ISSN 0044-5134 (Print)
ISSN 3034-5456 (Online)

Российская Академия Наук

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ/ RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Том 105 № 9 Сентябрь

Основан в 1916 г. акад. А.Н. Северцовым

Выходит 12 раз в год

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
А.В. Суров

Редакционная коллегия:
В.Н. Большаков, Ю.Ю. Дгебуадзе, Р.Д. Жантиев,
Е.А. Коблик, М.Р.-Д. Магомедов,
К.В. Макаров, М.В. Мина, Д.С. Павлов, О.Н. Пугачёв,
Д.Ю. Тишечкин, Н.А. Формозов (ответственный секретарь),
А.Б. Цетлин, С.Ю. Чайка, Н.С. Чернецов, А.В. Чесунов

Зав. редакцией Л.Л. Случевская

Адрес: 119334, Москва, ул. Вавилова, 34, комн. 346
Тел. 8-499-135-71-39
E-mail: zoojourn@pran.ru, zoozhurn@mail.ru
Сайт: https:// zoojournras.ru

© Российская академия наук, 2026

ISSN 0044-5134 (Print)
ISSN 3034-5456 (Online)

Российская Академия Наук

ZOOLOGICHESKIY ZHURNAL / RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Volume 105 No. 9 September

It was founded in 1916 by Academician A.N. Severtsov

It is published 12 times a year

The journal is published under the supervision of the Department of Biological Sciences of the Russian Academy of Sciences

Editor-in-Chief
A.V. Surov

Editorial Board:

V.N. Bolshakov, Yu.Y. Dgebuadze, R.D. Zhantiev, E.A. Koblik, M.R.-D. Magomedov, K.V. Makarov, M.V. Mina, D.S. Pavlov, O.N. Pugachev, D.Y. Tishechkin, N.A. Formozov (Executive Secretary), A.B. Tsetlin, S.Y. Chaika, N.S. Chernetsov, A.V. Chesunov

Chief of Editorial Staff L.L. Sluchevskaya

Address: 34 Vavilova St., room 346, Moscow, 119334,
Phone: 8-499-135-71-39
E-mail: zoojourn@pran.ru, zoozhurn@mail.ru
Website: https://zoojournras.ru

© Russian Academy of Sciences, 2026

СОДЕРЖАНИЕ

Том 105, Номер 9, 2026 **Сентябрь**

Юбилей Наталии Борисовны Ананьевой
И.В. Доронин, Н.С. Чернецов 5

Зимовка ящерицы *Phrynocephalus kulagini* (Agamidae, Reptilia) в самом холодном регионе Центральной Азии
Д.И. Берман, А.В. Алфимов, Н.А. Булахова, И.И. Кропачев, Е.Н. Мещерякова, С.В. Шеховцов 8

Критические значения факторов среды и энергетические ресурсы у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) во время зимовки
Н.А. Булахова, К.И. Шишикина 26

К репродуктивной характеристике средиземноморской черепахи (*Testudo graeca*, Testudinidae, Reptilia) на Северо-Востоке Кавказа (Дагестан, Россия)
У.А. Гичиханова, Л.Ф. Мазанаева 45

Виды рода *Anolis* Daudin, 1802 демонстрируют необычное для Squamata сочетание случаев каудальной автотомии
Д.А. Гордеев, Н.Б. Ананьева 56

Генетическая изменчивость, филогеография и систематика прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Lacertidae, Sauria)
И.В. Доронин, М.А. Доронина, К.Д. Мильто, К.Ю. Лотиев, С.А. Луконина, Л.Ф. Мазанаева 66

Изменчивость размера генома у диплоидных и полиплоидных домовых гекконов рода *Hemidactylus* (Gekkonidae, Squamata)
С.Н. Литвинчук, Н.Д. Аксенов, Л.Я. Боркин, Д.А. Мельников, Д.В. Скоринов 102

Номер подготовлен И.В. Дорониным.

Contents

Volume 105, № 9, 2026 **September**

The Anniversary of Natalia Borisovna Ananjeva
I.V. Doronin, N.S. Chernetsov 5

Overwintering of *Phrynocephalus kulagini* (Reptilia, Agamidae) in the Coldest Region of Central Asia
D.I. Berman, A.V. Alfimov, N.A. Bulakhova, I.I. Kropachev, E.N. Meshcheryakova, S.V. Shekhovtsov 8

Critical Values of Environmental Factors and Energy Resources of the Hibernating Iranian Long-legged Frog (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885)
N.A. Bulakhova, K.I. Shishikina 26

Reproductive Characteristics of the Mediterranean Tortoise (*Testudo graeca*, Testudinidae, Reptilia) in the Northeast Caucasus (Dagestan, Russia)
U.A. Gichikhanova, L.F. Mazanaeva 45

Species of the Genus *Anolis* Daudin, 1802 Demonstrate an Unusual Combination of Caudal Autotomy Cases for Squamata
D.A. Gordeev, N.B. Ananjeva 56

Genetic Variation, Phylogeography and Systematics of *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Lacertidae, Sauria)
I.V. Doronin, M.A. Doronina, K.D. Milto, K.Yu. Lotiev, S.A. Lukonina, L.F. Mazanaeva 66

Genome Size Variation in Diploid and Polyploid House Geckos of the Genus *Hemidactylus* (Gekkonidae, Squamata)
S.N. Litvinchuk, N.D. Aksenov, L.J. Borkin, D.A. Melnikov, D.V. Skorinov 102

The issue was prepared by I.V. Doronin.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ / RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY, 2026, том 105, № 9, с. 5–7

Обзор / Review

Юбилей Наталии Борисовны Ананьевой

И.В. Доронин*, Н.С. Чернецов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

**e-mail: Igor.Doronin@zin.ru*

The Anniversary of Natalia Borisovna Ananjeva

I.V. Doronin*, N.S. Chernetsov

Zoological Institute of the RAS, Saint Petersburg, Russian Federation

**e-mail: Igor.Doronin@zin.ru*



© Doronin I.V., Chernetsov N.S., 2026
© Доронин И.В., Чернецов Н.С., 2026

Данный номер и следующий № 10 «Зоологического журнала» посвящаются одному из известнейших зоологов России, заведующей лабораторией герпетологии Зоологического института РАН, доктору биологических наук, профессору Наталии Борисовне Ананьевой, отметившей 5 января 2026 г. юбилей. Это четвертый в ряду герпетологических номеров, опубликованных в «Зоологическом журнале»: до этого были отмечены 100-летние юбилеи А.М. Сергеева (№ 11 за 2012 г.) и И.С. Даревского (№ 11 и 12 за 2024 г.).

Наталия Борисовна родилась в Ленинграде в семье выдающегося советского психолога, профессора Бориса Герасимовича Ананьева в послевоенном 1946 г. В 1968 г. после окончания Ленинградского государственного университета поступила в аспирантуру Зоологического института АН СССР. Ее научным руководителем стал Илья Сергеевич Даревский – лидер отечественной герпетологии. В 1971 г. была зачислена в штат лаборатории орнитологии и герпетологии младшим научным сотрудником, а в 1973 г. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Эколого-морфологический анализ пяти видов симпатрических пустынных ящериц рода *Eremias*». В 1993 г. после защиты докторской диссертации «Филогения агамовых ящериц и эволюция палеарктических агамид» стала ведущим научным сотрудником. С 1996 г. Н.Б. Ананьева возглавила лабораторию орнитологии и герпетологии, которая в 2020 г. была разделена на две самостоятельные лаборатории. С 2006 по 2017 г. была заместителем директора по научной работе Зоологического института: курировала научные планы и отчеты, кадровые вопросы, издательскую деятельность.

