восстановления гаплотипической изменчивости за счет мутационного процесса, но недостаточно для того, чтобы накопились значительные различия между нуклеотидными последовательностями (Абрамсон, 2007). Минимальные показатели гаплотипического и нуклеотидного разнообразия выявлены в кладах E, F и H. Отрицательные значения тестов на нейтральность Tajima's *D* и Fu's *Fs* (хотя они не являются статистически значимыми) в кладе A, значительно превосходящие данные показатели в других кладах, могут свидетельствовать об экспансивном росте популяции в прошлом и/или положительном отборе (Fu, 1997; Grant, 2015).

Наибольшее генетическое разнообразие отмечено для *L. a. boemica* и *L. a. bosnica*, что согласуется с теорией локализации популяций с наибольшими показателями *h* и *π* в местах расположения предполагаемых рефугиумов (Ibragim et al., 1996).

Анализ ABGD/ASAP показал наличие четкого разрыва между значениями популяционной изменчивости (treshold distance = 1.70%, barcode gap distance = 5%). Применение данных алгоритмов позволило выявить в объеме *L. agilis* 11 монофилетических MOTU в ABGD и 9 в ASAP (рис. 2).

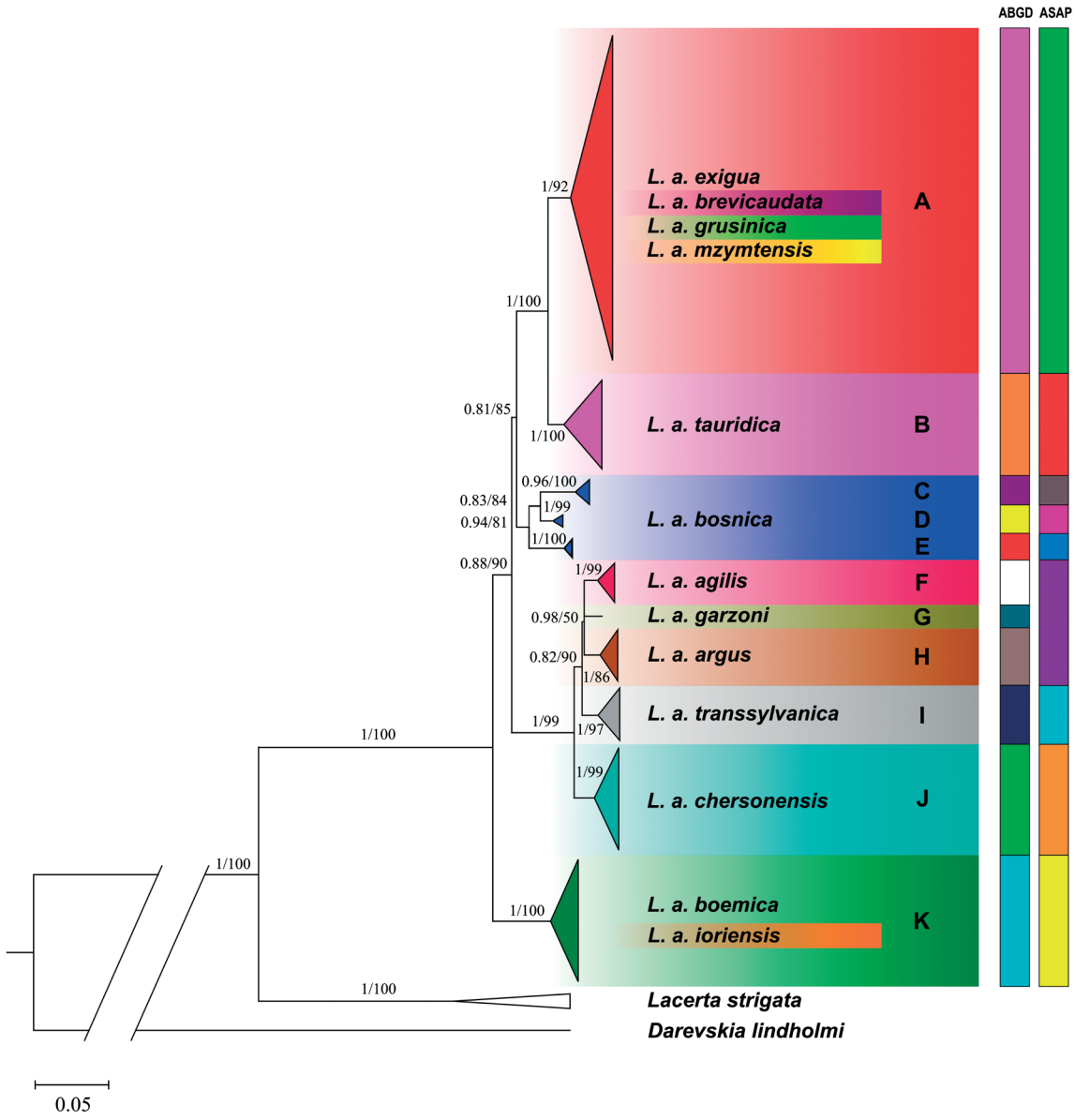


Рис. 2. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа гена *cytb* (1143 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстреп-поддержки (BA/BS). В двух столбцах разными цветами указаны выделенные молекулярные операционные таксономические единицы (MOTU)

Fig. 2. Dendrogram of phylogenetic relationships of *Lacerta strigata* representatives based on the analysis of the *cytb* gene (1143 bp). Bayesian posterior probabilities and bootstrap supports (BA/BS) are indicated at the nodes. The selected molecular operational taxonomic units (MOTUs) are indicated in different colors in two columns

ОБСУЖДЕНИЕ

Относительно генетического разнообразия прыткой ящерицы необходимо отметить, что в нашем исследовании изменчивости *COI* для нее были получены максимальные среди зеленых ящериц Кавказа и сопредельных территорий показатели (Доронина и др., 2023). Эти данные согласуются с внутривидовой изменчивостью представленных в исследовании таксонов – нескольких подвидов *L. agilis*, номинативного подвида *L. media* Lantz et Cyrén, 1920 и монотипичного вида *L. strigata* Eichwald, 1831.

Сопоставление полученных для вида датировок по молекулярным часам (Orriols, Escoriza, 2023) с хронологией изменения биоценозов Восточной Европы и Кавказа в позднем плиоцене–эоплейстоцене (Филиппова, 1997; Сиренко, 2021) дают следующий сценарий основных событий

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

Table 3. Mean genetic *p*-distances (%) (below the diagonal) and standard deviations (above the diagonal) between *Lacerta agilis* subspecies based on *cytb* (1143 bp)

Подвид	*agilis*	*argus*	*boemica*	*bosnica* C	*bosnica* D	*bosnica* E	*brevicaudata*	*chersonensis*	*exigua*	*garzoni*	*grusinica*	*ioriensis*	*mzymtensis*	*transsylvanica*	*tauridica*
agilis		0.36	0.86	0.81	0.80	0.80	0.81	0.60	0.80	0.48	0.82	0.90	0.87	0.49	0.80
argus	1.30		0.83	0.76	0.79	0.77	0.78	0.59	0.77	0.48	0.78	0.87	0.82	0.51	0.76
boemica	6.84	6.61		0.84	0.82	0.83	0.86	0.88	0.85	0.87	0.85	0.27	0.91	0.86	0.86
bosnica C	5.90	5.40	6.86		0.56	0.64	0.72	0.81	0.69	0.83	0.70	0.86	0.74	0.83	0.74
bosnica D	5.66	5.71	6.16	3.09		0.60	0.67	0.81	0.67	0.82	0.66	0.83	0.73	0.84	0.69
bosnica E	5.58	5.11	6.39	3.95	3.12		0.67	0.77	0.66	0.83	0.66	0.83	0.73	0.80	0.72
brevicaudata	5.77	5.26	6.82	5.02	4.31	4.01		0.79	0.19	0.83	0.17	0.87	0.33	0.79	0.49
chersonensis	3.26	3.13	7.04	5.65	5.66	4.96	5.39		0.78	0.64	0.79	0.91	0.83	0.60	0.81
exigua	5.55	5.05	6.73	4.70	4.22	3.93	0.53	5.29		0.82	0.22	0.86	0.35	0.79	0.52
garzoni	1.97	2.13	6.81	6.01	5.78	5.68	5.99	3.57	5.78		0.84	0.88	0.89	0.52	0.83
grusinica	5.98	5.38	6.88	4.89	4.40	4.17	0.64	5.55	0.84	6.20		0.86	0.20	0.80	0.49
ioriensis	7.12	6.78	0.90	6.80	6.14	6.22	6.67	7.17	6.57	6.63	6.73		0.92	0.90	0.89
mzymtensis	6.47	5.72	7.51	5.11	4.99	4.70	1.03	5.85	1.27	6.69	0.63	7.36		0.85	0.57
transsylvanica	2.43	2.57	6.76	6.40	6.19	5.73	5.79	3.39	5.67	2.53	6.01	7.04	6.44		0.81
tauridica	5.99	5.39	7.02	5.36	4.70	4.79	2.33	5.89	2.50	6.21	2.41	7.01	2.85	6.24	

Таблица 4. Средние генетические *p*-дистанции (%) (под диагональю) и их стандартные отклонения (над диагональю) между таксонами рода *Lacerta* по данным анализа последовательностей фрагмента гена интрона 7 β-*fib* (483 п.н.)

Table 4. Mean genetic *p*-distances (%) (below the diagonal) and standard deviations (above the diagonal) between different taxa of *Lacerta* based on intron 7 β-*fib* (483 bp)

Таксон	*L. a. boemica*	*L. a. brevicaudata*	*L. a. exigua*	*L. a. ioriensis*	*L. a. mzymtensis*	*L. media*	*L. strigata*
L. a. boemica		0.31	0.31	0	0.31	0.69	0.51
L. a. brevicaudata	0.44		0.04	0.31	0	0.68	0.50
L. a. exigua	0.47	0.04		0.31	0.04	0.68	0.50
L. a. ioriensis	0	0.44	0.47		0.31	0.69	0.51
L. a. mzymtensis	0.44	0	0.04	0.44		0.68	0.50
L. media	2.20	2.20	2.20	2.20	2.20		0.75
L. strigata	1.21	1.21	1.21	1.21	1.21	2.53	

филогенеза вида: 2.58 млн лет назад из-за глобального похолодания и аридизации климата, обусловленных формированием ледяного покрова Арктики, на юге Восточно-Европейской равнины широкое развитие получили сообщества сухих степей. Вероятно, это стало толчком к началу диверсификации на Кавказе основных современных клад *L. agilis* – отделению *L. a. boemica* от общего предка. 1.8 млн лет назад нарастающие аридизация и глобальное похолодание, вызванные проникновением

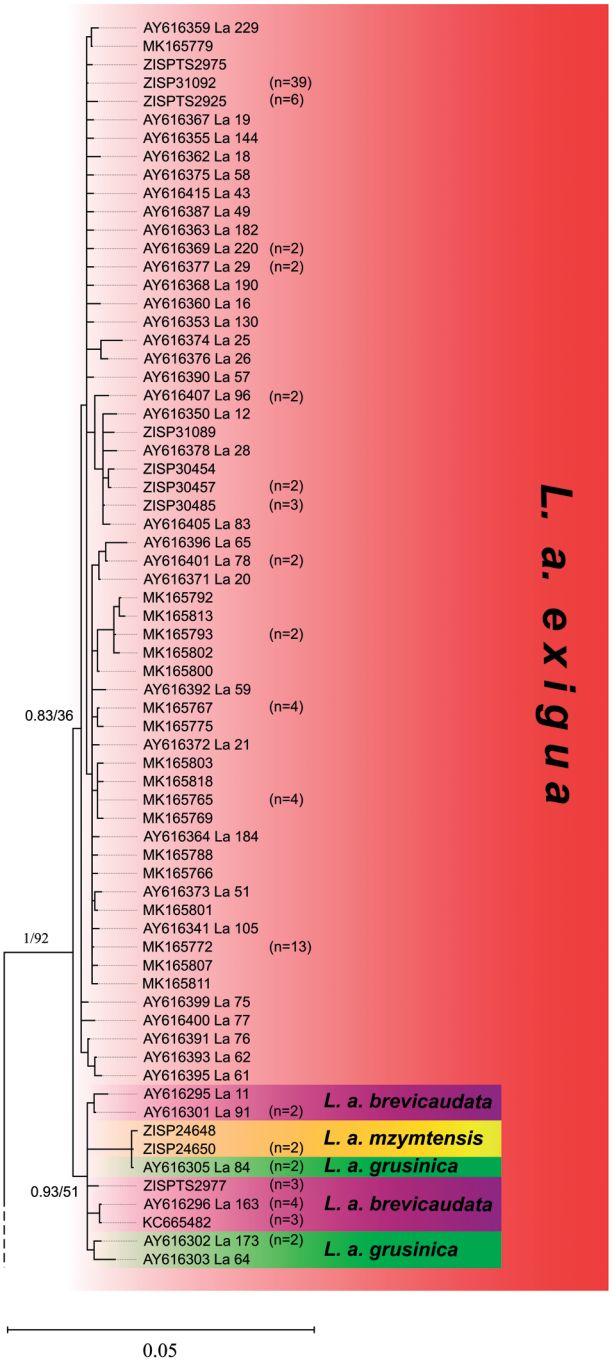


Рис. 3. Фрагмент дендрограммы филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа гена *cytb* (1143 п.н.) – клада А

Fig. 3. A fragment of the dendrogram of phylogenetic relationships of representatives of *Lacerta agilis* based on the results of the analysis of the *cytb* gene (1143 bp) – clade A

арктических холодных воздушных масс на значительные территории Северного полушария, привели к еще более широкому распространению травянистых ценозов. С этим периодом можно связать дальнейшее формообразование, давшее западную и восточную группу подвидов.

Рассмотрим отдельно каждую гаплотипическую кладу (гаплогруппу), осветив более подробно выборки с территории Кавказа – ключевой территории для решения поставленной в работе цели.

Клада А (гаплогруппа II)

Сформирована представителями *L. a. brevicaudata*, *L. a. exigua*, *L. a. grusinica* и *L. a. mzymtensis* с *p*-дистанциями между ними 0.53–1.21 и 0–9 заменами на сети, что отражает незначительную генетическую дифференциацию. При первом делении внутри нее представители кавказских эндемиков вошли в самостоятельную субкладу, но не сгруппировались в самостоятельные филогенетические линии, а продемонстрировали гомогенность (рис. 3). Центральным на сети здесь стал Hap 37 (Южная Осетия и Зарамагская котловина в Северной Осетии-Алании) (рис. 6, 7), локализованный в пределах Большого Кавказа. От него, без медианных векторов (скрытых узлов), отходят линии (ребра) к гаплотипам Армянского нагорья (Hap 64–66, 139), Закавказской депрессии (Hap 67, 68) и Большого Кавказа (Hap 3, 4, 67, 69). Выборки из окрестностей Адлера (Hap 69, отнесенный к *L. a. grusinica*) и с горы Аишха-2 (Hap 3, 4, типовая серия *L. a. mzymtensis*) не продемонстрировали различий, что указывает на генетическую идентичность популяций долины р. Мзымта, по которой прыткая ящерица с побережья расселилась в среднегорья и высокогорья. Для *L. agilis* в условиях резкопересеченного ландшафта Западного Кавказа был указан именно долинный путь расселения (Туниев, 1987). Вероятно, все популяции горных долин и Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа генетически представляют собой одну общность. По нашим данным, прыткая ящерица и сейчас населяет все высотные участки долины Мзымты.

Параллельно с западнокавказской-закавказской субкладой на сети формируются две группы гаплотипов, формирующих звездчатую структуру – индикатор недавнего и быстрого роста численности популяции (демографическая экспансия), свидетельствующий о монофилетическом происхождении популяций (эффект основателя). Центральный гаплотип первой группы сформирован последовательностями от ящериц с территории Предкавказья (Hap 9, 27, 115), предгорий и высокогорий Большого Кавказа (Hap 9, 27, 36), равнинного Крыма (Hap 158), юга (Hap 27, 93) и центра

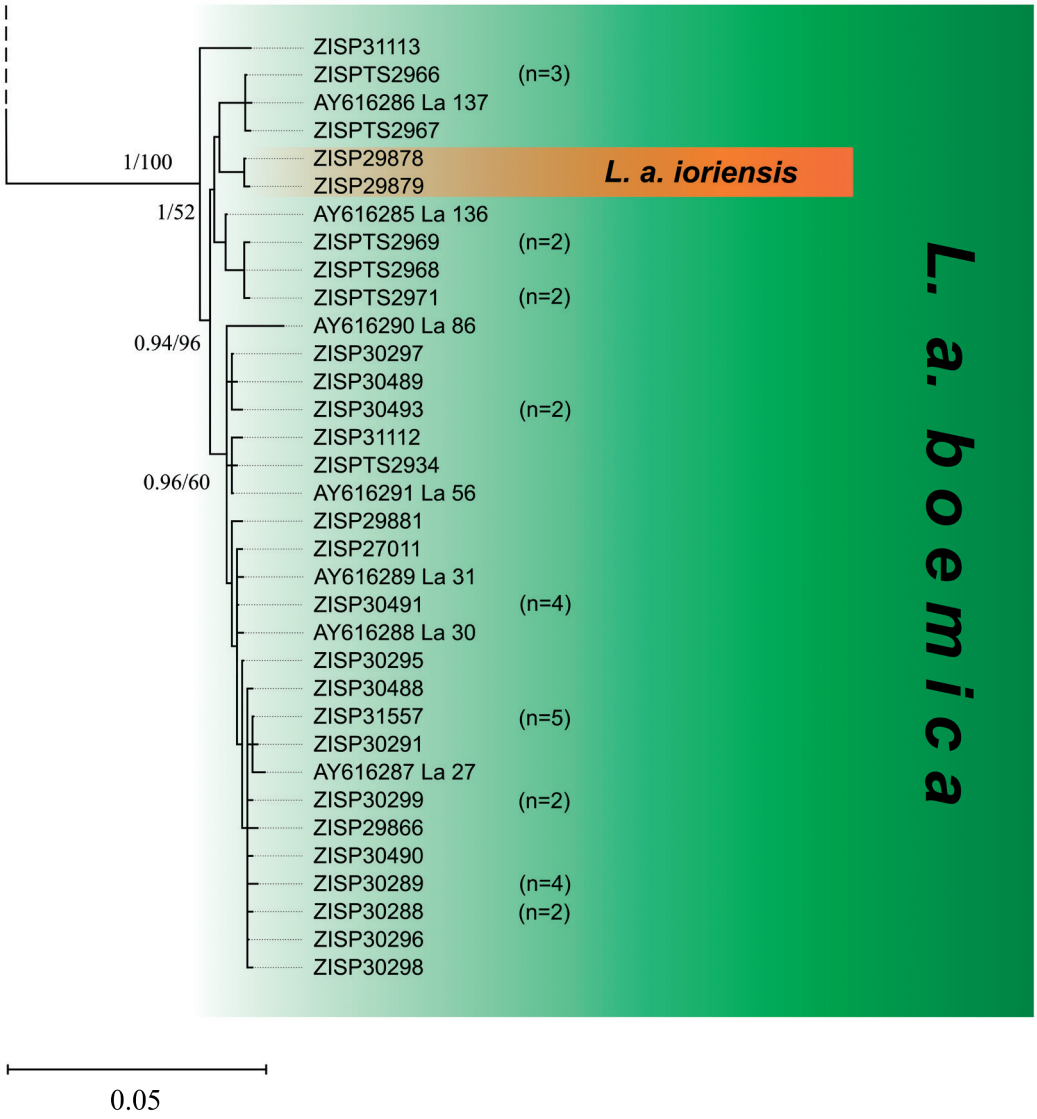


Рис. 4. Фрагмент дендрограммы филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа гена *cytb* (1143 п.н.) – клада K

Fig. 4. A fragment of the dendrogram of phylogenetic relationships of representatives of Lacerta agilis based on the results of the analysis of the *cytb* gene (1143 bp) – clade K

(Hap 27) Восточно-Европейской равнины, Казахского мелкосопочника (Hap 27, 111). Он напрямую связан с Hap 37 (*L. a. brevicaudata*), с отличиями только в две замены. Здесь наиболее обособлены (3–4 замены) от центрального пула особи, пойманные в Предкавказье (Hap 19, 20, 26) и предгорьях Большого Кавказа (Hap 108, 110), из дельты р. Волга (Hap 121), юга (Hap 92) и центра (Hap 106) Восточно-Европейской равнины. С дистанцией в одну замену отделяются гаплотипы особей с востока Западной Сибири (Hap 112, 113), представляющие, наряду с казахстанскими, наиболее удаленные от Кавказа выборки (более 3000 км).

Генетическая близость юго- и североосетинских выборок подтверждает закавказское происхождение высокогорных популяций *L. a. exigua* Бокового хребта (восточный сектор Большого Кавказа). На это указывает и отсутствие находок вида в теснинах среднего течения р. Ардон и распространение *L. a. boemica* в ее нижнем течении. В то же время популяции высокогорий Центрального Кавказа, в частности – Приэльбрусья (Hap 9), по нашему мнению, имеют предкавказское (равнинное) происхождение. При этом, с учетом положения на сети Hap 108 и 109, происходящих из одного локалитета – окр. с. Хушто-Сырт в Чегемском ущелье,

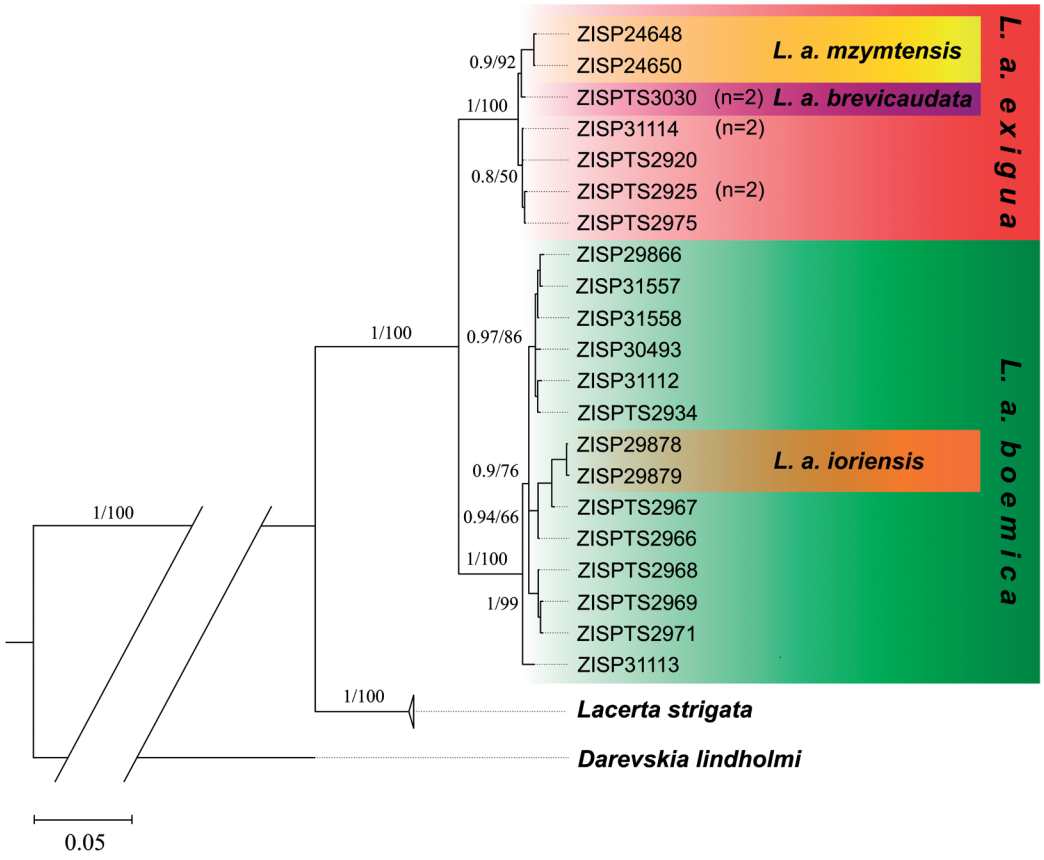


Рис. 5. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа *cytb* + β-*fib* (1626 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстрэп-поддержки (BA/BS)

Fig. 5. Dendrogram of phylogenetic relationships of *Lacerta agilis* representatives based on *cytb* + β-*fib* analysis (1626 bp). Bayesian posterior probabilities and bootstrap supports (BA/BS) are indicated at nodes

но имеющих между собой дистанцию в 4 замены, мы можем предположить многократную колонизацию долин рек Северного Кавказа.

Известны примеры формирования в речных долинах среднегорья и высокогорья региона популяций (в том числе изолированных) “степных” видов позвоночных животных, также имеющих северное (равнинное) происхождение. Для Северного Кавказа в условиях развития оледенения позднего плейстоцена описан процесс депрессии высотных поясов и остепнения не только предгорий, но и среднего яруса гор; происходило снижение нивального и альпийского поясов с параллельным расширением и поднятием в горы степного и лесостепного пояса, при этом лесная зона приобретала мозаичное распространение (Барышников, 2020). Наиболее наглядный пример – заселение горных районов малым сусликом (*Spermophilus pygmaeus*). Вероятно, этот вид многократно колонизировал северный макросклон Большого Кавказа; выделяют три основных этапа этого процесса – менее 400, 300 и 200 тыс. лет назад, при этом заселение ущелий Центрального Кавказа (Черекского, Баксанского и Малкинского) во время третьего этапа связывают с отсутствием сплошного пояса лесов на данной территории (Темботова и др., 2025). Аналогии мы наблюдаем и в распространении прыткой ящерицы.

В центральный гаплотип второй звездчатой структуры *L. a. exigua* вошли ящерицы из Крыма (Hap 123, 160, 170), Левобережья р. Днепр (Hap 123, 171) и Причерноморской низменности (Hap 123). От него отходят линии к гаплотипам Крыма (Hap 91, 124, 151, 152, 154, 157, 168, 175), центра Восточно-Европейской равнины (Hap 104, 105), Причерноморской низменности (Hap 166) и западной части Большого Кавказа (Hap 99). Это может отражать вектор как с территории Кавказа, так и обратное направление расселения.

Обращает на себя внимание Hap 67 (включает топотип *L. a. grusinica*), локализованный в Колхидской низменности (Закавказская депрессия) и на отрогах Абхазского хребта (Большой Кавказ):

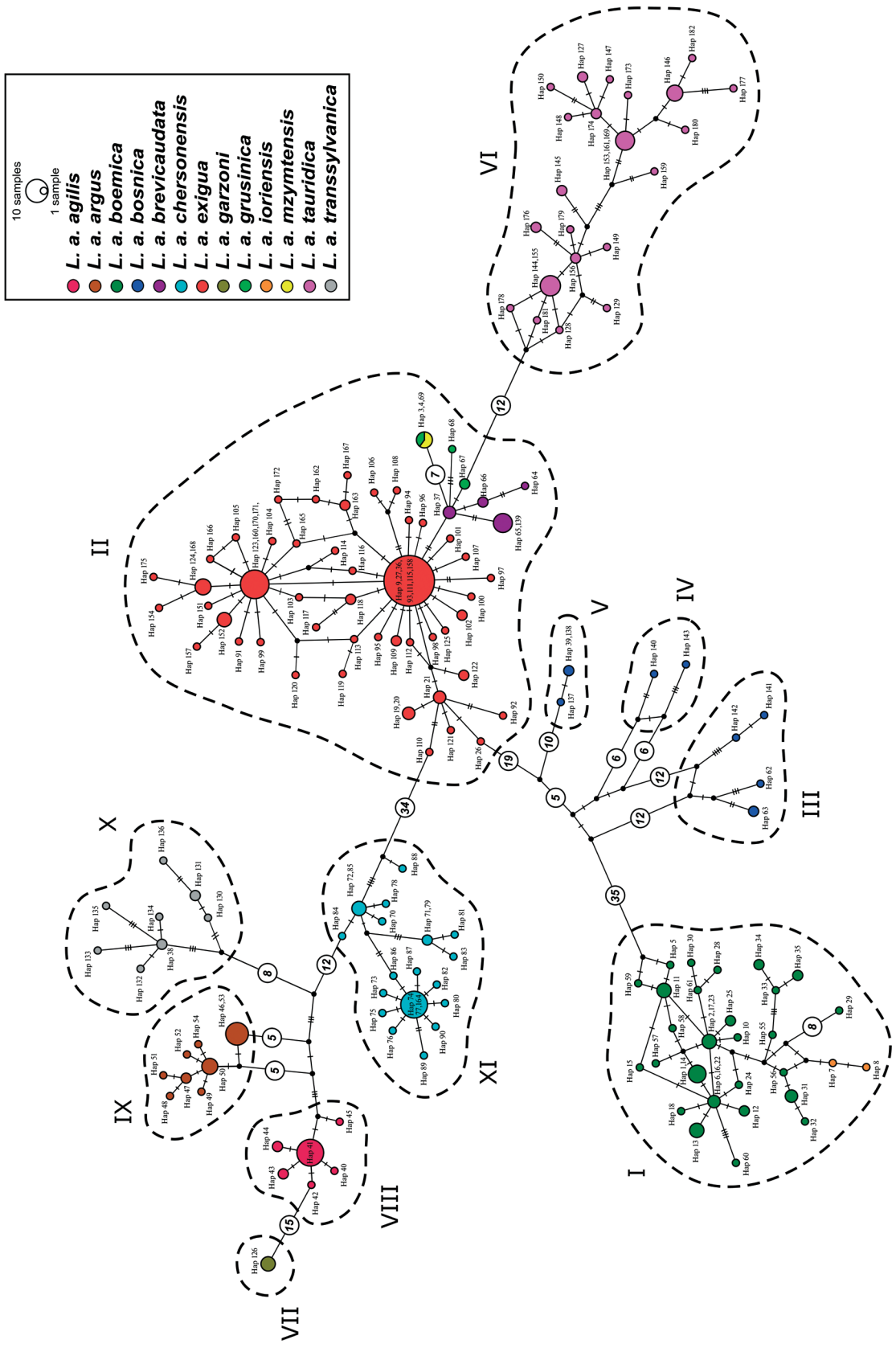


Рис. 6. Медианная сеть гаплотипов *cytb* представителей *Lacerta agilis* (1143 п.н.). Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип; размер значка пропорционален встречаемости в выборке. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки – нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий – предсказанные гаплотипы. Пунктирной линией ограничены группы гаплотипов. Римские цифры – номера гаплотипических групп

Fig. 6. Median network of *cytb* haplotypes of *Lacerta agilis* representatives (1143 bp). Each colored circle is a unique haplotype; the size of the icon is proportional to its occurrence in the sample. Connecting lines are probable evolutionary relationships, notches are nucleotide substitutions, black circles at the nodes of the lines are predicted haplotypes. Geographic regions are indicated by colored fill. Haplotype groups are delimited by a dotted line. Roman numerals are numbers of haplotype groups

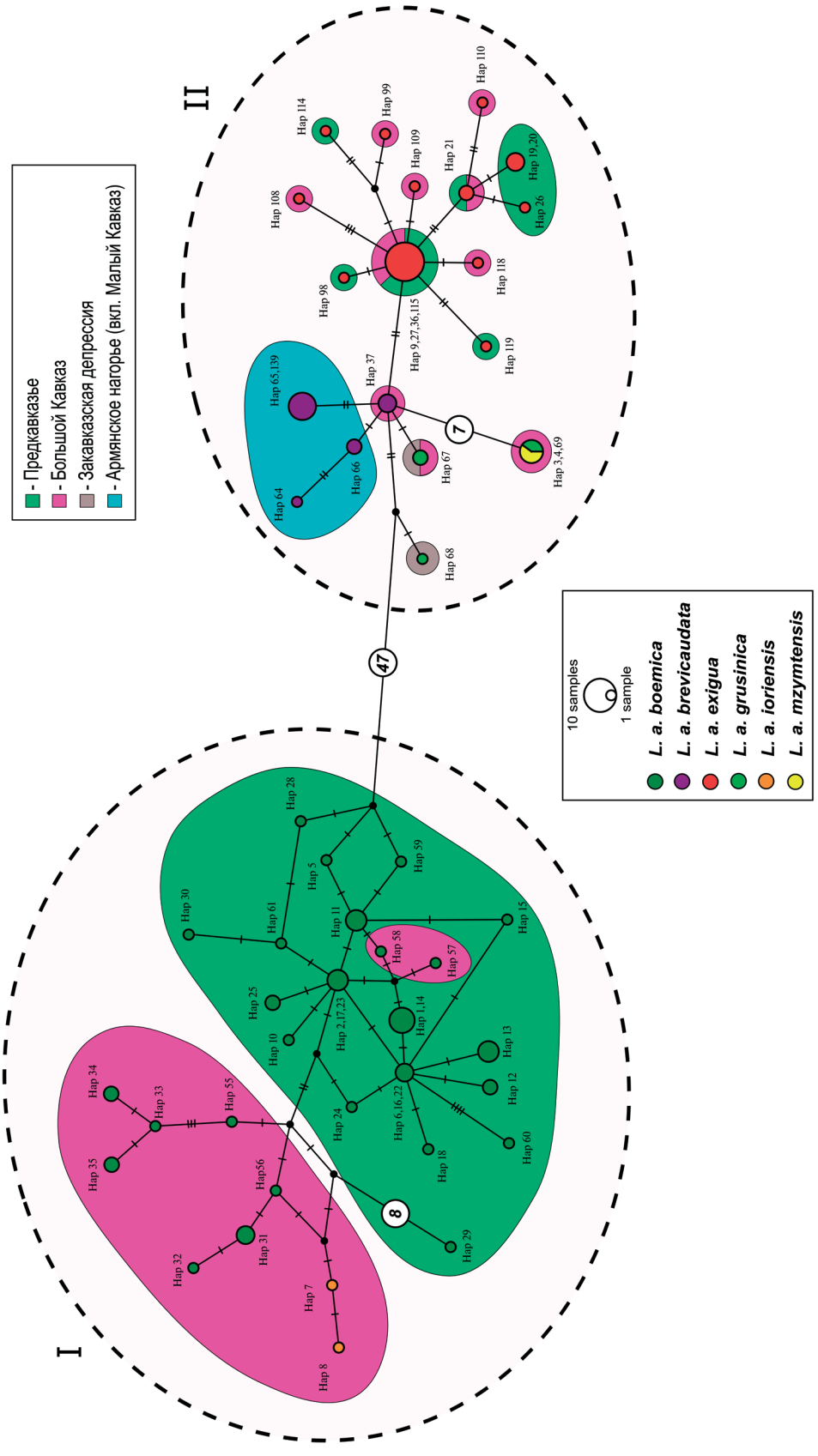


Рис. 7. Медианная сеть гаплотипов *cytb* представителей *Lacerta agilis* (1143 п. н.) с территории Кавказа. Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип; размер значка пропорционален встречаемости в выборке. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки – нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий – предсказанные гаплотипы. Пунктирной линией ограничены группы гаплотипов. Цветной заливкой обозначены географические регионы. Римские цифры – номера гаплотипических групп