Н.Б. Ананьева – один из ведущих в мире специалистов в области морфологии, экологии и систематики рептилий. Любимые объекты исследований ученого – агамовые ящерицы, одни из наиболее характерных обитателей аридных экосистем. Ее экспедиционные работы охватили регионы от тропических лесов до пустынь. К последним она испытывает наибольшую любовь и привязанность. Как вспоминает юбиляр: «Одни из самых незабываемых моментов в жизни я пережила во время полевых работ в пустынях Казахстана, когда собирала материал для кандидатской диссертации».

Ею опубликовано более 400 печатных работ. Среди них статьи в ведущих зоологических журналах, разделы в международных сводках, материалы международных конференций и 14 монографий. На протяжении многих лет Н.Б. Ананьева тесно сотрудничает с «Зоологическим журналом» как автор и рецензент. В 1971 г. впервые опубликовала на его страницах статью о сезонных изменениях жировых тел и гонад пяти симпатрических видов пустынных ящурок Южного Прибалхашья (написана «по следам» статьи Даревского 1960 г. «Сезонные изменения жировых тел и гонад у некоторых ящериц долины реки Аракс в Армении»), а в 1977 г. – о таксономических различия в строении черепа и зубной системы агамовых ящериц фауны СССР. Обе статьи стали широко известны в стране и за ее пределами. Примечательно, что рецензентом второй из них выступил директор Палеонтологического института АН СССР Леонид Петрович Татаринов, высоко оценивший работу молодого исследователя и предложивший автору участвовать в исследованиях меловых ящериц с использованием богатейших сборов из Монголии. Этот научный успех во многом определил вектор дальнейших исследований юбиляра.

Ананьева является одним из самых цитируемых герпетологов России. Входит в редакционные коллегии 11 профильных журналов, возглавляя издание «Russian Journal of Herpetology» и «Современная герпетология». Под ее руководством «Труды Зоологического института РАН» вошли в базу Scopus. В 2017 г. Н.Б. Ананьева стала лауреатом премии Российской академии наук имени Е.Н. Павловского за серию работ по систематике, филогении и биогеографии пресмыкающихся Евразии.

Наталия Борисовна ведет большую консультационную и научно-педагогическую работу, за которую в 2008 г. получила звание профессора по специальности «Зоология». Под ее руководством подготовлено и защищено 8 кандидатских и 12 магистерских диссертаций. Она неоднократно возглавляла Государственную аттестационную комиссию по направлению «Биология» при Санкт-Петербургском государственном университете. Она член комиссии по приему экзаменов и аттестации аспирантов Зоологического института, член Ученого совета ЗИН РАН, заместитель председателя Специализированного ученого совета по защите диссертаций при ЗИН РАН, член экспертного совета Высшей аттестационной комиссии России. Она является также руководителем десятков проектов РФФИ и РНФ.

Исследования Наталии Борисовны широко известны за пределами России, она – руководитель многих российских и международных проектов, эксперт международного герпетологического сообщества. В течение многих лет руководит рабочей группой по амфибиям и рептилиям Северной Евразии Международного союза охраны природы и выступает как эксперт комиссии по выживанию видов МСОП, председатель герпетологической секции Красной книги России, участвует в совместных научных программах с учеными КНР, Вьетнама, Тайваня, Ирана, Испании, Германии, Франции и США. Ею были организованы 20 международных герпетологических конференций и съездов.

Велика роль Н.Б. Ананьевой в организации научного сообщества: она была президентом Герпетологического общества имени А.М. Никольского при РАН (2006–2012) и Европейского герпетологического общества (Societas Europaea Herpetologica) (2001–2009). За вклад в развитие герпетологических исследований в 2010 г. она была выбрана почетным членом Американского общества ихтиологов и герпетологов (American Society of Ichthyologists and Herpetologists), в 2026 г. почетным президентом Азиатского герпетологического исследовательского общества (Asian Herpetological Research Society), в 2016 г. на XIII Всемирном конгрессе герпетологов, проходившем в г. Ханчжоу (КНР), вице-президентом Китайской академии наук академиком Джанг Япингом ей был торжественно вручен диплом за международное сотрудничество. Одним из своих главных достижений как организатора она считает проведение в 2003 г. в Санкт-Петербурге объединенного съезда Герпетологического общества имени А.М. Никольского при РАН и Европейского герпетологического общества. В этом съезде приняли участие более 340 специалистов из 32 стран. Это имело большое значение для российской герпетологии на международной арене.

Сложно переоценить вклад юбиляра в развитие отечественной герпетологии и зоологии и трудно найти аналоги такой многогранной и продуктивной научной и административной работы, какую проделали она, посвятив выбранному делу всю жизнь. Ананьева – настоящий пример для новых поколений исследователей.

Мы искренне поздравляем Наталию Борисовну, желаем ей крепкого здоровья, новых открытий и дальнейшего успешного развития возглавляемой ею Санкт-Петербургской герпетологической школы.

УДК 598.112.3:574.23
DOI: 10.7868/S3034545626090011
Оригинальная статья / Original Article

Зимовка ящерицы *Phrynocephalus kulagini* (Agamidae, Reptilia) в самом холодном регионе Центральной Азии

Д.И. Берман[1], А.В. Алфимов[1], Н.А. Булахова[1, *], И.И. Кропачев[2], Е.Н. Мещерякова[1], С.В. Шеховцов[1,3]

[1]*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (ФГБУН ИБПС ДВО РАН), Магадан, Российская Федерация*

[2]*Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН (ТувИКОПР СО РАН), Кызыл, Российская Федерация*

[3]*Институт цитологии и генетики СО РАН (ФИЦ ИЦиГ СО РАН), Новосибирск, Российская Федерация*

**e-mail: sigma44@mail.ru*

Аннотация. Среди пойкилотермных позвоночных, адаптированных к экстремальной среде, обитатели аридных территорий с холодной зимой почти не затронуты исследованиями. В работе определена адаптивная стратегия в отношении температур в местах зимовки массовой на севере Центральной Азии ящерицы – круглоголовки Кулагина (*Phrynocephalus kulagini*). Исследованы холодостойкость животных и температуры в грунтах на юго-востоке Республики Тува (Россия), где средние многолетние январские температуры воздуха составляют −34.9°С, а средние из абсолютных минимумов –46°С. Установлено, что ящерицы не переносят замораживания и при низких отрицательных температурах способны зимовать только в состоянии глубокого переохлаждения. Температуры максимального переохлаждения ($T_п$) *Ph. kulagini* оказались очень низки (−12.5 ± 1.1°С при минимальных значениях −17.1... −17.4°С). Близость к ним предельных значений длительно переносимых температур (−15°С в течение 30 сут или −16.3°С в течение 7 сут) при значительной доле выживающих животных (63–100%) указывает на высокую устойчивость состояния переохлаждения. *Ph. kulagini*, по-видимому, рекордсмен по величине переохлаждения и значениям длительно переносимых отрицательных температур среди изученных к настоящему времени чешуйчатых пресмыкающихся; ближайшие к нему по названным показателям – представители двух тибетских видов этого же рода – *Ph. erythrurus* и *Ph. vlanglii*. Сопоставление полученных характеристик холодостойкости круглоголовки Кулагина и вертикального распределения температур в грунтах типичных местообитаний на юго-востоке Тувы показывает, что зимовка *Ph. kulagini* может быть успешной, начиная с глубины около 50–60 см, поскольку средние многолетние минимальные температуры на глубине 40 и 80 см составляют здесь −18 и −12.5°С. Таким образом, адаптивная стратегия круглоголовки Кулагина включает в себя и физиологическую, и поведенческую составляющие, что позволяет ей успешно переживать зиму даже в Убсунурской котловине – вероятно, самом холодном зимой регионе Центральной Азии и области распространения степей и пустынь в мире.

Ключевые слова: пресмыкающиеся, холодостойкость, переохлаждение, переносимые температуры, зимовка, температуры грунтов, глубина промерзания

Сокращения: $T_п$ – температура максимального переохлаждения, *ППТ* –минимальные (предельные) длительно переносимые температуры.

Финансирование. Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (№ НИОКТР 122041900011-9).

Соблюдение этических стандартов. Протокол эксперимента утвержден Комиссией по биоэтике ИБПС ДВО РАН (Заключение № 003/021 от 24.11.2021 г.).

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

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Благодарности. Авторы благодарят Е.А. Дунаева за критический просмотр чернового варианта рукописи.

© Берман Д.И., Алфимов А.В., Булахова Н.А., Кропачев И.И., Мещерякова Е.Н., Шеховцов С.В., 2026

Ссылка для цитирования: Берман Д.И., Алфимов А.В., Булахова Н.А., Кропачев И.И., Мещерякова Е.Н., Шеховцов С.В. Зимовка ящерицы *Phrynocephalus kulagini* (Agamidae, Reptilia) в самом холодном регионе Центральной Азии // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 9. С. 8–25. https://doi.org/10.7868/S3034545626090011

Overwintering of *Phrynocephalus kulagini* (Reptilia, Agamidae) in the Coldest Region of Central Asia

D.I. Berman[1], A.V. Alfimov[1], N.A. Bulakhova[1, *], I.I. Kropachev[2], E.N. Meshcheryakova[1], S.V. Shekhovtsov[1,3]

[1]*Institute of Biological Problems of the North Far Eastern Branch of the RAS, Magadan, Russian Federation*

[2]*Tuvinian Institute for Exploration of Natural Resources of Siberian Branch of the RAS, Kyzyl, Russian Federation*

[3]*Institute of Cytology and Genetics Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk, Russian Federation*

**e-mail: sigma44@mail.ru*

Abstract. Among the poikilothermic vertebrates adapted to extreme environments, the inhabitants of arid territories with cold winters are almost untouched by research. This study defines an adaptive strategy in relation to temperatures at the overwintering site of the abundant Kulagin toad-headed agama (*Phrynocephalus kulagini*) in the north of Central Asia. The cold resistance of animals and soil temperatures in the southeast of the Republic of Tuva (Russia), where the average long-term January air temperatures are −34.9°C and the average absolute lows are −46°C, were studied. It has been established that lizards cannot tolerate freezing and, at low negative temperatures, are able to overwinter only in a deep supercooled state. The supercooling points of *Ph. kulagini* turned out to be very low (−12.5 ± 1.1°C, with minimum values of −17.1... −17.4°C). The proximity of the minimal values of the low lethal temperature (−15°C for 30 days or −16.3°C for 7 days) to the supercooling points, together with a significant proportion of surviving animals (63–100%), indicates a high degree of stability of the supercooled state. *Phrynocephalus kulagini* apparently holds the record for supercooling and low lethal temperature among the squamate reptiles studied to date; the closest to it in these parameters are representatives of two Tibetan species of the genus – *Ph. erythrurus* and *Ph. vlanglii*. A comparison of the obtained characteristics of cold resistance in the toad-headed agama and the vertical temperature distribution in the soils of typical habitats in the south-east of Tuva shows that overwintering of *Ph. kulagini* can be successful starting at a depth of about 50–60 cm, since the average long-term minimum temperatures at depths of 40 and 80 cm are −18 and −12.5°C, respectively. Thus, the adaptive strategy of *Ph. kulagini* includes both physiological and behavioral components, which allows it to successfully survive winter even in the Ubsu-Nur basin, which is probably the coldest winter region of Central Asia and the area of distribution of steppes and semi-deserts in the world.

Keywords: reptiles, cold resistance, supercooling, tolerable temperatures, soil temperatures, freezing depth

Abbreviations: $T_п$ – temperature of maximum hypothermia, *ППТ* – minimum (maximum) long-term tolerated temperatures.

Funding. This work was funded by the budget of the Federal State Budgetary Institution of Science, Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (No. NIOKTR122041900011-9).

Ethics declarations. The protocols for experiments involving animals were approved by the Bioethics Commission of the IBPN FEB RAS (conclusion No. 003/021 dated November 24, 2021).

Conflict of interest. The authors of this work declare no conflicts of interest.

Author contributions. All the authors have made a significant contribution to the development of the concept, research and preparation of the article.

Acknowledgments. The authors thank to E.A. Dunaev for a critical review of the draft manuscript.

For Citation: Berman D.I., Alfimov A.V., Bulakhova N.A., Kropachev I.I., Meshcheryakova E.N., Shekhovtsov S.V. Overwintering of *Phrynocephalus kulagini* (Reptilia: Agamidae) in the Coldest Region of Central Asia. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology.* 2026. Vol. 105, no. 9, pp. 8–25. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626090011

© Berman D.I., Alfimov A.V., Bulakhova N.A., Kropachev I.I., Meshcheryakova E.N., Shekhovtsov S.V., 2026

ВВЕДЕНИЕ

Изучение адаптивных стратегий разных групп организмов, позволяющих обитать в экстремальных условиях среды, важно для пополнения знаний о возможных границах жизни, выявления лежащих в основе стратегий механизмов и использования их как моделей для технического воспроизведения. Внимание к проблеме не иссякает, что свидетельствует о ее актуальности.

В этой связи мы рассматриваем адаптивную стратегию в отношении зимних температур, в том числе устойчивость к холоду мелкой агамовой ящерицы – круглоголовки Кулагина (*Phrynocephalus kulagini* Bedriaga, 1909) (рис. 1). Этот вид вызывает особый интерес, так как его ареал находится на западе Монголии и юге Тувы (Россия) в известной своей крайне суровой зимой громадной межгорной котловине Больших Озер, занимая в том числе ее северную часть – Убсунурскую котловину. Средняя январская температура воздуха на метеостанции Эрзин (юго-восток Тувы) составляет −34.9°C, и морозы в −50°C здесь не редкость (Справочник ..., 1967), а среднегодовая температура близка к −5°C, что определяет формирование вечной мерзлоты (Dashtseren, 2021).

Между тем круглоголовка Кулагина – обычное в Убсунурскую котловине пресмыкающееся, что свидетельствует о высокой степени адаптированности ящерицы к переживанию зимы в столь экстремальных по отрицательным температурам условиях. Как ей это удается – обладает ли она выдающейся холодостойкостью, как, например, сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870) (Berman et al., 2016a), или выживает благодаря поведенческим адаптациям, уходя от низких температур глубоко в грунты подобно змеям?

Мы видели своей целью изучить способности круглоголовки Кулагина переносить низкие температуры и сравнить их с температурными условиями, при которых она зимует. Для достижения цели необходимо было решить 3 задачи и сопоставить их результаты.

1. Измерить зимнюю холодостойкость *Ph. kulagini* (температуру максимального переохлаждения и длительно переносимые температуры).

2. На основе краткого сравнительного климатического анализа территорий, занимаемых родом *Phrynocephalus*, выявить регионы с наиболее суровыми зимними условиями и на этом фоне



Рис. 1. Круглоголовка Кулагина (*Phrynocephalus kulagini*). Средняя длина тела половозрелых особей около 46 мм, хвоста – 50 мм

Fig. 1. Adult individual of *Phrynocephalus kulagini*. The mean body length of mature individuals is about 46 mm, and the tail length is 50 mm

оценить температурные характеристики в ареале *Ph. kulagini*, в том числе в его тувинской части.