Fig. 7. Median network of *cytb* haplotypes of *Lacerta agilis* representatives (1143 bp) from the Caucasus. Each colored circle is a unique haplotype; the size of the icon is proportional to its occurrence in the sample. Connecting lines are probable evolutionary relationships, notches are nucleotide substitutions, black circles at the nodes of the lines are predicted haplotypes. Geographic regions are indicated by colored fill. Haplotype groups are delimited by a dotted line. Geographic regions are indicated by colored fill. Roman numerals are numbers of haplotype groups

именно от него идет линия к гаплогруппе VI (*L. a. tauridica*). Эта связь отсутствует между популяциями Горного Крыма и наиболее географически близкими к ним популяциями Кавказа – Тамани (Hap 27).

Основываясь на описанной топологии дендрограмм и гаплосети, мы можем сделать вывод о ведущей роли Кавказа как рефугиума и места формирования гаплотипического разнообразия *L. a. exigua*, что противоречит схеме из работы Орриолса и Эскориза (Orriols, Escoriza, 2023), вынесших рефугиум для клады *exigua* за его пределы в район современного Восточного Приазовья.

Клада B (гаплогруппа VI)

Несмотря на сравнительно незначительный по площади ареал, в выборке эндемика Крымских гор *L. a. tauridica* на медианной сети нет выраженной звездчатой структуры, что свидетельствует об отсутствии недавнего резкого увеличения численности популяции или эффекта основателя, указывая на более стабильную демографическую историю, сложную генетическую структуру, наличие длительной изоляции популяций. Мы можем обозначить на сети две подгруппы с дистанцией 6 замен. Первая, за некоторым исключением (Hap 153, 177, 182), локализована в юго-западной и северо-восточной части Горного Крыма, вторая занимает среднюю часть – яйлу и северные склоны яйлинских массивов главной гряды Крымских гор, разделяя область распространения первой. Исключение в локализации второй подгруппы составляет Hap 145 из Байдарской долины на юго-западе. В предшествующей публикации (Кукушкин и др., 2020) для *L. a. tauridica* было обозначено три подгруппы, а сиквенс от особи с территории г. Симферополь (Hap 129) занял наиболее обособленную позицию на дендрограмме. На нашей сети он наиболее близок к ящерицам из Симферопольского р-на (Hap 128, 156), что согласуется с географией сбора.

Аналогичное разделение ареала одной генетической группы лацертид другой на два участка в центральной части Крымских гор было обнаружено при изучении филогеографии ящерицы Линдгольма, *Darevskia lindholmi* (Szczerbak, 1962) – второго эндемика герпетофауны полуострова (Kukushkin et al., 2021). Вероятно, это совпадение стало результатом общих процессов формирования рефугиумов.

Клады C–E (гаплогруппы III–V)

Наши результаты подтверждают существование внутри *L. a. bosnica* s.l. трех обособленных клад (гаплогрупп), которые обозначены в работе Андреса с соавторами (Andres et al., 2014) и имеют *p*-дистанции между собой 3.09–3.95 и 24–31 замену на сети. Это соответствует дистанциям между большинством признаваемых подвидов. Географически они приурочены к Динарскому нагорью – группа III, в которой можно выделить две обособленные подгруппы с восемью заменами между ними, к горам Пинд – V (сюда же вошла последовательность от особи с горы Лакмос, NMW 36120, которая в монографии Калябиной-Хауф и Ананьевой (2004) впервые была обозначена как новая филогенетическая линия и претендент на описание нового подвида), а также Динарскому нагорью и горам Родопы – IV. Представители последней группы выявлены в двух географических выделах, в отличие от первых двух.

Клады F–H (гаплогруппы VII–IX)

Представлены выборками близкородственных *L. a. agilis*, *L. a. argus* и *L. a. garzoni*, входящих в западную группу подвидов с *p*-дистанцией 1.30–2.13 и 10–26 заменами на сети. Именно для них на дендрограмме возникло противоречие при использовании алгоритмов ASAP и ABGD: первый объединил их в одну MOTU. Среди всех признаваемых нами подвидов прыткой ящерицы пара *L. a. agilis* и *L. a. argus* обладает минимальной генетической дистанцией и незначительными морфологическими отличиями (табл. 3, 5).

Клада I (гаплогруппа X)

Клада, имеющая значительную дистанцию от других подвидов западной группы (2.43–3.39 и 18–34 замены на сети), представлена карпатскими особями *L. agilis* ssp. Внутри нее выделяются две субклады (подгруппы), условно – западная и восточная. Западная сформирована экземплярами из юго-восточной Словакии (Hap 131, 136) и северо-восточной Венгрии (Hap 130), а восточная – из западной Украины (Hap 38, 132–135). Если западная субклада занимает Татры и восток Среднедунайской низменности, то восточная – Восточные Карпаты.

Клада J (гаплогруппа XI)

Выборка *L. a. chersonensis*, формирующая данную кладу, демонстрирует наибольшую дистанцию в группе западных подвидов – 3.13–3.57 и 22–36 замен. Характерно наличие звездчатой структуры с центром, сформированным гаплотипами с юга (Причерноморской низменности) (Hap 74, 77, 164) и центра Восточно-Европейской равнины (Hap 74, 77). Наиболее генетически удален от нее гаплотип северо-запада данной равнины (Hap 88).

Клада K (гаплогруппа I)

На дендрограмме и медианной сети она заняла базальное и наиболее удаленное положение и была сформирована представителями *L. a. boemica*

и *L. a. ioriensis* (*p*-дистанция между ними – 0.90 и 2 замены). При этом иорская ящерица (Нар 7, 8) не стала наиболее дистанцированной, что не согласуется с теорией закавказского происхождения ящерицы Беме. Это положение занял образец из г. Владикавказ (ZISP 31113, Нар 29) – типового местонахождения этого таксона (по месту сбора лектотипа, Доронин, Доронина, 2020). Анализ по изменчивости *COI* (Доронина и др., 2023) и включение последовательностей β-*fib* также показали базальное положение владикавказского экземпляра (рис. 5).

Здесь необходимо сделать примечание: Владикавказ расположен у подножия Лесистого хребта (первая передовая и наиболее низкая гряда северного склона) на Осетинской наклонной равнине непосредственно на границе Большого Кавказа и Предкавказья. Поскольку топотип был собран нами в равнинной части города, где расположена основная часть подходящих для этой ящерицы биотопов, данная выборка была отнесена к Предкавказью. Город находится на берегу р. Терек. В бассейне этой реки лежит основная часть области распространения данного подвида прыткой ящерицы. Было ожидаемо обнаружить здесь наиболее базальный гаплотип, который стал внешней группой по отношению к другим последовательностям в кладе. За пределами Терского бассейна на северо-западной периферии ареала подвид обитает в бассейне р. Кума (Ставропольский край), а на восточной периферии ареала – в бассейнах рек Самур, Сулак и мелких рек, расположенных между ними (Дагестан).

После отделения владикавказского экземпляра выборка делится на 2 субклады (подгруппы на сети) – первую составили сборы с территории Дагестана (Нар 31–35, 55, 56) и Грузии (иорская ящерица, Нар 7, 8); все эти гаплотипы локализованы в пределах Большого Кавказа. Во вторую субкладу вошли выборки из Предкавказья (Нар 1, 2, 5, 6, 10–18, 22–25, 28, 30, 59–61), представленного Ставропольским краем, Кабардино-Балкарией, Северной Осетией-Аланией (в том числе из г. Алагир и его окрестностей, расположенных, как и Владикавказ, на Осетинской наклонной равнине, но значительно удаленных от Нар 29 – на 14 замен), а также Большого Кавказа (Нар 57 и 58 – район Голубых Озер в Кабардино-Балкарии на высоте 950 м над ур. м.). Гаплотипы равнинного Предкавказья в значительной степени связаны между собой, в отличие от Большого Кавказа, представленного тупиковыми линиями.

Описанная топология гипотетически отражает становление ареала таксона: с территории Осетинской наклонной равнины *L. a. boemica* расселилась на Северном Кавказе, проникнув на востоке в пределы современного Дагестана, откуда, огибая Большой Кавказский хребет (либо его наиболее приподнятый центральный сектор), распространилась в Закавказье на севере Азербайджана и северо-востоке Грузии до долины р. Иори. По этому пути расселение могло проходить в пределах ландшафтной зоны низкогорий и среднегорий. На это указывает и высотная приуроченность таксона: в пределах северо-восточной части Кавказа, откуда могло происходить вселение в Закавказье, ящерица Беме в основном распространена в зоне предгорий (средняя высота мест обнаружения около 900 м над ур. м.) (Доронина и др., 2023). За последние десятилетия она не была обнаружена нами на Главном и Боковых хребтах в пределах Дагестана. Хотя в литературе описан путь проникновения на территорию Грузии северокавказских элементов фауны позвоночных животных непосредственно через Главный Кавказский хребет по горным перевалам (Джанашвили, 1963), на данном этапе мы исключаем его для *L. a. boemica*.

Помимо филогенетической близости прытких ящериц с территории Дагестана и Грузии, в пользу предложенного сценария расселения свидетельствуют указания на обитание этого вида в юго-восточной части Большого Кавказа (Щербак и др., 1976), а также экземпляр, собранный в Азербайджане и диагностированный нами как *L. a. boemica* – ZISP 18667, “Бакинская губ., Геокчайский район, Араб-Мех-Тюбе” = Ахсуйский район, с. Арабмехдибей (= Арабмехтюбей), 09.1929, коллектор неизвестен. Этот экземпляр (первоначально был записан в коллекцию как *L. strigata*) впервые вводится в научный оборот. Здесь отметим, что опубликованные сведения о нахождении прыткой ящерицы в пределах Нахичевани, Ленкорани и Талышских гор, а также в ряде пунктов на северо-востоке Азербайджана (Щербак и др., 1976), вероятнее всего, стали следствием ошибочного определения *L. media* и *L. strigata*.

Прохождение миграционного пути по территории Дагестана в обход Главного Кавказского хребта (или его наиболее приподнятой центральной части) было неоднократно показано для ряда таксонов и отдельных эволюционных линий пресмыкающихся (Мазанаева, Орлова, 2009; Мазанаева, Туниев, 2011), в том числе и представителя рода зеленых ящериц – *L. strigata* (Доронин и др., 2024).

Для всех горных популяций вида в группах II–VI, X характерно отсутствие связи с другими гаплотипами за исключением однолинейного узлового. Наличие четко выраженной звездчатой структуры на сети гаплотипов характерно прежде всего для наиболее распространенных подвидов *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis*.

Таксономические выводы

В настоящее время мы не можем согласиться с приданием *L. a. boemica* видового статуса: во всех опубликованных ранее работах и в нашем исследовании *L. agilis* являлась строго монофилетическим таксоном. Значения *p*-дистанций по *cytb* мтДНК между ящерицей Беме и другими подвидами (табл. 3, 6.16–7.51) являются наиболее высокими внутри вида, но сопоставимыми для ряда других подвидов, например между *L. a. garzoni* и *L. a. mzymtensis* – 6.69, *L. a. mzymtensis* и *L. a. transsylvanica* – 6.44. Сравнение последовательностей интрона 7 β-*fib* яДНК также показало подвидовой уровень: между популяциями одного подвида *L. agilis* дистанция 0–0.04; подвидами, включая *L. a. boemica*, – 0.44–0.47; видами *Lacerta* spp. – 1.21–2.53 (табл. 4). Кроме того, по нашим данным, в зоне перекрывания ареалов *L. a. boemica* и *L. a. exigua* выявлены особи с генетическими и морфологическими признаками гибридизации.

Данное исследование и все предшествующие публикации по генетической изменчивости подвидов прыткой ящерицы продемонстрировали меж- и внутрипопуляционный уровень различий при анализе маркеров мт- и яДНК между *L. a. boemica* и *L. a. iioriensis*; *L. a. exigua* и *L a. brevicaudata*, *L. a. grusinica*, *L. a. mzymtensis.* Этот же вывод можно сделать при сопоставлении *p*-дистанций в выборках других видов зеленых ящериц (Ahmadzadeh et al., 2013; Marzahn et al., 2016; Доронина и др., 2023, 2024).

Аналогично обстоит ситуация и с признаками внешней морфологии: Бартенев и Резникова (1935), изучив выборку прыткой ящерицы с Северного Кавказа и Черноморского побережья, пришли к выводу, что здесь распространена только *L. a. exigua*. Делая примечания к своим наблюдениям на Кавказе, Бишоф и Энгельман (Bischoff, Engelmann, 1976) обратили внимание на окраску прытких ящериц с берега оз. Севан – типовой территории *L. a. brevicaudata*: часть особей была однотонно-зеленая, т.е. окрашена как *L. a. grusinica*, а часть – как *L. a. exigua*. В свою очередь, некоторые особи *L. a. exigua* из Кисловодска были близки по окраске к *L. a. grusinica*. Позже, в своей работе о ящерицах Грузии, Бишоф (Bischoff, 2003) пишет о нехарактерной, по его мнению, окраске *L. a. grusinica* из Кобулети: половина самок были окрашены не в зеленый цвет, а в коричневый. Таким образом эти авторы, признающие и отстаивающие валидность обсуждаемых подвидов, сами указывают, что приписываемые им паттерны окраски и рисунка не имеют, по-видимому, диагностического значения.

Наиболее масштабные исследования внешних морфологических признаков были проведены при подготовке коллективной монографии “Прыткая ящерица” (Даревский и др., 1976). Одним из основных выводов, который можно сделать из приведенных в книге данных, служит факт наличия популяций с “подвидовыми” признаками *L a. brevicaudata* и *L. a. grusinica* в разных частях ареала *L. a. exigua*. Таким образом, уже в середине 1970-х гг. практически все эндемичные кавказские подвиды могли быть сведены в младшие синонимы. В дальнейшем сведения из монографического описания вида были дополнены и обобщены в статьях Яблокова с соавторами (Yablokov et al., 1980; Яблоков и др., 1981, 1981а). Их карты разнообразия фенотипов прыткой ящерицы демонстрируют наличие на Кавказе только двух форм – *L. a. boemica* и *L. a. exigua*. Однако Яблоков и его ученики не были систематиками и проведение таксономической ревизии никогда не входило в их научные задачи. Калябина-Хауф и Ананьева (2004) также привели примеры отсутствия надежного морфологического диагноза для обозначенных выше подвидов.