3. Определить с помощью логгеров температуры зимовки *Ph. kulagini* на глубинах до 200 см в северо-восточной части ареала (Республика Тува).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования, где были отловлены *Ph. kulagini* для экспериментов (24 ювенильные особи, средняя масса 1.7 ± 0.1 г, и 26 половозрелых, 4.2 ± 0.1 г) и определены температуры в местах зимовки ящериц, расположен в юго-восточной части Республики Тува, в окрестностях с. Эрзин, между оз. Торе-Холь и р. Тес-Хем, на северной окраине песчаного массива Эдер-Элезин, называемой Бориг-Дэл.

Измерение температур грунтов в местах зимовки *Ph. kulagini.* Расстояние от ближайшей метеостанции (с. Эрзин), на которой длительное время измеряют температуры грунтов вытяжными термометрами (ВНИИГМИ-МЦД, 2024; Разуваев и др., 2024), до мест изучения зимовки круглоголовки Кулагина около 25 км. Температурные самописцы (логгеры DS1922L, ЭлИн, Россия) в грунтах были установлены в одном из местообитаний круглоголовки – на участке полузакрепленных барханных песков в двух точках, удаленных примерно на 0.5 км друг от друга (точка 1 – 50.0488° с.ш., 95.1706° в.д., точка 2 – 50.0445° с.ш., 95.1722° в.д.). Растительность – редкотравные тырсово-житняковые группировки с участием караганы Бунге, общее проективное покрытие не более 20%. Точка 1 расположена в выдуве бархана на склоне южной экспозиции, точка 2 – в межбарханном понижении. В обеих точках в песке были выкопаны шурфы глубиной 2 м, в которые устанавливали по 4 температурных логгера DS1922L на глубинах 2.0, 1.2, 0.8 и 0.4 м, работавших с 01.09.2021 г. по 31.05.2022 г.

Схемы распределения средних многолетних температур воздуха и почвы в самый холодный месяц в Центральной Азии построены по литературным данным (Жамбаажамц, 1964; Справочник ..., 1965а, б, 1966а, б, 1967; Агроклиматический атлас ..., 1972; Yembuu, 2021; National ..., 2024). Для схем распределения минимальных температур почвы в самый холодный месяц на территории Монголии использованы данные электронных баз (ВНИИГМИ-МЦД, 2024; Разуваев и др., 2024), монографий (Лонжид, 1962; Жамбаажамц, 1964; Тумурбаатар, 1977), атласов (Атлас ..., 1985; Национальный атлас ..., 1990) и статей (Береснева, 1974, 1984; Ishikawa et al., 2006; Нямбаяр и др., 2015). При отсутствии в указанных источниках сведений о минимальных температурах они вычислялись с помощью поправок, полученных по данным измерений температур почв на метеостанциях Эрзин и Кош-Агач (ВНИИГМИ-МЦД, 2024). На глубинах 40 и 80 см различия между средними месячными и минимальными температурами составляли в среднем −1.1 и −0.4°С, соответственно. Полученные таким образом значения минимальных температур почвы округлялись до полуградуса.

Содержание животных в лаборатории и акклимация перед экспериментами. Отловленные в природе в конце августа животные были перевезены в ИБПС ДВО РАН (г. Магадан), где проведены все эксперименты. В лаборатории круглоголовок разместили по несколько особей в вентилируемые пластиковые контейнеры (12×9×4 см) с укрытиями и поилками при температурах 15–17°С; животных не кормили, чтобы они очистили кишечник. Через 11 суток поилки убрали и контейнеры перенесли в термостаты MIR-254 (PHC Holdings Corporation PHCbi, Япония) со ступенчато понижающимися температурами для акклимации (подготовки к зимовке): 15°С – 3 сут, 10°С – 3 сут, 8°С – 3 сут, 5°С – 7 сут. После этого животных, не нагревая, вынули из контейнеров и, согласно методике, примененной в экспериментах по определению холодостойкости *Phrynocephalus erythrurus* (Li et al., 2017), по одному поместили в 50 мл пластиковые пробирки с 40 г мелкого песка влажностью 4%; вход в пробирки затянули полиэтиленовой пленкой с мелкими отверстиями для вентиляции. Дальнейшую акклимацию проводили по схеме: 5°С – 7 сут, 3°С – 14 сут, 1°С – 40 сут. Поведение и состояние круглоголовок отслеживали через прозрачные стенки пробирок один раз в неделю. Все последующие исследования проводили на акклимированных животных.

Определение холодостойкости. У круглоголовки измерены стандартные характеристики холодостойкости: 1) температура максимального переохлаждения ($T_п$), т.е. температура, при которой в переохлажденной жидкости начинается замерзание; 2) пороги длительно переносимых отрицательных температур (*ППТ*) – устойчивость к длительному воздействию холода. Все исследования проведены в испытательных камерах WT 64/75 (Weiss Umwelttechnik GmbH, Германия).

Температура максимального переохлаждения определена у 20 особей. Животных без субстрата охлаждали на манганин-константановых термопарах (диаметр проводов 0.12 мм) со скоростью 0.5°С в час (Li et al., 2017). Спай термопары крепили бумажным скотчем на брюшной стороне ящерицы между передними конечностями. Сигналы с термопар записывались компьютером в виде термограмм охлаждения.

При определении порогов длительно переносимых температур ящериц (27 особей) охлаждали в пробирках с субстратом, в которых они проходили финальные этапы акклимации. Для контроля

возможных градиентов температур рядом с пробирками помещали тарированные температурные логгеры DS1922L. Их индивидуальная погрешность в 0°C составила +0.1...+0.2°C (декларированная производителем погрешность ±0.5°C). Далее в тексте температуры приведены с учетом этих погрешностей.

При определении *ППТ* охлаждение всех животных начинали с 1°C со скоростью 0.05°C в час, с выдержкой в течение нескольких суток на температурах −10, −15 и −16.3°C; из-за ограниченности материала исследования в более низких температурах не проводили. Состояние ящериц (переохлаждение или замерзание) оценивали визуально через прозрачные стенки пробирок несколько раз в ходе охлаждения и экспозиции на пороговых температурах, в некоторых случаях – аккуратными прикосновениями тонким пластиковым щупом. У переохлажденных животных цвет покров оставался естественным, тело мягким; у замерзших тело твердело, покровы темнели или синели, глаза западали. После тестирования круглоголовок нагревали до 4°C со скоростью 0.5°C в час и подтверждали долю выживших.

Поскольку холодостойкость *Ph. kulagini* измеряли впервые, постольку дизайн последовательности экспериментов заранее не мог быть разработан в виде четкой логической схемы в координатах «температуры – время экспозиции». Его можно определить как поисковый: последующий эксперимент оперативно планировали и начинали после получения результатов предыдущего. По достижении всеми ящерицами температуры −10°C и экспозиции в ней в течение 7 сут часть животных (n = 11) нагрели. После выявления доли выживших среди них всех остальных переохлажденных животных (n = 14) охладили до −15°C и разделили на 3 группы: одну через 7 суток экспозиции охладили до −16.3°C (с экспозицией в этой температуре также 7 сут), вторую и третью – после 7 или 30 сут при −15°C нагрели для оценки выживания.

Для определения способности ящериц переносить замерзание после инокуляции («прививочного» замораживания извне кристаллами льда) при малых отрицательных температурах был проведен эксперимент, в котором влажность субстрата (песка) в пробирках увеличили до 22%. Круглоголовок (n = 3) со скоростью 0.05°C в час охлаждали до −3°C с промежуточным 10-дневным порогом при −1°C.

Ниже приведен очерк экологии вида с минимальным набором сведений, необходимых для понимания сути проведенной работы.

Краткий очерк экологии вида

Круглоголовка Кулагина, до недавнего времени считавшаяся подвидом *Ph. versicolor*, относится к роду, в котором насчитывается по разным оценкам до 50 видов, населяющих аридные территории от Восточного Тибета до Аравийского полуострова (включая его) и от юга Монголии и прилежащих

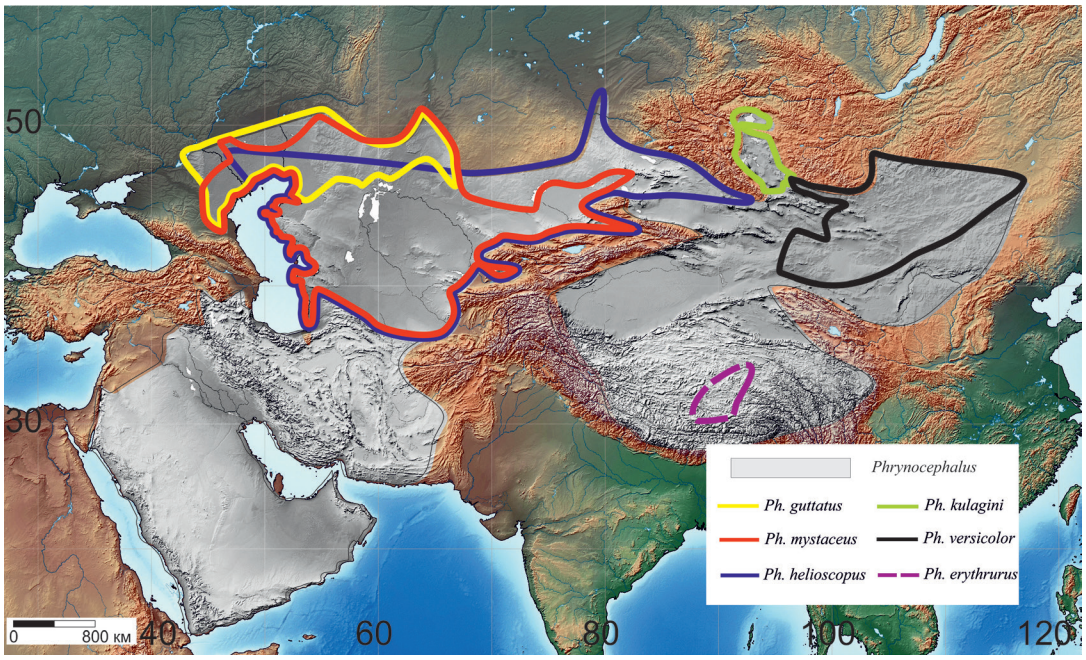


Рис. 2. Распространение рода *Phrynocephalus* и шести его самых северных и высокогорных видов (по: Macey et al., 2018; Solovyeva et al., 2023)

Fig. 2. The distribution of the *Phrynocephalus* genus and its six northernmost and high-altitude species (after Macey et al., 2018; Solovyeva et al., 2023)

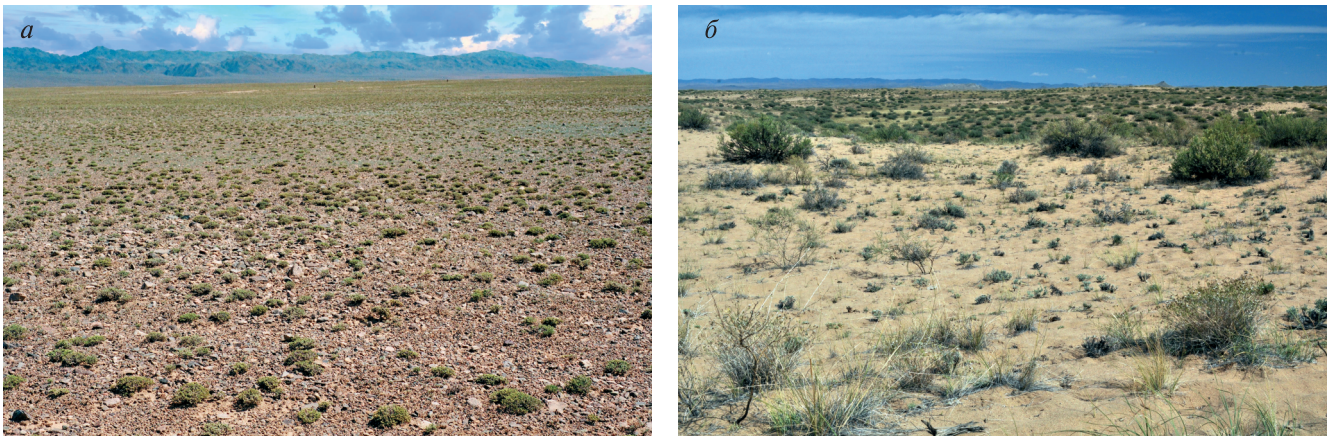


Рис. 3. Характерные местообитания круглоголовки Кулагина на юго-востоке Тувы: *а* – солянковая тас-биюргуновая (*Nanophyton erinaceum*) пустыня, *б* – карагановая (*Caragana bungei*) сухая степь

Fig. 3. Typical habitats of *Phrynocephalus kulagini* in the southeastern part of the Republic of Tuva: *а* – saltwort desert with *Nanophyton erinaceum*, *б* – dry steppe with *Caragana bungei*

районов Китая, через Туву, Алтайский край, Северный Казахстан до Поволжья, Калмыкии и Закавказья (Macey et al., 2018; Solovyeva et al., 2023). Северную границу распространения рода формируют на 48–52° с.ш. пять видов (рис. 2).

Ареал выбранного нами для исследований вида – *Ph. kulagini* – занимает пространство между хребтом Монгольский Алтай и Хангайским нагорьем и простирается по котловине Больших Озер от восточной окраины пустыни Шаргин (45°55′ с.ш., 96°07′ в.д.) на юге до хребта Танну-Ола на севере (Семенов и др., 1987; Ананьева и др., 1997; Dunayev et al., 2021).

На юго-востоке Республики Тува вид распространен в пределах 770–1300 м над ур. м., где он – обычный обитатель барханных развеваемых и полузакрепленных песков, а также большинства растительных группировок на легких песчаных почвах. Кроме того, круглоголовка нередка на южных подгорных глинисто-щебнистых шлейфах хребта Танну-Ола с солянковыми пустынями (рис. 3). Наибольшая численность взрослых особей на учетных маршрутах отмечена в конце мая (в период массового спаривания) в сухой песчаной степи в окрестностях оз. Торе-Холь: 8 особей на 1 км маршрута.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Холодостойкость ящериц

Животные в процессе акклимации и охлаждения. В диапазоне температур от 15 до 5°С ящерицы были активны, перемещались в контейнерах, будучи потревожены, принимали характерную угрожающую позу – высоко поднимали голову и широко раскрывали рот. При 3–5°С активность круглоголовок снижалась, они меньше шевелились, редко принимали позу угрозы. По достижении 1°С ящерицы еще меняли положение конечностей и хвоста при осмотре, но примерно через 3 недели пребывания при этой температуре стали почти неподвижны, лежали на песке, не реагировали на прикосновения и только при переворачивании на спину вяло возвращались в нормальное положение. При температурах от −1°С и ниже животные были абсолютно неподвижны и не реагировали ни на какие воздействия. Акклимация при 1... 3°С не отразилась на массе животных: они потеряли менее 1% по сравнению с массой при 5°С.