В первоначальном описании *L. a. iioriensis* (Peters, Muskhelischwili, 1968) и опубликованной позднее монографии Мусхелишвили (1970) отсутствует информация о достоверных отличиях от *L. a. boemica* по всем диагностическим метрическим и меристическим признакам. Это относится и к количеству спинных чешуй в одном поперечном ряду вокруг середины тела: диапазон 38–46 чешуй, по которому иорская ящерица “стоит особняком среди всех кавказских форм прыткой ящерицы” (Мусхелишвили, 1970, с. 78), укладывается в показатели этого признака ящерицы Беме – 38–51 чешуя (Банников и др., 1977; данные авторов). Утверждение в определителе Банникова с соавторами (1977) о том, что иорская ящерица – самый короткохвостый подвид, основано на недоразумении: из 59 измеренных экземпляров в типовой серии, “лишь 4 ♂♂ и 2 ♀♀ с целым хвостом” (Мусхелишвили, 1970, с. 76). При изучении пяти паратипов (без номера) из коллекции Института зоологии Грузинской АН (входит в структуру Государственного университета Илии; здесь же хранился голотип, который в настоящее время, по нашим данным, утерян) и десяти паратипов из коллекции Зоологического музея Берлина (ZMB 39276; фото Н.Б. Ананьевой) нами было установлено, что речь идет о регенерированных после аутотомии хвостах.

Можно констатировать, что в пределах Кавказа обитают следующие валидные внутривидовые таксоны прыткой ящерицы: *L. a. boemica* и *L. a. exigua*. *Lacerta a. iioriensis* syn. n. должна рассматриваться как младший субъективный синоним *L. a. boemica*, а *L a. brevicaudata* syn. n., *L. a. grusinica* syn. n. и *L. a. mzymtensis* syn. n. – как младшие субъективные синонимы *L. a. exigua*.

Обратная ситуация сложилась с популяциями прыткой ящерицы Карпат, имеющими сопоставимые с подвидовыми генетические дистанции в западной группе подвидов (2.43–3.39) и уникальное сочетание признаков внешней морфологии. Калябина-Хауф и Ананьева (2004), предлагавшие рассматривать их как самостоятельный подвид, указали, что из данного региона не были опубликованы пригодные валидные названия. В дальнейшем эта точка зрения не была оспорена.

В работе о фауне Трансильвании австровенгерский натуралист Бильц (Bielz, 1888) опубликовал новое пригодное валидное название – *Lacerta viridis* var. *Transsylvanica* за авторством натуралиста из Германштадта Морица фон Кимаковича (Moritz von Kimakovicz, 1849–1921). В первоначальной публикации указано, что эта вариация отличается от типичной зеленой ящерицы, *L. viridis* (Laurenti, 1768), рядом морфологических признаков: отсутствием нижнего назо-френального щитка и наличием только трех передних надгубных щитков, а также значительно бóльшим размером чешуек, из которых 38–39 образуют поперечный ряд по спине, а меньшее количество идет вдоль тела.

Здесь следует заметить, что три верхнегубных (Labiale) щитка перед глазом характерны для *L. agilis*, в то время как у *L. viridis* – четыре. Количество чешуй вокруг середины тела у румынских *L. viridis* – 44–56 у самцов и 41–57 у самок, против 33–44 у *L. agilis* (Fuhn, Vancea, 1961). Отсутствие скулового щитка (Frenale), вероятно, соответствует заносовой комбинации 1/1, характерной для прытких ящериц с территории Румынии. Следует обратить внимание и на типовое местонахождение вариетета: “*wohl an den meisten siebenbürgischen Fundorten, insbesondere am Hammersdorfer Berge bei Hermannstadt, bei Talmatsch und im Lotriorathal am Rothenthurmpass*” (Bielz, 1888, p. 107) – “*вероятно, в большинстве местностей Бурценланда, особенно на горе Хааммерсдорфер-Берге около Германштадта, около Тальмача и в Лотриоратале на перевале Ротентурм*” (наш перевод). Первые два локалитета находятся в ближайших окрестностях Сибиу Румынии, где встречаются оба вида ящериц, а третий локалитет – в горах, в лесной зоне, где зеленая ящерица не обитает (Fuhn, Vancea, 1961).

Таким образом, описание Кимаковича относится к прыткой ящерице, а не к зеленой. Ранее это несоответствие было отмечено Беттгером (Boettger, 1893) и Буланже (Boulenger, 1920), помещавших этот триномен в список синонимов *L. agilis*. Но, начиная с публикации Мертенса и Мюллера (Mertens, Müller, 1940) *L. viridis* var. *Transsylvanica* снова ошибочно фигурирует в списках синонимов *L. viridis*. На основании вышеизложенного мы возвращаем это название в список синонимов прыткой ящерицы и предлагаем новую комбинацию для карпатской прыткой ящерицы, которую считаем самостоятельным подвидом:

Lacerta agilis transsylvanica Kimakovicz in Bielz, 1888 comb. n.

Lacerta agilis Wolf var. *typica* – Bedriaga, 1886: 123 (part.).

Lacerta viridis var. *Transsylvanica* Kimakovicz in Bielz, 1888: 107.

Lacerta agilis forma *typica* – Браунер, 1904: 14 (part.); Никольский, 1905: 103 (part.); Boulenger, 1920: 39 (part.).

Lacerta agilis agilis Wolf – Никольский, 1915: 292 (part.).

Lacerta agilis agilis Linnaeus, 1758 – Mertens, Müller, 1928: 39 (part.); Терентьев, Чернов, 1936: 34 (part.); Терентьев, Чернов, 1937: 34 (part.); Mertens, Müller, 1940: 43 (part.); Терентьев, Чернов, 1940: 90 (part.); Сухов, 1948: 109; Терентьев, Чернов, 1949: 181 (part.); Štěpánek, 1949: 96; Таращук, 1959: 179 (part.); Mertens, Wermuth, 1960: 99 (pat.); Młynarski, 1960: 24 (part.); Fuhn, Vancea, 1961: 192; Щербак, 1966: 100; Berger et al., 1969: 27 (part.); Даревский и др., 1976: 82 (part.); Банников и др., 1977: 200; Dely, 1978: 43 (part.); Щербак, Щербань, 1980: 204; Bischoff, 1981: 86 (part.); Baruš et al., 1992: 81 (part.); Korsós, Bischoff, 1997: 230 (part.); Загороднюк, 1999: 53; Szczerbak, 2003: 102; Tytov et al., 2005: 100.

Lacerta agilis argus (Laurenti, 1768) – Bischoff, 1984: 52 (part.); Bischoff, 1988: 29 (part.); Maślak, 1995: 2 (part.); Milto, 1996: 199; Arnold, 2004: 141 (part.); Калябина-Хауф, Ананьева, 2004: 13 (part.); Schlüter, 2004: 79; Sindaco, Jeremčenko, 2008: 237 (part.); Blanke, 2010: 16 (part.).

Lacerta agilis chersonensis Anderzejowski, 1832 – Korsós, Bischoff, 1997: 230 (part.); Engelmann et al., 1985: 257 (part.).

Lacerta agilis ssp. – Kalyabina et al., 2001: 153; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004: 74; Песков, Бровко, 2005: 128; Песков и др., 2010: 141; Песков и др., 2011: 542; Andres et al., 2014: 3; Доронина и др., 2023: 350.

Lacerta agilis “Carpathians” – Orriols, Escoriza, 2023: 289.

Типовое местонахождение и типовые экземпляры. Исходя из первоначальной публикации, описание нового вариетета было основано на изучении более чем одного экземпляра. Согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (ICZN, 1999, ст. 73.2), речь идет о серии синтипов, пойманных согласно современному административно-территориальному делению в Сибиу, Трансильвании, Румынии.

Зоологическая коллекция Кимаковича хранится в Национальном музее Брукенталя (Brukenthal



Рис. 8. Неотип *Lacerta agilis transsylvanica* Kimakovicz in Bielz, 1888 comb. n. (ZISP 20484.1): *а* – вид сверху; *б* – вид снизу; *в* – анальная область; *г* – голова, вид слева. Масштабная линейка 1 см

Fig. 8. Neotype *Lacerta agilis transsylvanica* Kimakovicz in Bielz, 1888 comb. n. (ZISP 20484.1): *а* – dorsal view; *б* – ventral view; *в* – anal region; *г* – head, left view. Scale bar 1 cm



Рис. 9. Карпатская прыткая ящерица *(Lacerta agilis transsylvanica)*: *а, г* – взрослые самцы; *б, е* – ювенильные особи; *в, д* – взрослая самка. Польша, Подкарпатское воеводство, Бещадский национальный парк, 27–28.09.2012, фото К.Д. Мильто

Fig. 9. Carpathian sand lizard (*Lacerta agilis transsylvanica*): *а, г* – adult males; *б, е* – juveniles; *в, д* – adult female. Poland, Podkarpackie Voivodeship, Bieszczady National Park, September 27–28, 2012, photo by K.D. Milto

Таблица 5. Основные диагностические признаки подвидов *Lacerta agilis*

Table 5. The main diagnostic features of *Lacerta agilis* subspecies

Подвид	Доминирующая комбинация Na.	Число рядов преанальных щитков	Увеличенные пары преанальных щитков	Особенности рисунка и окраски	Характерные аберрации окраски	Особенности рисунка из белых полос на спине
L. a. boemica	2/1	2	+	Самцы полностью зеленые с голубым горлом	*concolor*	Маргинальные и медиальная линии блеклые
Западная группа подвидов						
L. a. agilis	1/2	1	–	Широкая вертебральная полоса, зеленые самцы редки	*ocellata*	Маргинальные и медиальная линии пунктирные, часто очень неровные
L. a. argus	1/2	1	–	Широкая вертебральная полоса, зеленые самцы редки	*erythronota*	Маргинальные и медиальная линии равномерно пунктирные
L. a. chersonensis	1/1	2	–	Узкая яркая вертебральная полоса, зеленые самцы редки	–	Медиальная и затылочная линии отсутствуют, маргинальные линии регулярные
L. a. garzoni	2/0	1	–	Широкая яркая вертебральная полоса	*ocellata*	Маргинальные и медиальная линии пунктирные и регулярные
L. a. transsylvanica	1/2	1–2	+	Широкая вертебральная полоса, зеленые самцы редки	*erythronota, ocellata*	Маргинальные и медиальная линии пунктирные и регулярные
Восточная группа подвидов						
L. a. bosnica	1/1	1	–	Широкая вертебральная полоса, зеленые самцы редки	*ocellata*	Маргинальные и медиальная линии регулярные и непрерывные
L. a. exigua	2/2	2	+	Широкая вертебральная полоса с белой медиальной линией посередине, самцы и самки часто полностью зеленые	*concolor, maculata, punctata, viridinota*	Маргинальные и медиальная линии непрерывные и хорошо выражены
L. a. tauridica	1/2	2	+	Широкая вертебральная полоса, либо спина зеленая, самцы часто полностью зеленые	*concolor, erythronota, punctata, viridinota*	Маргинальные и медиальная линии непрерывные и хорошо выражены

National Museum, Sibiu, Romania), однако его сборы, или же экземпляры прытких ящериц с датой и местом поимки, которые подходят под описание синтипов – до 1888 г. в Трансильвании, в настоящее время в этом музее не сохранились (M.I. Sasu, личное сообщение, 2026 г.). Они неизвестны и в других коллекциях мира.

Для обеспечения стабильности номенклатуры мы обозначаем экземпляр ZISP 20484.1 в качестве неотипа *Lacerta viridis* var. *Transsylvanica* Kimakovicz in Bielz, 1888. Данный номенклатурный акт необходим, так как на территории Румынии предполагается наличие гибридных популяций в зоне контакта ареалов подвидов *L. agilis* (Iftime, Iftime, 2006; Iftime et al., 2008). Выбранный нами экземпляр ранее был генотипирован (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004): номер в GenBank – AY616434.

Неотип (обозначается здесь). ZISP 20484.1 (рис. 8), взрослый самец, Румыния, Трансильвания, Брашов, г. Предял (România, Transilvania, județul Brașov, oraș Predeal), 45.5042 N, 25.5824 E, 1090 м над ур. м., 28.05.1995, leg. С.Н. Литвинчук.

Рекомендуемое русское название – карпатская прыткая ящерица.

Диагноз. Средних размеров подвид прыткой ящерицы западной группы буро-серой окраски

с выраженной спинной полосой, центральновисочный щиток крупный, заносовая формула 1/2, реже – 1/1, рядов преанальных чешуй 1–2, из которых центральные увеличены.

Описание неотипа. Половозрелый самец. L. 72.3; хвост неполный; Na. 1/2 с обеих сторон; Mas. выражен с обеих сторон; Sup. gran. отсутствуют с обеих сторон; G. 15; Sq. 40; Ventr. 27; P.f. 1/12; Pr. 1 ряд и 1 пара увеличенных центральных щитков. Окраска боковой части тела темно-зеленая, вертебральная полоса грязно-зеленая с крупными черными пятнами, медиальная дорсальная линия пунктирная, маргинальные линии сплошные. Фон нижней части тела голубовато-зеленый. Низ тела покрыт зеленовато-серыми пятнами, занимающими значительную часть поверхности брюшных щитков.

Описание. Составлено по 33 экземплярам из коллекции ZISP (табл. 1) и с использованием опубликованных данных (Щербак, Щербань, 1980). L. (n = 110) 61.0–91.4 (72.91 ± 0.21), самцы 61.0–84.9 (71.24 ± 0.26), самки 62.3–91.4 (74.57 ± 0.16); L. cd. 84.0–138.0 (111.62 ± 0.30), самцы 86.2–135.2 (110.62 ± 0.29), самки 84.0–138.0 (123.0 ± 0.31); Na. – 1/2 (62%), 1/1 (25%) и другие комбинации (13%); Mas. хорошо выражен как минимум у 76% особей; G. (n = 33) 12–22 (17.70 ± 0.38); Sq. (n = 110) 34–46 (39.41 ± 0.12), самцы 33–44 (39.13 ± 0.15), самки 35–46 (39.7 ± 0.10); Ventr. (n = 110) 24–32 (28.36 ± 0.18), самцы 25–32 (28.38 ± 0.26), самки 24–31 (28.35 ± 0.1); P. fm. (n = 110) 10–15 (12.26 ± 0.16), самцы 10–15 (12.37 ± 0.15), самки 10–15 (12.16 ± 0.18). Pr. 1–2 ряда (1 ряд – 54%, 2 ряда – 46%), 1–2 пары преанальных щитков увеличены у 57%.

Основной фон спины у самцов оливково-серый, бока зеленые; самки оливково-серые. Широкая полоса на спине выражена у 67% особей, с прерывистой точечной светлой медиальной линией. Аберация *erythronota* отмечена у 22%. На спине и боках темные пятна с белыми глазками (рис. 9).

Отличия от близких подвидов. Карпатский подвид морфологически наиболее близок к *L. a. argus*, при этом по признакам внешней морфологии занимает промежуточное положение между *L. a. argus* и *L. a. chersonensis*. От парапатрической *L. a. chersonensis* отличается комбинацией Na. 1/2, увеличенной центральной парой Pr., широкой вертебральной полосой с белой пунктирной медиальной линией. От парапатрической *L. a. argus* отличается частой комбинацией Na. 1/1 и часто встречающимися двумя рядами Pr. с увеличенной парой центральных щитков (табл. 5).

Распространение. Населяет Карпаты (Карпатский горный регион) в восточной части Центральной Европы: в центральной, восточной и северной Румынии, восточной Словакии, северо-восточной Венгрии, Закарпатской и Прикарпатской Украине и юго-восточной Польше. В Румынии населяет Трансильванию, Карпатские горы, включая Трансильванские Альпы. На Украине населяет Закарпатскую область, западные части Львовской и Ивано-Франковской областей.

Биогеография. Существование обособленной формы прыткой ящерицы в пределах одного из самых обширных горных хребтов Европейской Альпийской системы имеет свою биогеографическую основу. Карпатские горы рассматривают как ледниковый рефугиум для центральноевропейской флоры и фауны (Schmitt, 2009). Центральная и Северная Европа могли быть колонизированы в основном популяциями, происходящими из несредиземноморских рефугиумов. Климат района этих гор во время последнего оледенения, вероятно, был умеренным и не таким засушливым, как в Центральной и Северной Европе. Относительно благоприятные палеоэкологические условия в плейстоцене и голоцене обеспечили относительно высокий уровень биоразнообразия и эндемизма Карпат (Halada et al., 2024). Популяции многих среднеевропейских видов из карпатского рефугиума часто играли важную роль в постледниковой реколонизации северных территорий (Randi, 2007).