Температуры максимального переохлаждения. Диапазон распределения $T_п$ *Ph. kulagini* велик: от −3.3 до −17.4°С (среднее значение −12.5 ± 1.1°С, медиана −15°С, n = 20). Индивидуальные $T_п$ 60% особей лежат ниже среднего значения, а у 25% выборки – в диапазоне −17.1... −17.4°С (рис. 4). После прохождения $T_п$ у животных проявлялись отчетливые признаки замерзания: их тела стали твердыми,

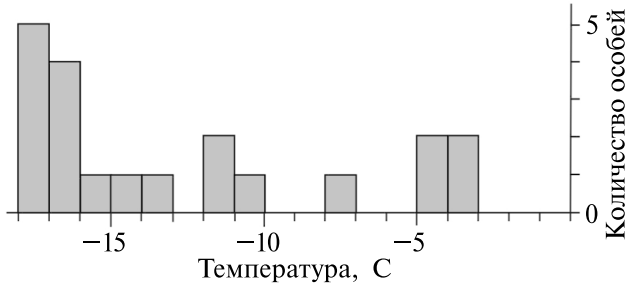


Рис. 4. Распределение температур максимального переохлаждения *Phrynocephalus kulagini* (n = 20)

Fig. 4. The distribution of the supercooling point values of *Phrynocephalus kulagini* (n = 20)

Таблица 1. Выживание *Phrynocephalus kulagini* при отрицательных температурах

Table 1. Survival of *Phrynocephalus kulagini* at negative temperatures

Температура, °C	Экспозиция, сут	*n*	Выживание, %
−10	7	10	80
−15	7	3	100
	30	8	63
−16.3	7	3	67

кожные покровы приобрели синий цвет. Ни одна из замерзших особей не ожила после нагревания, что свидетельствует о способности *Ph. kulagini* переживать отрицательные температуры только в переохлажденном состоянии.

Пороги длительно переносимых отрицательных температур. Наиболее нехолодостойкие особи начали замерзать уже при относительно высоких отрицательных температурах: судя по изменению цвета покровов и окоченению тела, 3 особи замерзли в интервале от −1 до −6.6°C. После нагревания все изменившие цвет покровов животные оказались погибшими, в то время как сохранившие естественный цвет – живыми.

Наиболее устойчивые к холоду круглоголовки длительно выдержали температуры, близкие к минимальному значению $T_п$ (−17.4°C) – −15 и −16.3°C. Смертность возрастает как при увеличении длительности экспозиции, так и при понижении температуры. Все животные благополучно выдержали −15°C в течение 7 сут, но лишь 63% из исследованных – 30 сут. Выживание после семи суток пребывания при минимальной тестированной температуре (−16.3°C) уменьшилось по сравнению с предыдущим порогом с аналогичной продолжительностью экспозиции на треть (табл. 1).

Инокуляция в мокром песке. Несмотря на высокую влажность песка (22%) и обилие кристаллов льда на поверхности субстрата и покровах, при температуре −1°C ящерицы начали замерзать только на третьи сутки. Замерзание было медленным – даже на десятые сутки их кожа и конечности оставались мягкими, как и частично тело. После понижения температуры до −3°C тела полностью отвердели, кожные покровы приобрели синий цвет – ящерицы замерзли и не ожили после оттаивания.

Заметим, что цвет кожи животных менялся в зависимости от температуры замерзания. У круглоголовок, погибших при −1... −6.6°C, кожа приобретала яркий темно-синий цвет; замерзание при −10°C делало естественный цвет животных более темным, но отчетливая синева появлялась только у некоторых особей.

Зимние климатические условия

Температурные условия в пределах ареала рода и пяти видов с наиболее северным распространением. С запада на восток – от Волгоградской обл. России к Семипалатинской (ныне – Абайской) обл. Казахстана и далее к предгорьям Алтая – температурные условия постепенно ужесточаются. В самых холодных частях ареала *Ph. guttatus*, *Ph. mystaceus* и *Ph. helioscopus* средние месячные температуры воздуха падают до −12... −17°C, но температуры почвы на глубине 40 и 80 см снижаются лишь до −4.6... −7.4 и −3.2... −4.3°C соответственно (рис. 5). На территории ареала *Ph. versicolor*, отделенного от ареалов названных выше видов хребтами Алтая и Хангайского нагорья, средние месячные температуры понижаются существенно: до −25... −27°C в воздухе и до −18.5 и −10°C на глубине 40 и 80 см соответственно.

В ареале же *Ph. kulagini* в Монголии и Туве на северной окраине котловины Больших Озер в почти замкнутой межгорной Убсунурской котловине формируется чрезвычайно холодная область (рис. 5, 6). По данным метеостанции Эрзин, наименьшая среднемесячная температура и средний из абсолютных минимумов воздуха составляют −34.9 и −46°C соответственно, а средние месячные температуры почвы опускаются до −16.9 и −11.0°C на глубине 40 и 80 см соответственно. На метеостанции Буруун-Турун, расположенной на юго-востоке той же котловины, средние месячные температуры воздуха выше (−30.3°C), а температуры почвы на глубинах 40 и 80 см ниже: −20 и −17°C соответственно (Атлас ..., 1985). На юге ареала, в северо-западной части пустыни Шаргын-Гоби много теплее – средние температуры воздуха января не ниже −15... −20°C, а абсолютные минимумы не ниже −40°C. Высота снежного покрова в самые холодные месяцы убывает – от 15–17 см в котловине оз. Убсу-Нур до 3–5 см в южной части ареала (Атлас ..., 1985).

Минимальные температуры в грунтах на глубине 40–80 см в ареалах *Ph. versicolor* и *Ph. kulagini* (см. далее) оказываются существенно ниже, чем у видов, обитающих в Казахстане. На большей части степной зоны Монголии минимальные

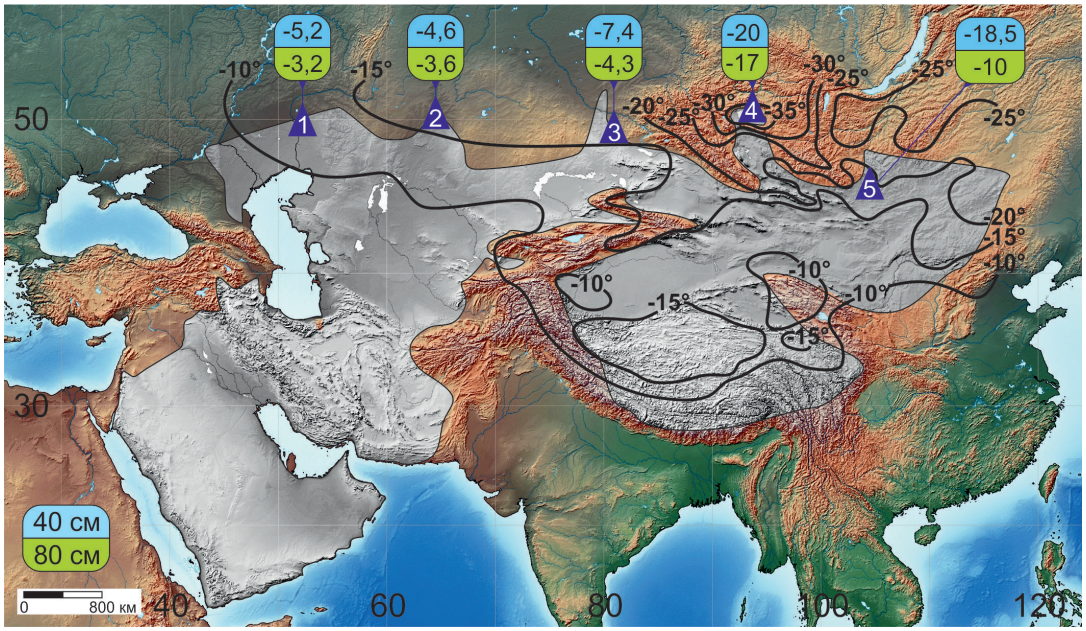


Рис. 5. Изотермы самых низких из средних месячных температур воздуха Центральной Азии и прилежащих территорий России и Казахстана и аналогичный показатель температур почвы на глубине 40 см (над чертой) и 80 см (под чертой) в самых холодных частях ареалов видов рода *Phrynocephalus*: 1 – *Ph. guttatus*, 2 – *Ph. mystaceus*, 3 – *Ph. helioscopus*, 4 – *Ph. kulagini*, 5 – *Ph. versicolor*, по данным метеостанций, ближайших к местам находок животных – синие треугольники (табл. 2)