Высокий уровень эндемизма в регионе характерен для таких групп, как подземные беспозвоночные, моллюски, прямокрылые, жесткокрылые, пауки и сосудистые растения. За пределами Средиземноморья Карпатские горы послужили плейстоценовым ледниковым рефугиумом для большинства видов среднеевропейской герпетофауны, таких как *Triturus cristatus*, *Lissotriton vulgaris*, *Lis. montandoni*, *Bombina variegata*, *Rana arvalis*, *R. temporaria*, *L. agilis*, *Vipera berus* (Babik et al., 2004; Joger et al., 2007; Litvinchuk et al., 2024). Также показано значение Карпат как рефугиума и для млекопитающих Европы (*Capreolus capreolus, Cervus elaphus*, *Sus scrofa*, *Vulpes vulpes*, *Microtus agrestis*). При этом в регионе среди позвоночных представлены эндемики как подвидового (*Marmota marmota latirostris*, *Rupicapra rupicapra carpatica*, *Rupicapra rupicapra tatrica*, *Lynx lynx carpathica*), так и видового уровня (*Barbus carpathicus*, *Cottus transsilvaniae*, *Romanichthys valsanicola*, *Sabanejewia romanica*, *Lis. montandoni*, *M. tatricus*, *Spalax antiquus*) (Mráz, Ronikier, 2016; Halada et al., 2024).

Сведение в синонимы большинства кавказских эндемиков и возведение в ранг подвида карпатских популяций меняет число внутривидовых таксонов *L. agilis* с 12 на 9, при этом для Кавказа, Карпат, Крымских гор и Пиренеев выявлено по одному эндемичному подвиду, а для Балкан – потециально три (*L. a. bosnica*, candidates subspecies 1 и 2).

С учетом ранее опубликованных таксономических ревизий (Даревский и др., 1976; Bischoff, 1984, 2021; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Blanke, 2010; Доронин, Доронина, 2020, 2022) и результатов данного исследования мы приводим здесь актуальный список синонимов прыткой ящерицы:

Lacerta agilis agilis Linnaeus, 1758
Lacerta pardus Razoumowsky, 1789
Lacerta stirpium Daudin, 1802
Lacerta agilis grisea Hermann, 1804
Lacerta anguiformis Sheppard, 1804
Lacerta sepium Bory, 1828
Lacerta kochi Gistel, 1868
Lacerta italica Gistel, 1868
Lacerta agilis var. *ocellata* F. Müller, 1877
Lacerta stirpium var. *atrata* F. Müller, 1878
Lacerta agilis var. *albolineata* Dürigen, 1897 (part.)
Lacerta agilis var. *immaculata* Dürigen, 1897
Lacerta agilis var. *nigricans* Dürigen, 1897 (part.)
Lacerta agilis argus (Laurenti, 1768)
Seps argus Laurenti, 1768
Seps caerulescens Laurenti, 1768
Seps ruber Laurenti, 1768
Seps stellatus Schrank, 1798
Lacerta laurentii Daudin, 1802
Lacerta arenicola Daudin, 1802
Lacerta agilis var. erythronotus Fitzinger, 1826
Lacerta sericea Glückselig, 1851
Lacerta agilis var. *ischliensis* Bedriaga, 1874
Lacerta agilis var. *albolineata* Dürigen, 1897 (part.)
Lacerta agilis var. *nigricans* Dürigen, 1897 (part.)
Lacerta agilis var. *melanonota* Dürigen, 1897
Lacerta agilis var. *annulata* Werner, 1897
Lacerta agilis var. *dorsalis* Werner, 1897
Lacerta agilis var. *spinalis* Werner, 1897

Lacerta agilis boemica Suchow, 1929
Lacerta agilis caucasica Suchow, 1927 (part.)
Lacerta boemica Suchow, 1929
Lacerta agilis ioriensis Peters et Muskhelischwili, 1968

Lacerta agilis bosnica Schreiber, 1912
Lacerta agilis var. *bosnica* Schreiber, 1912

Lacerta agilis chersonensis Andrzejowski, 1832
Lacerta europaea Pallas, 1814 (part.)
Lacerta chersonensis Andrzejowski, 1832
Lacerta agilis maculifrons Sahlberg, 1876
Lacerta agilis var. *Dzieduszyckii* Bayger, 1909
Lacerta agilis var. *eremioides* Schreiber, 1912 (part.)
Lacerta agilis euxinica Fuhn et Vancea, 1964

Lacerta agilis exigua Eichwald, 1831
Lacerta europaea Pallas, 1814 (part.)
Lacerta exigua Eichwald, 1831
Lacerta sylvicola Eversmann, 1834
Lacerta viridis var. *colchica* Eichwald, 1837
Lacerta dilepis Lichtenstein, 1856
Lacerta doniensis Bedriaga, 1874
Lacerta agilis var. *orientalis* Kessler, 1878
Lacerta paradoxa Bedriaga, 1886
Lacerta agilis var. *altaica* Kaschenko, 1899
Lacerta agilis var. *kurtuana* Kaschenko, 1909
Lacerta agilis caucasica Suchow, 1927 (part.)
Lacerta agilis brevicaudata Peters, 1958
Lacerta agilis grusinica Peters, 1960
Lacerta agilis mzymtensis Tuniyev et Tuniyev, 2008
Lacerta agilis garzoni Palacios et Castroviejo, 1975
Lacerta agilis garzoni Palacios et Castroviejo, 1975

Lacerta agilis tauridica Suchow, 1927
Lacerta europaea Pallas, 1814 (part.)
Lacerta agilis var. *concolor* Schreiber, 1912 (part.)
Lacerta agilis tauridica Suchow, 1927

Lacerta agilis transsylvanica Kimakovicz in Bielz, 1888
Lacerta viridis var. *transsylvanica* Kimakovicz in Bielz, 1888

Прыткая ящерица – самый изменчивый по внешним морфологическим признакам вид рода зеленых ящериц, обладающий одним из самых больших по площади ареалом среди рептилий, демонстрирует реальность существования внутривидовых таксонов. Несмотря на современный кризис концепции политипического вида (Винарский, 2015; Коблик и др., 2019), в герпетологической практике для представителей рода *Lacerta* мы наблюдаем не отказ от подвидов, а их валидизацию современными генетическими методами (Ahmadzadeh et al., 2013; Marzahn et al., 2016; Kornilios et al., 2019). Концепция подвида (в рамках применяемой нами эволюционной концепции вида) как географически обособленной группы популяций, отличающейся от других популяций того же вида по ряду признаков, но способной к скрещиванию, остается важным инструментом в таксономии. Однако ее использование требует осторожности и комплексного (интегративного) подхода, включающего анализ

морфологических, генетических, экологических и биогеографических данных.

В заключение отметим, что изменение таксономического статуса должно повлечь переоценку природоохранного статуса популяций прыткой ящерицы Черноморского побережья России. Кроме того, подлежат охране изолированные популяции *L. a. boemica* Грузии, для которых отмечено сокращение численности (Doronin et al., 2019), и Азербайджана. В последнем случае можно констатировать, что *L. agilis* – один из самых малоизученных представителей герпетофауны этой страны, очевидно, с незначительным по площади ареалом. Требуются специальные исследования его состояния в регионе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абрамсон Н.И.* Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307–331.
2. *Ананьева Н.Б.* Памяти Светланы Анатольевны Калябиной-Хауф (1975–2012) // Современная герпетология. 2012. Т. 12. Вып. 1/2. С. 72–76.
3. *Банников А.Г.*, *Даревский И.С.*, *Ищенко В.Г. и др.* Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
4. *Баранов А.С.*, *Яблоков А.В.*, *Валецкий А.В. и др*. Гл. XIV. Численность и ее динамика // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976. С. 303–321.
5. *Бартенев А.*[*Н.*]. О понтийской фауне // Зоологический журнал. 1935. Т. 14. Вып. 4. С. 762– 84.
6. *Бартенев А.*[*Н.*], *Резникова М.*[*Л.*]. Материалы по фауне амфибий и рептилий западной и центральной части Кавказского государственного заповедника // Bulletin du Musee de Georgie [Бюллетень Музея Грузии). 1935. Т. 8. С. 11–42.
7. *Барышников Г.Ф.* Крупные млекопитающие Кударской плейстоценовой фауны Кавказа. СПб.: Наука, 2020. 399 с. (Труды Зоологического института РАН. Прил. № 9).
8. *Бондарцев А.С.* Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 28 с.
9. *Браунер А.*[*А.*] Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных Крыма и степной полосы европейской России // Записки Крымского Горного Клуба. 1904. № 3–9. 1–68 с.
10. *Вейнберг П.И.*, *Комаров Ю.Е.*, *Кучиев И.Т.* Животный мир // Северо-Осетинский заповедник. М.: Агропромиздат, 1988. С. 84–163.
11. *Винарский М.В.* Судьба категории подвида в зоологической систематике. 1. История // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76. № 1. С. 3–14.
12. *Гвоздецкий Н.А.* Кавказ. Очерк природы. М.: Государственное издательство географической литературы, 1963. 264 с.
13. *Даревский И.С.*, *Щербак Н.Н.*, *Петерс Г. и др*. Глава II. Систематика и внутривидовая структура // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976. С. 53–95.
14. *Джанашвили А.Г.* К зоогеографическому обзору фауны позвоночных животных Грузии // Труды Географического общества Грузинской ССР. 1963. Т. 6. С. 181–199.
15. *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. 506–524. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.4.506
16. *Доронин И.В.*, *Доронина М.А.* Таксономический статус *Lacerta agilis* var. *orientalis* Kessler, 1878 (Sauria: Lacertidae) // Труды Зоологического института РАН. 2022. Т. 326. № 1. С. 23–29. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2022.326.1.23
17. *Доронин И.В., Доронина М.А., Лотиев К.Ю. и др*. Генетическая изменчивость и филогеография полосатой ящерицы, *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 (Lacertidae: Sauria) // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 11. С. 40–59. https://doi.org/10.31857/S0044513424110026
18. *Доронина М.А.*, *Доронин И.В.*, *Луконина С.А. и др*. Применение ДНК-штрихкодирования для изучения зеленых ящериц (Sauria: Lacertidae: *Lacerta*) // Генетика. 2023. Т. 59. № 3. С. 345–355. https://doi.org/10.31857/S0016675823030037
19. *Доронина М.А.*, *Мазанаева Л.Ф.*, *Доронин И.В.* Анализ распространения ящериц рода *Lacerta* на северо-востоке Кавказа (Дагестан, Россия) с использованием ГИС-технологий и методов моделирования пространственного распределения // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 1. С. 23–36. https://doi.org/10.31857/S0044513421110052
20. *Думитрашко Н.В.* Схема природного районирования // Кавказ. М.: Наука, 1966. С. 312–316.
21. *Загороднюк І.В.* (ред). Земноводні і плазуни України під охороною Бернської конвенці. Київ: Міністерство охорони природного навколишнього середовища та ядерної безпеки України, 1999. 108 с.

22. *Калябина С.А.*, *Мильто К.Д.*, *Ананьева Н.Б.* Изучение структуры широкоареальных видов с использованием молекулярных маркеров на примере прыткой ящерицы // Отчетная научная сессия по итогам работ 2000 г. Тезисы докладов. СПб.: ЗИН РАН, 2000. С. 23–25.
23. *Калябина С.А.*, *Мильто К.Д.*, *Ананьева Н.Б. и др.* Филогеография и систематика прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*): молекулярный подход // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского 4–7 декабря 2000 г. Пущино, М.: МГУ, 2001. С. 112–115.
24. *Калябина-Хауф С.А.*, *Ананьева Н.Б.* Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertida, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*). СПб.: ЗИН РАН, 2004. 108 с. (Труды Зоологического института РАН. Т. 302).
25. *Коблик Е.А.*, *Редькин Я.А.*, *Волков С.В*, *Мосалов А.А.* Понятие “вид” у птиц: теория и практика // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 12. С. 1373–1391. https://doi.org/ 10.1134/S0044513419120080
26. *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) // Труды Зоологического института РАН. 2020. Т. 324. № 1. С. 56–99.
27. *Лотиев К.Ю.*, *Бутаева Ф.Г.* Прыткая ящерица, восточная *Lacerta agilis* cf. *exigua* Eichwald, 1831 // Красная Книга Республики Северная Осетия-Алания. Владикавказ: “Перо и Кисть”, 2022. С. 261.
28. *Лотиев К.Ю.*, *Туниев Б.С.* Редкие виды земноводных и пресмыкающихся Кабардино-Балкарской Республики: состояние, проблемы и задачи охраны // Труды Сочинского национального парка. Сочинскому нац. парку – 35 лет. Юбилейный сборник научных трудов. 2018. Вып. 12. С. 392–408.
29. *Мазанаева Л.Ф.*, *Орлова В.Ф.* Новые находки ящериц (Sauria: Lacertidae, Scincidae) в Дагестане // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2009. Т. 114. № 4. С. 63–66.
30. *Мазанаева Л.Ф.*, *Туниев Б.С.* Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Современная герпетология. 2011. Т. 11. Вып. 1/2. С. 55–76.
31. *Мусхелишвили Т.А.* Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1970. 235 с.
32. *Никольский А.М.* Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи (Herpetologia Rossica). СПб.: Типография Императорской Академии Наук, 1905. 517 с.
33. *Никольский А.М.* Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического Музея Императорской Академии Наук. Пресмыкающиеся (Reptilia). Том I. Chelonia и Sauria. Петроград: Типография Императорской Академии Наук, 1915. 532 с.
34. *Песков В.Н., Бровко А.Ю.* Изменчивость меристических признаков фолидоза и морфологическая дифференциация *Lacerta agilis* (Lacertidae, Sauria, Reptilia) на территории Украины // Праці українського герпетологічного товариства 9–15 жовтня 2005 р. Київ: Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. С. 128–134.
35. *Песков В.Н.*, *Свириденко Е.Ю.*, *Малюк А.Ю.*, *Котенко Т.И.* Половой диморфизм и определение пола по меристическим признакам фолидоза у прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia, Sauria, Lacertidae) // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. 2010. Вып. 27. С. 140–144.
36. *Песков В.Н.*, *Свириденко Е.Ю.*, *Малюк А.Ю.*, *Котенко Т.И.* Изменчивость фолидоза и дифференциация подвидов прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), на территории Украины // Вестник зоологии. 2011. Т. 45. № 6. С. 541–554.
37. *Сиренко Е.А.* Рубежи изменения состава растительности Украины на протяжении позднего миоцена и плиоцена в контексте обоснования границ региональных стратиграфических подразделений // Проблемы региональной геологии запада Восточно-Европейской платформы и смежных территорий. Материалы III Международной научной конференции. Республика Беларусь, Минск, 16 февраля 2021 г. Минск: БГУ, 2021. С. 51–57.
38. *Сухов Г.Ф.* Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР // Труды Зоологического института Академии наук СССР. 1948. Т. 7. Вып. 3. Сборник работ по систематике, зоогеографии и экологии. С. 101–117.
39. *Таращук В.І.* Фауна України. Т. 7. Земноводні та плазуни. Киів: Вид-во Академії Наук УРСР, 1959. 246 с.
40. *Темботова Ф.А.*, *Амшокова А.Х.*, *Гудова М.С.* К генетической структуре и происхождению малого суслика *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) на Северном Кавказе // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2025. Т. 29. № 6. С. 798–811. https://doi.org/10.18699/vjgb-25-87
41. *Терентьев П.В.*, *Чернов А.С.* Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. М., Л.: Гос. Учпедгиз, 1936. 95 с.
42. *Терентьев П.В.*, *Чернов А.С.* Стислий визначник земноводних і плазунов СРСР. Киів, Харків: Радянська Школа, 1937. 95 с.
43. *Терентьев П.В.*, *Чернов С.А.* Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. 2-е, перер. и расшир. изд. Л.: Учпедгиз, 1940. 184 с.
44. *Терентьев П.В.*, *Чернов С.А.* Определитель пресмыкающихся и земноводных. 3-е, доп. изд. М.: Советская наука, 1949. 340 с.