Fig. 5. Isotherms of the minimum mean monthly air temperatures for Central Asia and adjacent territories of Russia and Kazakhstan, and the corresponding soil temperatures at depths of 40 cm (above the line) and 80 cm (below the line) in the coldest parts of the ranges of *Phrynocephalus* species: 1 – *Ph. guttatus*, 2 – *Ph. mystaceus*, 3 – *Ph. helioscopus*, 4 – *Ph. kulagini*, 5 – *Ph. versicolor*, based on data from weather stations closest to the animal localities – blue triangles (Table 2)

Таблица 2. Самые северные находки видов рода *Phrynocephalus*

Table 2. Northernmost findings of species of the genus *Phrynocephalus*

Вид (№ на рис. 5)	Местонахождение	Координаты	Источник
Ph. guttatus (1)	Россия, Оренбургская обл., правый берег р. Малая Хобда	50.78° с.ш., 55.39° в.д.	Давыгора, Хромова, 2019
Ph. mystaceus (2)	Казахстан, Актюбинская обл., правый берег р. Большая Хобда	50.70° с.ш., 55.09° в.д.	Дебело, Чибилев, 2013
Ph. helioscopus (3)	Россия, Алтайский край, окр. с. Волчиха	52.03° с.ш., 80.41° в.д.	Шутова, 2006
Ph. kulagini (4)	Россия, Республика Тува, северный берег оз. Торе-Холь	50.05° с.ш., 95.17° в.д.	Кропачев, 2014
Ph. versicolor (5)	Монголия, Булганский аймак, 20 км восточнее пос. Дашинчилэн	47.85° с.ш., 104.28° в.д.	Ананьева и др., 1997

температуры почв на глубинах 40 и 80 см варьируют в интервале −10... −20 и −8... −13.5°C соответственно (рис. 6).

Сезонный ход температур грунтов в местах возможной зимовки *Ph. kulagini.* На метеостанции Эрзин основные показатели, влияющие на формирование температур почв зимой 2021–2022 г., оказались близки к средним многолетним. Температура воздуха снижалась до −41.9°C, а высота снежного покрова в самое холодное время составляла 15–16 см при норме −43.5°C и 16–17 см соответственно (Разуваев и др., 2024). Температуры почвы на глубине 40 см при достижении температурами воздуха сезонного минимума в середине февраля опускались до −13.5... −15.2°C (рис. 7, табл. 3). На глубине 80 см минимум (−10... −11°C) был зафиксирован на неделю позже.

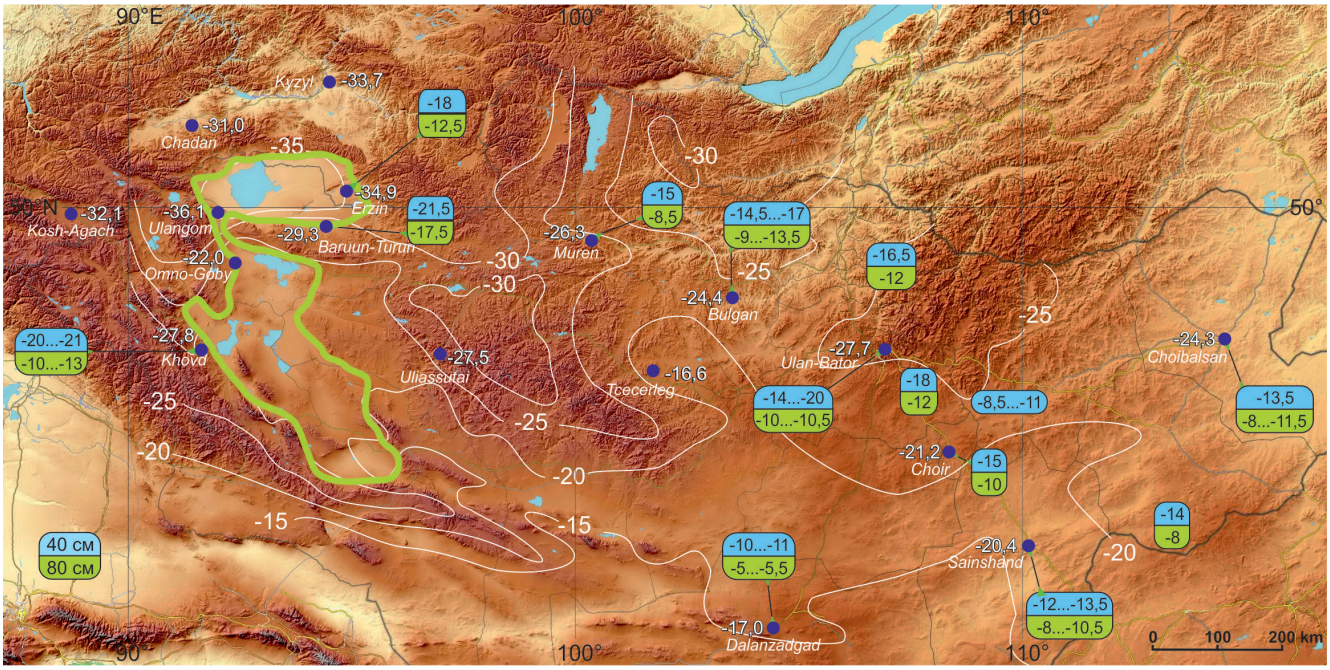


Рис. 6. Изотермы средних многолетних температур воздуха в январе, средние январские температуры на метеостанциях и минимальные температуры почвы на глубине 40 см (над чертой) и 80 см (под чертой) в ареале *Phrynocephalus kulagini* (светло-зеленый контур) и в других районах Центральной Азии. Если для одного пункта разные источники приводят различные температуры, указывается диапазон

Fig. 6. Isotherms of mean long-term January air temperatures, mean long-term temperature of air on weather stations and minimum soil temperatures at depths of 40 cm (above the line) and 80 cm (below the line) within the range of *Phrynocephalus kulagini* (light green outline) and in other regions of Central Asia. The range of temperatures is given in cases of conflicting literature data

Таблица 3. Минимальные температуры в грунте местообитаний *Phrynocephalus kulagini* на массиве песков Бориг-Дэл

Table 3. Minimum soil temperatures in the habitats of *Phrynocephalus kulagini* on the Borig-Del sand massif

Место установки логгера	Минимальная температура (°C) в грунте на глубине (м)			
	0.4	0.8	1.2	2.0
Точка 1. Выдув на склоне бархана	−13.6	−10.0	−7.4	−3.9
Точка 2. Межбарханное понижение	−15.3	−11.0	−7.7	−2.9

Различия между температурами в почве межбарханного понижения и в «теле» самого бархана на рассматриваемых глубинах не превышали 1...1.7°C. Измеренные показатели выхолаживания почв в местообитаниях ящерицы в среднюю по климатическим условиям зиму на глубинах 40 и 80 см оказались на 1–3°C выше средних многолетних характеристик на ближайшей метеостанции Эрзин.