45. *Туниев Б.С.* Новые находки амфибий и рептилий на Кавказе // Шестая Всесоюзная герпетологическая конференция. Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов, Ташкент, 18–20 сентября 1985 г. Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1985. С. 213–214.
46. *Туниев Б.С.* Герпетологическая фауна Кавказского заповедника. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1987. 270 с.
47. *Туниев Б.С.* Земноводные и пресмыкающиеся // Флора и фауна заповедников. 1999. Вып. 81. Фауна Кавказского заповедника. С. 43–53.
48. *Туниев Б.С.* Современное состояние герпетофауны Рицинского реликтового национального парка и новые фаунистические находки в республике Абхазия // Труды Рицинского реликтового национального парка. 2017. Вып. 1. С. 119–129.
49. *Туниев Б.С.* Грузинская прыткая ящерица *Lacerta agilis grusinica* Peters, 1960 // Красная книга Российской Федерации, том “Животные”. 2-ое издание. М.: ФГБУ “ВНИИ Экология”, 2021. С. 455–456.
50. *Туниев Б.С.* Мзымтинская прыткая ящерица *Lacerta agilis mzymtensis* Tuniyev S. et Tuniyev B., 2008 // Красная книга Российской Федерации, том “Животные”. 2-ое издание. М.: ФГБУ ВНИИ Экология, 2021. С. 456–457.
51. *Туниев Б.С.*, *Лотиев К.Ю.* Ящерица прыткая *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 // Красная книга Республики Южная Осетия. Нальчик: Издательство М. и В. Котляровых (ООО “Полиграфсервис и Т”), 2017. С. 225–226.
52. *Туниев Б.С.*, *Туниев С.Б.* Ящерица прыткая грузинская *Lacerta agilis grusinica* Peters, 1960 // Красная книга Краснодарского края. Животные. 3-е изд. Краснодар: Администрация Краснодарского края, 2017. С. 490–491.
53. *Туниев С.Б.*, *Туниев Б.С.* Ящерица прыткая мзымтинская *Lacerta agilis mzymtensis* (Tuniyev S. et Tuniyev B., 2008) // Красная книга Краснодарского края. Животные. 3-е изд. Краснодар: Администрация Краснодарского края, 2017а. С. 491–492.
54. *Удовкин С.П.*, *Липкович А.Д.* Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии // Природные ресурсы Северной Осетии-Алания. Т. 3. Животный мир. Владикавказ: Проект-Пресс, 2000. С. 52–61.
55. *Филиппова Н.Ю.* Палинология верхнего плиоцена – среднего плейстоцена юга Каспийской области. М.: ГЕОС, 1997. 164 с. (Труды Геологического института. Вып. 502).
56. *Щербак Н.Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (Herpetologia Taurica). Киев: Наукова Думка, 1966. 239 с.
57. *Щербак Н.Н.*, *Осташко Н.Г.*, *Даревский И.С. и др.* Гл. I. Ареал // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976. С. 9–52.
58. *Щербак Н.Н.*, *Щербань М.И.* Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наукова Думка, 1980. 268 с.
59. *Яблоков А.В.* Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 132 с.
60. *Яблоков А.В.*, *Баранов А.С.*, *Розанов А.С.* Географическая изменчивость неметрических признаков окраски прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) // Вестник зоологии. 1981. № 2. С. 14–21.
61. *Яблоков А.В.*, *Баранов А.С.*, *Розанов А.С.* Реконструкция микрофилогенеза вида (на примере изучения прыткой ящерицы – *Lacerta agilis*) // Вестник зоологии. 1981а. № 3. С. 11–16.
62. *Ahmadzadeh F.*, *Flecks M.*, *Rödder D.* et *al.* Multiple dispersal out of Anatolia: Biogeography and evolution of oriental green lizards // Biological Journal of the Linnean Society. 2013. Vol. 110. No. 2. P. 398–408. https://doi.org/10.1111/bij.12129
63. *Aljanabi S.M.*, *Martinez I.* Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. Vol. 25. No. 22. P. 4692–4693. https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692
64. *Altekar G.*, *Dwarkadas S.*, *Huelsenbeck J.P.*, *Ronquist F.* Parallel metropolis coupled markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference // Bioinformatics. 2004. Vol. 20. No. 3. P. 407–415. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg427
65. *Andres C.*, *Franke F.*, *Bleidorna Ch.* et *al.* Phylogenetic analysis of the *Lacerta agilis* subspecies complex // Systematics and Biodiversity. 2014. Vol. 12. No. 1. P. 43–54. https://doi.org/10.1080/14772000.2013.878000
66. *Arnold E.N.* A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe. London: Collins, 2004. 288 p.
67. *Arnold E.N.*, *Arribas O.J.*, *Carranza S.* Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera // Zootaxa. 2007. No. 1430. P. 1 – 86. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1430.1.1
68. *Babik W.*, *Branicki W.*, *Sandera M. et al.* Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis* // Molecular Ecology. 2004. Vol. 13. No. 6. P. 1469–1480. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02157.x
69. *Baruš V.*, *Kminiak M.*, *Král B. et al.* Plazi – Reptilia. Praha: Academia, 1992. 224 p.
70. *Bedriaga J.* Beiträge zur Kenntnis der Lacertiden-Familie (*Lacerta*, *Algiroides*, *Tropidosaura*, *Zerzumia* und *Bettaia*) // Abchandlungen der Senckenb. Naturf. Gesellschaft. 1886. Vol. XIV. No. 17. 428 p.
71. *Berger L.*, *Jaskowska J.*, *Młynarski M.* Plazy i Gady. Amphibia et Reptilia // Katalog fauny Polski. 1969. No. 39. P. 1–73.
72. *Bielz E.A.* Die Fauna der Wirbelthiere Siebenbürgens nach ihrem jetzigen Bestande // Verhandlungen und Mitheilungen des Siebenbürgischen Vereins für Naturwissenschaften in Hermannstadt. 1888. No. 28. P. 15–120.

73. *Bischoff W.* Verspreiding, oecologie en systematiek van de zandhagedis, *Lacerta* agilis // Lacerta. 1981. Vol. 39. No. 6/7. P. 85–93.
74. *Bischoff W. Lacerta agilis*, Linnaeus 1758 – Zauneidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/I. Echsen II (*Lacerta*). Wiesbaden: AULA-Verlag, 1984. P. 23–68.
75. *Bischoff W.* Zur Verbreitung und Systematik der Zauneidechse, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 // Mertensiella. 1988. No. 1. P. 11–30.
76. *Bischoff W.* Die Eidechsenfauna Georgiens. Teil I: Allgemeine Bemerkungen, sowie die Gattungen *Eremias*, *Ophisops* und *Lacerta* // Die Eidechse. 2003. Vol. 14. No. 2. P. 44–60.
77. *Bischoff W.* Ein bislang übersehener Name für *Lacerta agilis* // Die Eidechse. 2021. Vol. 32 No. 3. P. 81–86.
78. *Bischoff W.*, *Engelmann W.-E.* Herpetologische Ergebnisse einiger Sammelreisen im Kaukasus und in Transkaukasien // Zoologischer Jahrbucher. Systematik. 1976. Vol. 103. P. 361–376.
79. *Blanke I.* Die Zauneidechse zwischen Licht und Schatten. Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie, 7. Bielefeld: Laurenti Verlag, 2010. 176 p.
80. *Boettger O.* Bericht über die Leistungen in der Herpetologie während des Jahres 1892 // Archiv für Naturgeschichte gegründet von A. F. A. Wiegmann, fortgesetzt von W. F. Erichson, F. H. Troschel und E. von Martens. 1893. Jahrg. 59. Vol. 2. P. 65–172.
81. *Bosch H.A.J. in den*, *Bischoff W.* Remarks on the herpetofauna of the Caucasian Republic of Georgia, with special reference to the Lacertidae // Pod@rcis. 2004. Vol. 5. No. 2. P. 28–57.
82. *Boulenger G.A.* Monograph of the Lacertidae. I. Longmans. London: Green & Co. and British Museum (Natural History), 1920. 352 p.
83. *Dely O.G.* Hüllők – Reptilia // Magyarország Állatvilága (Fauna Hungariae). 1978. Vol. 20. No. 130. Iss. 4. P. 1–120.
84. *Doronin I.V.*, *Doronina M.A.*, *Bekoshvili D.* New data on the distribution of lizards in Caucasus // Herpetozoa. 2019. Iss. 32. P. 87–90. https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35615
85. *Engelmann W.-E.*, *Fritzsche J.*, *Günther R.*, *Obst F.J.* Lurche und Kriechtiere Europas. Leipzig-Radebeul: Neumann Verlag, 1985. 420 p.
86. *Felsenstein J.* Inferring Phylogenies. Sunderland: Sinauer Associates, 2004. xx + 664 p.
87. *Fu Y.-X.* Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. Vol. 147. P. 915–925. https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915
88. *Fuhn I.E.*, *Vancea Ş.* Fauna republicii populare Romîne. Reptilia (ţestoase, şopîrle, şerpi). Vol. XIV, fas. 2. Bucureşti: R.P.R., 1961. 352 p.
89. *Grant W.S.* Problems and cautions with sequence mismatch analysis and bayesian skyline plots to infer historical demography // Journal of Heredity. 2015. Vol. 106. Iss. 4. P. 333–346. https://doi.org/10.1093/jhered/esv020
90. *Halada L.*, *Lieskovsky J.*, *Gajdoš P.* Hotspots of the Habitats Directive species in the Carpathians // Biological Conservation. 2024. Vol. 293. No. 6. P. 1–10. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110572
91. *Huelsenbeck J.*, *Ronquist F.* MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. 2001. Vol. 17. No. 8. P. 754–755. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754
92. *Ibragim K.M.*, *Nikols R.A.*, *Hewitt G.M.* Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansions // Heredity. 1996. Vol. 77. P. 282–291. https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6880320
93. *Iftime A.*, *Iftime O.* Preliminary data on the herpetofauna of the Cozia massif (Romania). 1. Reptiles // Travaux du Múseum National d`Histoire Naturelle "Grigore Antipa". 2006. Vol. 49. P. 331–340.
94. *Iftime A.*, *Gherghel I.*, *Chiurcă D.* Contribution to the knowledge of the herpetofauna of Bacău county (Romania) // Travaux du Múseum National d`Histoire Naturelle "Grigore Antipa". 2008. Vol. 51. P. 243–253.
95. International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. London: The International Trust for Zoological Nomenclature c/o the Natural History Museum, 1999. XXIX + 306 p.
96. *Joger U.*, *Fritz U.*, *Guicking D. et al.* Phylogeography of western palaearctic reptiles – spatial and temporal speciation patterns // Zoologischer Anzeiger. 2007. Vol. 246. Iss. 4. P. 293–313. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2007.09.002
97. *Kalyaanamoorthy* S., *Minh B.Q.*, *Wong T.K.F. et al.* ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nature Methods. 2017. Vol. 14. No. 6. P. 587–589. https://doi.org/10.1038/nmeth.4285
98. *Kalyabina S.A.*, *Milto K.D.*, *Ananjeva N.B. et al.* Phylogeography and systematics of *Lacerta agilis* based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences: first results // Russian Journal of Herpetology. 2001. Vol. 8. No. 2. P. 149–158. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2001-8-2-149-158
99. *Kalyabina-Hauf S.A.*, *Milto K.D.*, *Ananjeva N.B. et al.* Phylogeography of the sand lizard *Lacerta agilis* based on molecular data // Program and Abstracts, 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Co-meetings: A. M. Nikolsky's Herpetological Society, North Eurasian Reptile Specialist Group of the World Conservation Union, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Saint-Petersburg, Russia, 12–16 August 2003. 2003. P. 78.
100. *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 // Journal of Biogeography. 2019. Vol. 46. Iss. 3. P. 552–567. https://doi.org/10.1111/jbi.13524

101. *Korsós Z.*, *Bischoff W*. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 // Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Paris: Societas Europaea Herpetologica, Muséum national d'Histoire naturelle (IEGB/SPN), 1997. P. 230–231.
102. *Kukushkin O.*, *Ermakov O.*, *Gherghel I. et al*. The mitochondrial phylogeography of the Crimean endemic lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae): Hidden diversity in an isolated mountain system // Vertebrate Zoology. 2021. Vol. 71. P. 559–576. https://doi.org/10.3897/vz.71.e62729
103. *Kumar S.*, *Stecher G.*, *Li M. et al*. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Molecular biology and evolution. 2018. Vol. 35. No. 6. P. 1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096
104. *Larsson A*. AliView: A fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets // Bioinformatics. 2014. Vol. 30. No. 22. P. 3276–3278. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu531
105. *Leigh J.W.*, *Bryant D*. PopART: full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology and Evolution. 2015. Vol. 6. No. 9. P. 1110–1116. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410
106. *Librado P.*, *Rozas J*. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. No. 11. P. 1451–1452. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187
107. *Litvinchuk S.N.*, *Skorinov D.V.*, *Ivanov A.Y.*, *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. Vol. 16. Iss. 2. P. 1–17. https://doi.org/10.3390/d16020094
108. *Marzahn E.*, *Mayer W.*, *Joger U. et al*. Phylogeography of the *Lacerta viridis* complex: mitochondrial and nuclear markers provide taxonomic insights // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2016. Vol. 54. No. 2. P. 85–105. https://doi.org/10.1111/JZS.12115
109. *Maślak R.* Eidechsen in Polen // Die Eidechse. 1995. Vol. 6. Iss. 16. P. 1–4.
110. *Mertens R.*, *Müller L*. Liste der Amphibien und Reptilien Europas // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. 1928. Vol. 41. P. 1–62.
111. *Mertens R.*, *Müller L*. Die Amphibien und Reptilien Europas (Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940) // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. 1940. Vol. 451. P. 1–56.
112. *Mertens R.*, *Wermuth H*. Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). Frankfurt am Main: Waldemar Kramer, 1960. 264 p.
113. *Milto K.D*. On the systematic position of the sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) in the Western Ukraine // Russian Journal of Herpetology. 1996. Vol. 3. No. 2. P. 199–200. https://doi.org/10.30906/1026-2296-1996-3-2-199-200
114. *Minh B.Q.*, *Schmidt H.A.*, *Chernomor O. et al*. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era // Molecular Biology and Evolution. 2020. Vol. 37. Iss. 5. P. 1530–1534. https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015
115. *Młynarski M*. Klucze do oznaczania kręgowców Polski. III. Gady Reptilia. Warszawa-Krakow: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1960. 49 p.
116. *Mráz P.*, *Ronikier M*. Biogeography of the Carpathians: evolutionary and spatial facets of biodiversity // Biological Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 119. No. 3. P. 528–559. https://doi.org/10.1111/bij.12918
117. *Nylander J.A.A*. MrModeltest version 2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, 2004. 2 p.
118. *Orriols F.A.*, *Escoriza D*. Molecular biogeography and niche climatic diversification of sand lizards (*Lacerta agilis*) with special emphasis on the history of the Pyrenean populations // Salamandra. 2023. Vol. 59. No. 3. P. 284–296.
119. *Peters G.*, *Muskheliswili T.A. Lacerta agilis ioriensis* – eine neue Subspecies der kaukasischen Zauneidechsen. Zoologische Jahrbücher // Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. 1968. Vol. 95. P. 213–228.
120. *Prychitko T.M.*, *Moore W.S*. The utility of DNA sequences ofan intron from the β-fibrinogen gene in phylogenetic analysis ofwoodpeckers (Aves: Picidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 1997. Vol. 8. No. 2. P. 193–204. https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0420
121. *Puillandre N.*, *Lambert A.*, *Brouillet S.*, *Achaz G*. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation // Molecular Ecology. 2012. Vol. 21. No. 8. P. 1864–1877.
122. *Randi E*. Phylogeography of South European mammals // Phylogeography of southern european refugia. Evolutionary perspectives on the origins and conservation of european biodiversity. Dordrecht: Springer, 2007. P. 101–126. https://doi.org/10.1007/1-4020-4904-8_3
123. *Sarkar I.N.*, *Egan M.G.*, *Coruzzi G. et al*. Automated simultaneous analysis phylogenetics (ASAP): an enabling tool for phlyogenomics // BMC Bioinformatics. 2008. Vol. 9. No. 103. P. 1–5. https://doi.org/10.1186/1471-2105-9-103
124. *Schlüter U*. Anmerkungen zur Herpetofauna der Südkarpaten // Elaphe. 2004. Vol. 12. No. 2. P. 75–80.
125. *Schmitt T*. Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems // Frontiers in Zoology. 2009. Vol. 6. No. 9. P. 1–10. https://doi.org/10.1186/1742-9994-6-9
126. *Sindaco R.*, *Jeremčenko V.K*. The Reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated Checklist and Distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Latina (Italy): Edizioni Belvedere, 2008. 579 p.

127. *Štěpánek O.* Obojživelníci a plazi zemí českých se zřetelem k fauně střední Evropy // Archiv Pro Přírodovědecký Výzkum Čech. 1949. No. 1. P. 1–122.
128. *Stugren B.* Noi contribuĠii la problema originii faunei herpetologice din R.P.R. în lumina glacia Ġiunilor // Buletinul Ştiinţific, Secţia de Biologie şi Ştiinţe Agricole, Seria Zoologie. 1957. Vol. 9. No. 1. P. 35–47.
129. *Szczerbak N.N.* Guide to the reptiles of the Eastern Palearctic. Malabar: Krieger Publishing Co, 2003. 260 p.
130. *Tuniyev B.S.*, *Ananjeva N.B.* High Herpetological Diversity in the Caucasian Ecoregion: an Annotated List of Species Including Comments on Biogeography and Conservation // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 12. С. 37–76. https://doi.org/10.31857/S0044513424120038
131. *Tuniyev S.B.*, *Tuniyev B.S.* Intraspecific variation of the Sand lizard (*Lacerta agilis*) from the Western Caucasus and description of a new subspecies *Lacerta agilis mzymtensis* ssp. nov. (Reptilia: Sauria) // Russian Journal of Herpetology. 2008. Vol. 15. No. 1. P. 55–66. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2008-15-1-55-66
132. *Tytov O.A.*, *Peskov V.N.*, *Brovko A.U.* Taxonomical analysis of morphological variety of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in Ukraine // Russian Journal of Herpetology. 2005. Vol. 12 (Suppl.). Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, August 12–16, 2003, St. Petersburg, Russia. P. 100–101.
133. *Yablokov A.V.*, *Baranov A.S.*, *Rozanov A.S.* Population structure, geographic variation and microphylogenesis of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*) // Evolutionary Biology. 1980. Vol. 12. P. 91–127.

REFERENCE

1. Abramson N.I. Phylogeography: results, issues and perspectives. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2007. Vol. 11. No. 2. Pp. 307–331. (In Russ.)
2. Ananjeva N.B. In memory of Svetlana A. Kaliabina-Hauf (1975–2012). *Current Studies in Herpetology*. 2012. Vol. 12. Iss. 1/2. Pp. 72–76. (In Russ.)
3. Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G. et al. *Guide to amphibians and reptiles of the USSR fauna*. Moscow: Prosveshchenie, 1977. 415 p. (In Russ.)
4. Baranov A.S., Yablokov A.V., Valetsky A.V. et al. *Abundance and its dynamics. The Sand Lizard. Monographic description of the species*. Moscow: Nauka, 1976. Pp. 303–321. (In Russ.)
5. Bartenev A.[N.]. On the Pontic fauna. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 1935. Vol. 14. Iss. 4. Pp. 762– 84. (In Russ.)
6. Bartenev A.[N.], Reznikova M.[L.]. Materials on the fauna of amphibians and reptiles of the western and central parts of the Caucasian State Nature Reserve. *Bulletin du Musee de Georgie*. 1935. Vol. 8. Pp. 11–42. (In Russ.)
7. Baryshnikov G.F. Large mammals of Kudaro Pleistocene fauna from Caucasus. St. Petersburg: Nauka, 2020. 399 c. (Proceedings of the Zoological Institute RAS. Appendix No. 9). (In Russ.)
8. Bondartsev A.S. *The scale of colors (a manual for biologists in scientific and applied research)*. Moscow–Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1954. 28 p. (In Russ.)
9. Brauner A.[A.]. A Brief Guide to the Reptiles and Amphibians of Crimea and the Steppe Zone of European Russia. *Notes of the Crimean Mountain Club*. 1904. No. 3–9. Pp. 1–68. (In Russ.)
10. Weinberg P.I., Komarov Yu.E., Kuchiev I.T. *Animal World. North Ossetian Reserve*. Moscow: Agropromizdat, 1988. Pp. 84–163. (In Russ.)
11. Vinarski M.V. The fate of subspecies category in zoological systematics. 1. The history. Journal of General Biology. 2015. Vol. 76. No 1. Pp. 3–14. (In Russ.)
12. Gvozdetsky N.A. *Caucasus. An essay on the nature*. Moscow: State publishing house of geographical literature, 1963. 264 p. (In Russ.)
13. Darevsky I.S., Szczerbak N.N., Peters G. et al. Systematics and intraspecific structure. *The Sand Lizard. Monographic description of the species*. Moscow: Nauka, 1976. Pp. 53–95. (In Russ.)
14. Janashvili A.G. Towards a zoogeographic review of the fauna of vertebrates in Georgia. *Proceedings of the Geographical Society of the Georgian SSR*. 1963. Vol. 6. Pp. 181–199.
15. Doronin I.V., Doronina M.A. Review of type specimens of lizards (Sauria: Lacertidae) described by Georgy Fedorovich Sukhov. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2020. Vol. 324. No 4. Pp. 506–524. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.4.506 (In Russ.)
16. Doronin I.V., Doronina M.A. The taxonomic status of *Lacerta agilis* var. *orientalis* Kessler, 1878 (Sauria: Lacertidae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2022. Vol. 326. No 1. Pp. 23–29. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2022.326.1.23 (In Russ.)
17. Doronin I.V., Doronina M.A., Lotiev K.Yu. et al. Genetic Variation and Phylogeography of *Lacerta strigata* Eichwald, 1831 (Lacertidae, Sauria). *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2024. Vol. 103. No 11. Pp. 40–59. https://doi.org/10.31857/S0044513424110026 (In Russ.)
18. Doronina M.A., Doronina I.V., Lukoninab S.A. et al. Application of DNA Barcoding to the Study of Green Lizards (Sauria: Lacertidae: *Lacerta*). *Genetika*. 2023. Vol. 59. No 3. C. 345–355. https://doi.org/10.31857/S0016675823030037 (In Russ.)

19. Doronina M.A., Mazanaeva L.F., Doronina I.V. An analysis of the distribution of the lizard genus *Lacerta* in the Northeast of the Caucasus (Dagestan, Russia) using GIS technologies and methods for building species distribution models. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2022. Vol. 101. No 1. Pp. 23–36. https://doi.org/10.31857/S0044513421110052 (In Russ.)
20. Dumitrashko N.V. *Scheme of Natural Regionalization. Caucasus.* Moscow: Nauka, 1966. Pp. 312–316. (In Russ.)
21. Zagorodniuk I.V. (Ed.). *Amphibians and reptiles of Ukraine protected by the Bern Convention*. Kyiv: Ministry of Environmental Protection and Nuclear Safety of Ukraine, 1999. 108 p.
22. Kalyabina S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B. Study of the structure of wide-ranging species using molecular markers: the case of the sand lizard. *Scientific session on the results of work in 2000: Abstracts.* St. Petersburg: ZIN RAS, 2000. Pp. 23–25. (In Russ.)
23. Kalyabina S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B. et al. Phylogeography and taxonomy of *Lacerta agilis*: molecular approach. *The Problems of Herpetology. Proceedings of the 1th Meeting of the Nikolsky Herpetological Society, 4–7 December 2000, Pushchino-na-Oke.* Pushchino – Moscow: Moscow State University, 2001, pp. 112–115. (In Russ.)
24. Kalyabina-Hauf S.A., Ananjeva N.B. *Phylogeography and intraspecies structure of wide distributed sand lizard, Lacerta agilis L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (case study of mitochondrial cytochrom b)*. St. Petersburg: ZIN RAS, 2004. 108 p. (Proceedings of the Zoological Institute RAS. Vol. 302). (In Russ.)
25. Koblik E.A., Red'kin Ya.A., Volkov S.V., Mosalov A.A. The bird species concept: theory and practice. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2019. Vol. 98. No 12. Pp. 1373–1391. https://doi.org/ 10.1134/S0044513419120080 (In Russ.)
26. Kukushkin O.V., Ermakov O.A., Ivanov A.Y. et al. Cytochrome *b* mitochondrial gene analysis-based phylogeography of a Sand lizard in the Crimea: ancient refugium at the peninsula, late expansion from the north, and first evidence of *Lacerta agilis tauridica* and *L. a. exigua* (Lacertidae: Sauria) hybridization. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2020. Vol. 324. No. 1. Pp. 56–99 (In Russ.)
27. Lotiev K.Yu., Butaeva F.G. *Lacerta agilis* cf. *exigua* Eichwald, 1831. *Red Data Book of the Republic of North Ossetia-Alania*. Vladikavkaz: "Pen and Brush", 2022. P. 261. (In Russ.)
28. Lotiev K.Yu., Tuniyev B.S. Rare species of amphibians and reptiles of the Kabardino-Balkarian Republic: status, problems, and conservation objectives. *Proceedings of the Sochi National Park. Sochi National Park – 35 Years. Jubilee Collection of Scientific Papers*. 2018. Iss. 12. Pp. 392–408. (In Russ.)
29. Mazanaeva L.F., Orlova V.F. New records of lizards (Sauria: Lacertidae, Scincidae) in Dagestan. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2009. Vol. 114. No 4. Pp. 63–66. (In Russ.)
30. Mazanayeva L.F., Tuniyev B.S. Zoogeographpical analysis of the Dagestan herpetofauna, *Current Studies in Herpetology*. 2011. Vol. 11. Iss. 1/2. Pp. 55–76. (In Russ.)
31. Muskhelishvili T.A. *The Reptiles of Eastern Georgia*. Tbilisi: Metsniereba, 1970. 235 p. (In Russ.)
32. Nikolsky A.M. *Herpetologia Rossica*. St. Petersburg: Printing House of the Imperial Academy of Sciences, 1905. 517 p. (In Russ.)
33. Nikolsky A.M. *Faune de Russie et des pays limitrophes fondee principalement sur les collections du Musee zoologique de l'Academie Imperiale des Sciences. Reptilia. Vol I. Chelonia et Sauria*. Petrograd: Printing House of the Imperial Academy of Sciences, 1915. 532 c. (In Russ.)
34. Peskov V.N., Brovko A.Yu. The variation of meristic traits of pholidose and the morphological differentiation of the *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae) in the territory of Ukraine. *Proceeding of the Ukranian Herpetological Society October 9–15, 2005.* Kyiv: Zoological Museum, National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, 2005. Pp. 128–134. (In Russ.)
35. Peskov V., Sviridenko E., Maliuk A., Kotenko T. Sexual dimorphism and sex determination by meristic features of the sand lizard, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Reptilia, Sauria, Lacertidae). *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University (Biology Series)*. 2010. Vol. 27. Pp. 140–144. (In Russ.)
36. Peskov V.N., Sviridenko E.Yu., Maljuk A.Yu., Kotenko T.I. Intraspecific variation and differentiation of subspecies of the sand lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), in meristic folidosis features in Ukraine. *Vestnik zoologii*. 2011. Vol. 45. No 6. Pp. 541–554. (In Russ.)
37. Sirenko E.A. Milestones in the change of vegetation composition in Ukraine during the Late Miocene and Pliocene in the context of defining the boundaries of regional stratigraphic units. *Problems of the regional geology of the western East European Platform and adjacent territories. Proceedings of the III International Scientific Conference. Republic of Belarus, Minsk, February 16, 2021.* Minsk: BSU, 2021. Pp. 51–57. (In Russ.)
38. Suchow G.F. Review of the lizards of subgenus Lacerta (Sauria) found in the USSR. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*. 1948. Vol. 7. Iss. 3. A collection of papers on the taxonomy, zoogeography and ecology. Pp. 101–117. (In Russ.)
39. Tarashchuk V.I. *Fauna of Ukraine. Vol. 7. Amphibians and Reptiles*. Kyiv: Publishing House of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, 1959. 246 p.
40. Tembotova F.A., Amshokova A.Kh., Gudova M.S. On the genetic structure and origin of the little ground squirrel Spermophilus pygmaeus (Pallas, 1778) in the North Caucasus. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2025. Vol. 29. No 6. Pp. 798–811. https://doi.org/10.18699/vjgb-25-87 (In Russ.)
41. Terentjev P.V., Chernov S.A. *Brief guide to amphibians and reptiles of the USSR.* Moscow–Leningrad: State Pedagogical Publishing House, 1936. 96 p. (In Russ.)

42. Terentjev P.V., Chernov S.A. *Brief guide to amphibians and reptiles of the USSR*. Kyiv, Kharkiv: Radianska Shkola, 1937. 96 p.
43. Terentjev P.V., Chernov S.A. *Brief guide to the reptiles and amphibians of the USSR. The second revised and enlarged edition*. Leningrad: GUIP People's Commissariat of the RSFSR, 1940. 184 p. (In Russ.)
44. Terentjev P.V., Chernov S.A. *Key to amphibians and reptiles. Third enlarged edition*. Moscow: Sovetskaya nauka, 340 p. (In Russ.)
45. Tuniyev B.S. New records of amphibians and reptiles in the Caucasus. *The Problems of Herpetology. Sixth Herpetological Conference. Abstracts. Tashkent, September 18-20, 1985*. Leningrad: Nauka, Leningrad Branch, 1985. Pp. 213–214. (In Russ.)
46. Tuniyev B.S. *Herpetofauna of the Caucasus Nature Reserve*. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Leningrad: Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR, 1987. 270 p. (In Russ.)
47. Tuniyev B.S. Amphibians and Reptiles. *Flora and Fauna of Nature Reserves. 1999. Issue 81. Fauna of the Caucasus Nature Reserve*. Pp. 43–53. (In Russ.)
48. Tuniyev B.S. The current state of the herpetofauna of the Ritsa Relict National Park and new faunistic finds in the republic of Abkhazia. *Proceedings of the Ritsa Relict National Park*. 2017. Iss. 1. Pp. 119–129 (In Russ.)
49. Tuniyev B.S. *Lacerta agilis grusinica* Peters, 1960. *Red Data Book of the Russian Federation, volume "Animals". 2nd edition*. Moscow: FGBU "VNII Ecology", 2021. Pp. 455–456. (In Russ.)
50. Tuniyev B.S. *Lacerta agilis mzymtensis* Tuniyev S. et Tuniyev B., 2008. *Red Data Book of the Russian Federation, volume "Animals". 2nd edition*. Moscow: FGBU "VNII Ecology", 2021. Pp. 456–457. (In Russ.)
51. Tuniyev B.S., Lotiev K.Yu. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. *Red Data Book of the Republic of South Ossetia*. Nalchik: M. and V. Kotlyarov Publishing House (Poligrafservis i T LLC), 2017. Pp. 225–226. (In Russ.)
52. Tuniyev B.S., Tuniyev S.B. *Lacerta agilis grusinica* Peters, 1960. *Red Data Book of Krasnodar Krai: Animals. 3rd ed*. Krasnodar: Administration of Krasnodar Krai, 2017. Pp. 490–491. (In Russ.)
53. Tuniyev S.B., Tuniyev B.S. *Lacerta agilis mzymtensis* (Tuniyev S. et Tuniyev B., 2008). *Red Data Book of Krasnodar Krai: Animals. 3rd ed*. Krasnodar: Administration of Krasnodar Krai, 2017a. Pp. 491–492. (In Russ.)
54. Udovkin S.P., Lipkovich A.D. Reptiles. *Natural Resources of North Ossetia-Alania. Vol. 3. Fauna*. Vladikavkaz: Proekt-Press, 2000. Pp. 52–61. (In Russ.)
55. Filippova N.Yu. *Palynology of the Upper Pliocene to Middle Pleistocene deposits in the Southern Part of the Caspian Region*. Moscow: GEOS, 1997. 164 p. (Transactions of the Geological Institute. Vol. 502). (In Russ.)
56. Szczerbak N.N. Herpetologia Taurica. Kyiv: Naukova Dumka, 1966. 239 p. (In Russ.)
57. Szczerbak N.N., Ostashko N.G., Darevsky I.S. et al. Area. *The Sand Lizard. Monographic description of the species*. Moscow: Nauka, 1976. Pp. 9–52. (In Russ.)
58. Szczerbak N.N., Shcherban M.I. *Amphibians and Reptiles of the Ukrainian Carpathians*. Kyiv: Naukova Dumka, 1980. 268 p. (In Russ.)
59. Yablokov A.V. *Phenetics: evolution, population, trait*. Moscow: Nauka, 1980. 132 p. (In Russ.)
60. Yablokov A.V., Baranov A.S., Rozanov A.S. Geographical variability of unmetrical characteristics of sand lizard (*Lacerta agilis* L.) coloration. *Vestnik zoologii*. 1981. No 2. Pp. 14–21. (In Russ.)
61. Yablokov A.V., Baranov A.S., Rozanov A.S. Reconstruction of species microphylogenesis (following the example of sand lizard *Lacerta agilis* study). *Vestnik zoologii*. 1981a. No 3. Pp. 11–16. (In Russ.)
62. Ahmadzadeh F., Flecks M., Rödder D. et al. Multiple dispersal out of Anatolia: Biogeography and evolution of oriental green lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2013. Vol. 110. No. 2. Pp. 398–408. https://doi.org/10.1111/bij.12129
63. Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*. 1997. Vol. 25. No. 22. Pp. 4692–4693. https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692
64. Altekar G., Dwarkadas S., Huelsenbeck J.P., Ronquist F. Parallel metropolis coupled markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics*. 2004. Vol. 20. No. 3. Pp. 407–415. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg427
65. Andres C., Franke F., Bleidorna Ch. et al. Phylogenetic analysis of the *Lacerta agilis* subspecies complex. *Systematics and Biodiversity*. 2014. Vol. 12. No. 1. Pp. 43–54. https://doi.org/10.1080/14772000.2013.878000
66. Arnold E.N. *A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe*. London: Collins, 2004. 288 p.
67. Arnold E.N., Arribas O.J., Carranza S. Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa*. 2007. No. 1430. Pp. 1–86. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1430.1.1
68. Babik W., Branicki W., Sandera M. et al. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. *Molecular Ecology*. 2004. Vol. 13. No. 6. Pp. 1469–1480. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02157.x
69. Baruš V., Kminiak M., Král B. et al. *Plazi – Reptilia*. Praha: Academia, 1992. 224 p.
70. Bedriaga J. *Beiträge zur Kenntnis der Lacertiden-Familie (Lacerta, Algiroides, Tropidosaura, Zerzumia und Bettaia)*. Abchandlungen der Senckenb. Naturf. Gesellschaft. 1886. Vol. XIV. No. 17. 428 p.
71. Berger L., Jaskowska J., Młynarski M. *Plazy i Gady. Amphibia et Reptilia*. Katalog fauny Polski. 1969. No. 39. Pp. 1–73.

72. Bielz E.A. Die Fauna der Wirbelthiere Siebenbürgens nach ihrem jetzigen Bestande. *Verhandlungen und Mitheilungen des Siebenbürgischen Vereins für Naturwissenschaften in Hermannstadt*. 1888. No. 28. Pp. 15–120.
73. Bischoff W. Verspreiding, oecologie en systematiek van de zandhagedis, *Lacerta* agilis. *Lacerta*. 1981. Vol. 39. No. 6/7. Pp. 85–93.
74. Bischoff W. *Lacerta agilis, Linnaeus 1758 – Zauneidechse. Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/I. Echsen II (Lacerta)*. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1984. Pp. 23–68.
75. Bischoff W. Zur Verbreitung und Systematik der Zauneidechse, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. *Mertensiella*. 1988. No. 1. Pp. 11–30.
76. Bischoff W. Die Eidechsenfauna Georgiens. Teil I: Allgemeine Bemerkungen, sowie die Gattungen *Eremias*, *Ophisops* und *Lacerta*. *Die Eidechse*. 2003. Vol. 14. No. 2. Pp. 44–60.
77. Bischoff W. Ein bislang übersehener Name für *Lacerta agilis*. *Die Eidechse*. 2021. Vol. 32 No. 3. Pp. 81–86.
78. Bischoff W., Engelmann W.-E. Herpetologische Ergebnisse einiger Sammelreisen im Kaukasus und in Transkaukasien. *Zoologischer Jahrbucher. Systematik*. 1976. Vol. 103. Pp. 361–376.
79. Blanke I. *Die Zauneidechse zwischen Licht und Schatten*. *Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie, 7*. Bielefeld: Laurenti Verlag, 2010. 176 p.
80. Boettger O. Bericht über die Leistungen in der Herpetologie während des Jahres 1892. *Archiv für Naturgeschichte gegründet von A. F. A. Wiegmann, fortgesetzt von W. F. Erichson, F. H. Troschel und E. von Martens*. 1893. Jahrg. 59. Vol. 2. Pp. 65–172.
81. Bosch H.A.J. in den, Bischoff W. Remarks on the herpetofauna of the Caucasian Republic of Georgia, with special reference to the Lacertidae. *Pod@rcis*. 2004. Vol. 5. No. 2. Pp. 28–57.
82. Boulenger G.A. *Monograph of the Lacertidae. I. Longmans*. London: Green & Co. and British Museum (Natural History), 1920. 352 p.
83. Dely O.G. Hüllők – Reptilia. *Magyarország Állatvilága (Fauna Hungariae)*. 1978. Vol. 20. No. 130. Iss. 4. Pp. 1–120.
84. Doronin I.V., Doronina M.A., Bekoshvili D. New data on the distribution of lizards in Caucasus. *Herpetozoa*. 2019. Iss. 32. Pp. 87–90. https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35615
85. Engelmann W.-E., Fritzsche J., Günther R., Obst F.J. *Lurche und Kriechtiere Europas*. Leipzig-Radebeul: Neumann Verlag, 1985. 420 p.
86. Felsenstein J. *Inferring Phylogenies*. Sunderland: Sinauer Associates, 2004. xx + 664 p.
87. Fu Y.-X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*. 1997. Vol. 147. Pp. 915–925. https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915
88. Fuhn I.E., Vancea Ş. *Fauna republicii populare Romîne. Reptilia (ţestoase, şopîrle, şerpi)*. Vol. XIV, fas. 2. Bucureşti: R.P.R., 1961. 352 p.
89. Grant W.S. Problems and cautions with sequence mismatch analysis and bayesian skyline plots to infer historical demography. *Journal of Heredity*. 2015. Vol. 106. Iss. 4. Pp. 333–346. https://doi.org/10.1093/jhered/esv020
90. Halada L., Lieskovsky J., Gajdoš P. Hotspots of the Habitats Directive species in the Carpathians. *Biological Conservation*. 2024. Vol. 293. No. 6. Pp. 1–10. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110572
91. Huelsenbeck J., Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*. 2001. Vol. 17. No. 8. Pp. 754–755. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754
92. Ibragim K.M., Nikols R.A., Hewitt G.M. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansions. *Heredity*. 1996. Vol. 77. Pp. 282–291. https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6880320
93. Iftime A., Iftime O. Preliminary data on the herpetofauna of the Cozia massif (Romania). 1. Reptiles. *Travaux du Múseum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*. 2006. Vol. 49. Pp. 331–340.
94. Iftime A., Gherghel I., Chiurcă D. Contribution to the knowledge of the herpetofauna of Bacău county (Romania). *Travaux du Múseum National d'Histoire "Grigore Antipa"*. 2008. Vol. 51. Pp. 243–253.
95. *International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition*. London: The International Trust for Zoological Nomenclature c/o the Natural History Museum, 1999. XXIX + 306 p.
96. Joger U., Fritz U., Guicking D. et al. Phylogeography of western palaearctic reptiles – spatial and temporal speciation patterns. *Zoologischer Anzeiger*. 2007. Vol. 246. Iss. 4. Pp. 293–313. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2007.09.002
97. Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F. et al. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*. 2017. Vol. 14. No. 6. Pp. 587–589. https://doi.org/10.1038/nmeth.4285
98. Kalyabina S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B. et al. Phylogeography and systematics of *Lacerta agilis* based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences: first results. *Russian Journal of Herpetology*. 2001. Vol. 8. No. 2. Pp. 149–158. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2001-8-2-149-158
99. Kalyabina-Hauf S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B. et al. Phylogeography of the sand lizard *Lacerta agilis* based on molecular data. *Program and Abstracts, 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Co-meetings: A. M. Nikolsky's Herpetological Society, North Eurasian Reptile Specialist Group of the World Conservation Union, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Saint-Petersburg, Russia, 12–16 August 2003*. 2003. P. 78.

100. 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. *Journal of Biogeography*. 2019. Vol. 46. Iss. 3. Pp. 552–567. https://doi.org/10.1111/jbi.13524
101. Korsós Z., Bischoff W. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Paris: Societas Europaea Herpetologica, Muséum national d'Histoire naturelle (IEGB/SPN), 1997. Pp. 230–231.
102. Kukushkin O., Ermakov O., Gherghel I. et al. The mitochondrial phylogeography of the Crimean endemic lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae): Hidden diversity in an isolated mountain system. *Vertebrate Zoology*. 2021. Vol. 71. Pp. 559–576. https://doi.org/10.3897/vz.71.e62729
103. Kumar S., Stecher G., Li M. et al. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution*. 2018. Vol. 35. No. 6. Pp. 1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096
104. Larsson A. AliView: A fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets. *Bioinformatics*. 2014. Vol. 30. No. 22. Pp. 3276–3278. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu531
105. Leigh J.W., Bryant D. PopART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*. 2015. Vol. 6. No. 9. Pp. 1110–1116. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410
106. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*. 2009. Vol. 25. No. 11. Pp. 1451–1452. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187
107. Litvinchuk S.N., Skorinov D.V., Ivanov A.Y., 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. Vol. 16. Iss. 2. Pp. 1–17. https://doi.org/10.3390/d16020094
108. Marzahn E., Mayer W., Joger U. et al. Phylogeography of the *Lacerta viridis* complex: mitochondrial and nuclear markers provide taxonomic insights. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2016. Vol. 54. No. 2. Pp. 85–105. https://doi.org/10.1111/JZS.12115
109. Maślak R. Eidechsen in Polen. *Die Eidechse*. 1995. Vol. 6. Iss. 16. Pp. 1–4.
110. Mertens R., Müller L. Liste der Amphibien und Reptilien Europas. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*. 1928. Vol. 41. Pp. 1–62.
111. Mertens R., Müller L. Die Amphibien und Reptilien Europas (Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*. 1940. Vol. 451. Pp. 1–56.
112. Mertens R., Wermuth H. *Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1 Januar 1960)*. Frankfurt am Main: Waldemar Kramer, 1960. 264 p.
113. Milto K.D. On the systematic position of the sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) in the Western Ukraine. *Russian Journal of Herpetology*. 1996. Vol. 3. No. 2. Pp. 199–200. https://doi.org/10.30906/1026-2296-1996-3-2-199-200
114. Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O. et al. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution*. 2020. Vol. 37. Iss. 5. Pp. 1530–1534. https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015
115. Młynarski M. *Klucze do oznaczania kręgowców Polski. III. Gady Reptilia*. Warszawa-Krakow: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1960. 49 p.
116. Mráz P., Ronikier M. Biogeography of the Carpathians: evolutionary and spatial facets of biodiversity. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2016. Vol. 119. No. 3. Pp. 528–559. https://doi.org/10.1111/bij.12918
117. Nylander J.A.A. *MrModeltest version 2. Program distributed by the author*. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, 2004. 2 p.
118. Orriols F.A., Escoriza D. Molecular biogeography and niche climatic diversification of sand lizards (*Lacerta agilis*) with special emphasis on the history of the Pyrenean populations. *Salamandra*. 2023. Vol. 59. No. 3. Pp. 284–296.
119. Peters G., Muskheliswili T.A. *Lacerta agilis ioriensis* – eine neue Subspecies der kaukasischen Zauneidechsen. Zoologische Jahrbücher. *Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*. 1968. Vol. 95. Pp. 213–228.
120. Prychitko T.M., Moore W.S. The utility of DNA sequences ofan intron from the β-fibrinogen gene in phylogenetic analysis ofwoodpeckers (Aves: Picidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 1997. Vol. 8. No. 2. Pp. 193–204. https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0420
121. Puillandre N., Lambert A., Brouillet S., Achaz G. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*. 2012. Vol. 21. No. 8. Pp. 1864–1877.
122. Randi E. Phylogeography of South European mammals. *Phylogeography of southern european refugia. Evolutionary perspectives on the origins and conservation of european biodiversity*. Dordrecht: Springer, 2007. Pp. 101–126. https://doi.org/10.1007/1-4020-4904-8_3
123. Sarkar I.N., Egan M.G., Coruzzi G. et al. Automated simultaneous analysis phylogenetics (ASAP): an enabling tool for phlyogenomics. *BMC Bioinformatics*. 2008. Vol. 9. No. 103. Pp. 1–5. https://doi.org/10.1186/1471-2105-9-103
124. Schlüter U. Anmerkungen zur Herpetofauna der Südkarpaten. *Elaphe*. 2004. Vol. 12. No. 2. Pp. 75–80.
125. Schmitt T. Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems. *Frontiers in Zoology*. 2009. Vol. 6. No. 9. Pp. 1–10. https://doi.org/10.1186/1742-9994-6-9
126. Sindaco R., Jeremčenko V.K. *The Reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated Checklist and Distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia*. Latina (Italy): Edizioni Belvedere, 2008. 579 p.

127. Štěpánek O. Obojživelníci a plazi zemí českých se zřetelem k fauně střední Evropy. *Archiv Pro Přírodovědecký Výzkum Čech*. 1949. No. 1. Pp. 1–122.
128. Stugren B. Noi contribuĠii la problema originii faunei herpetologice din R.P.R. în lumina glacia Ġiunilor. *Buletinul Ştiinţific, Secţia de Biologie şi Ştiinţe Agricole, Seria Zoologie*. 1957. Vol. 9. No. 1. Pp. 35–47.
129. Szczerbak N.N. *Guide to the reptiles of the Eastern Palearctic*. Malabar: Krieger Publishing Co, 2003. 260 p.
130. Tuniyev B.S., Ananjeva N.B. High Herpetological Diversity in the Caucasian Ecoregion: an Annotated List of Species Including Comments on Biogeography and Conservation. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2024. Vol. 103. No 12. Pp. 37–76. https://doi.org/10.31857/S0044513424120038
131. Tuniyev S.B., Tuniyev B.S. Intraspecific variation of the Sand lizard (*Lacerta agilis*) from the Western Caucasus and description of a new subspecies *Lacerta agilis mzymtensis* ssp. nov. (Reptilia: Sauria). *Russian Journal of Herpetology*. 2008. Vol. 15. No. 1. Pp. 55–66. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2008-15-1-55-66
132. Tytov O.A., Peskov V.N., Brovko A.U. Taxonomical analysis of morphological variety of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in Ukraine. *Russian Journal of Herpetology. 2005. Vol. 12 (Suppl.). Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, August 12–16, 2003, St. Petersburg, Russia*. Pp. 100–101.
133. Yablokov A.V., Baranov A.S., Rozanov A.S. Population structure, geographic variation and microphylogenesis of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*). *Evolutionary Biology*. 1980. Vol. 12. Pp. 91–127.

Сведения об авторах

Игорь Владимирович Доронин – канд. биол. наук, заведующий отделом аспирантуры, старший научный сотрудник лаборатории герпетологии Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: Igor.Doronin@zin.ru
https://orcid.org/0000-0003-1000-3144

Марина Анатольевна Доронина – младший научный сотрудник лаборатории герпетологии Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: gebo-mag@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-3147-2428

Константин Дмитриевич Мильто – канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории герпетологии Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: Konstantin.Milto@zin.ru
https://orcid.org/0000-0003-4061-0164

Константин Юрьевич Лотиев – канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биоразнообразия и экологии биологических систем Комплексного научно-исследовательского института им. Х.И. Ибрагимова РАН (КНИИ РАН), Грозный, Российская Федерация; старший научный сотрудник научного отдела Национального парка “Кисловодский”, Кисловодск, Российская Федерация
e-mail: k_lotiev@mail.ru
https://orcid.org/0000-0001-8872-7893

Светлана Александровна Луконина – канд. биол. наук, преподаватель СПО кафедры “Зоология и экология” Пензенского государственного университета (ПГУ), Пенза, Российская Федерация
e-mail: LanochkaL@yandex.ru
https://orcid.org/0000-0003-0400-9603

About the authors

Igor V. Doronin – PhD in Biology, Head of the Postgraduate Department, Senior Researcher at the Laboratory of Herpetology, Zoological Institute of the RAS (ZIN RAS), St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: Igor.Doronin@zin.ru
https://orcid.org/0000-0003-1000-3144

Marina A. Doronina – Junior Researcher at the Laboratory of Herpetology, Zoological Institute of the RAS (ZIN RAS), St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: gebo-mag@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-3147-2428

Konstantin D. Milto – PhD in Biology, Senior Researcher at the Laboratory of Herpetology, Zoological Institute of the RAS (ZIN RAS), St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: Konstantin.Milto@zin.ru
https://orcid.org/0000-0003-4061-0164

Konstantin Yu. Lotyev – PhD in Biology, Leading Researcher at the Laboratory of Biodiversity and Ecology of Biological Systems H.I. Ibragimov Integrated Scientific Research Institute of the RAS (ISRI RAS), Grozny, Russian Federation; Senior Researcher at the Scientific Department Federal of National Park “Kislovodskij”, Kislovodsk, Russian Federation
e-mail: k_lotiev@mail.ru
https://orcid.org/0000-0001-8872-7893

Svetlana A. Lukonina – PhD in Biology, Lecturer at the Department of Zoology and Ecology, Penza State University (PSU), Penza, Russian Federation
e-mail: LanochkaL@yandex.ru
https://orcid.org/0000-0003-0400-9603

Людмила Фейзулаевна Мазанаева – канд. биол. наук, заведующая кафедрой зоологии и физиологии Дагестанского государственного университета (ДГУ), Махачкала, Российская Федерация
e-mail: mazanaev@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-8199-0936

Lyudmila F. Mazanaeva – PhD in Biology, Head of the Department of Zoology and Physiology, Dagestan State University (DSU), Makhachkala, Russian Federation
e-mail: mazanaev@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-8199-0936

Поступила в редакцию 15.02.2026
После доработки 02.05.2026
Принята к публикации 03.06.2026

Received February 15, 2026
Revised May 2, 2026
Accepted June 3, 2026