ОБСУЖДЕНИЕ

Холодостойкость ящериц

К настоящему времени изучена холодостойкость значительного числа ящериц многих подотрядов, обитателей различных континентов, природных зон и высотных поясов. Анализ литературы свидетельствует о том, что особый интерес у исследователей вызывает поиск видов, способных переносить замораживание, поэтому основная часть экспериментов сосредоточена на определении температуры максимального переохлаждения ящериц и выживании после образования льда в организме. Однако, несмотря на многочисленные попытки проведения экспериментов с различными режимами акклимации животных и процедурами инокуляции, до настоящего времени известен лишь один способный длительно зимовать в замороженном состоянии вид – живородящая ящерица *Zootoca vivipara*, переносящий в разных популяциях температуры до −4 или −10°C (Costanzo et al., 1995; Berman et al., 2016). Среди остальных исследованных видов для

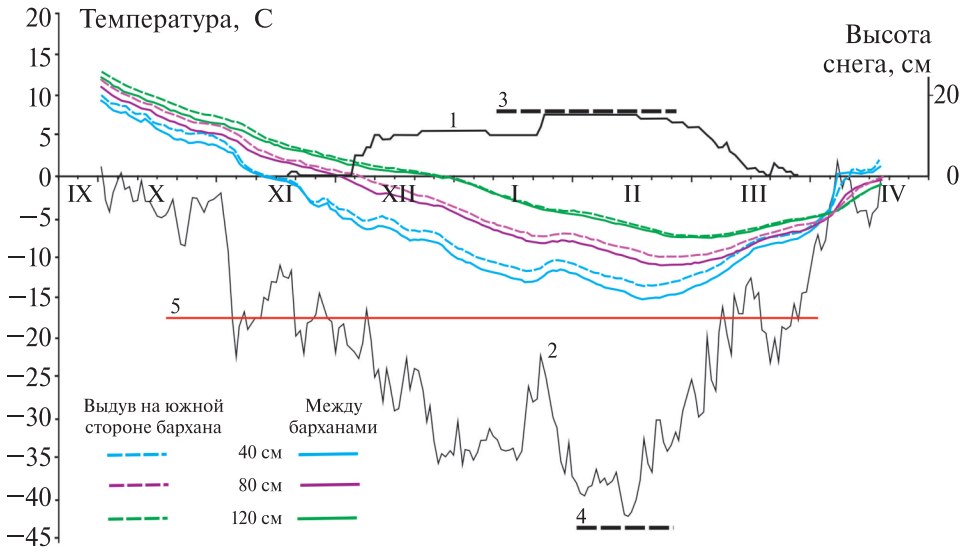


Рис. 7. Температурные условия в местах возможной зимовки *Phrynocephalus kulagini* зимой 2021–2022 г. 1 – высота снежного покрова, 2 – минимальная температура воздуха, 3 – средняя многолетняя высота снега (16 см), 4 – средний из абсолютных минимумов температур воздуха (−43.5°C) на метеостанции Эрзин (Разуваев и др., 2024); 5 – предельная длительно переносимая в экспериментах *Ph. kulagini* температура (−16.3°C).

Fig. 7. Temperature conditions of the possible hibernation site of *Phrynocephalus kulagini* in the winter of 2021–2022. 1 – Snow depth, 2– minimum air temperature, 3 – average long-term snow depth (16 cm), 4 – average of absolute minimum air temperatures (−43.5°C) at the Erzin weather station (Razuvaev et al., 2024); 5 – the lowest temperature tolerated in *Ph. kulagini* experiments (−16.3°C).

считанного числа (*Sceloporus undulatus* (Pauly, 2012), *Podarcis muralis* (Claussen et al., 1990), *Abronia taeniata, Barisia imbricata* и *Xenosaurus platyceps* (Fierro-Estrada et al., 2023, 2025, 2026)) показана способность переживать непродолжительное после начала кристаллизации жидкостей организма замораживание. Для подавляющего же большинства, как и для изученного нами *Ph. kulagini*, образование даже незначительного количества льда в организме фатально (Родионов, 1938; Spellerberg, 1972; Burke et al., 2002; Michels-Boyce, Zani, 2015; Cecchetto et al., 2022 и др.).

Ph. kulagini, как и некоторые другие виды ящериц, например *Podarcis sicula* (Burke et al., 2002), оказался устойчивым к инокуляции при околонулевых температурах: в эксперименте переохлажденные животные свыше двух суток провели в замерзающей и, в конце концов, замерзшей почве с кристаллами льда, обильно сформировавшимися на кожных покровах. Лишь на третьи сутки при −1°C началось постепенное замерзание ящериц, которое не завершилось и через 10 суток.

Вместе с тем обращает на себя внимание способность ящериц переносить значительное переохлаждение, у многих видов – существенно большее, чем у других пойкилотермных позвоночных животных. Напомним, что у большинства видов амфибий – хорошо изученной в этом отношении группы – средние значения $T_п$ лежат в диапазоне от −0.8 до −3°C (Schmid, 1982; Voituron et al., 2005; наши данные), тогда как у ящериц они существенно ниже. Так, средняя температура максимального переохлаждения тибетской круглоголовки (*Phrynocephalus erythrurus*) достигает почти −12°C (Li et al., 2017), североамериканской пятнистобокой игуаны (*Uta stansburiana*) −9°C при минимальном значении −14.2°C (Michels-Boyce, Zani, 2015), австралийских сцинков *Eulamprus kosciuskoi* и *E. tympanum* – соответственно −8.5 и −6.4 при минимальных значениях −9.9°C и −8.5°C (Spellerberg, 1972), южноамериканской игуаны (*Liolaemus lineomaculatus*) −7.5°C (Cecchetto et al., 2022), мексиканских ящериц *Barisia imbricata* – −4.1 (минимальная −6.2°C) и *Xenosaurus platyceps* −5.4 (минимальная −7°C) (Fierro-Estrada et al., 2025, 2026). У ряда видов ящериц с менее выдающимися средними значениями $T_п$ (в диапазоне от −3 до −4°C) отдельные особи тем не менее способны переохлаждаться до −6 ... −7.4°C (Родионов, 1938; Lowe et al., 1971; Spellerberg, 1972).

Круглоголовка Кулагина со средней $T_п$ = −12.5± 1.1°C и минимальной −17.4°C – не исключение, но, вероятно, рекордсмен в этом ряду. Проведенное

исследование позволяет заключить, что *Ph. kulagini*, как и подавляющее большинство изученных видов ящериц, относится к холодостойким животным. Она использует для защиты от отрицательных температур переохлаждение и способна длительное время (несколько месяцев) зимовать в этом состоянии.

Согласно нашим данным, приведенным в разделе Результаты, 60% особей *Ph. kulagini* имеют $T_п$ ниже среднего значения всей выборки. Подчеркнем, что четверть этой же выборки более или менее равномерно распределена по 1–2 особи в диапазоне −3... −10°C; в их число входят и очевидно недостаточно подготовленные к зимовке особи (с очень высокими значениями $T_п$ – −3... −5°C), составляющие естественный отход при небольших отрицательных температурах. Явный же пик (45% выборки, т.е. 9 особей) приходится на диапазон −16... −17.4°C (см. рис. 4). В экспериментах после отлова, транспортировки, манипуляций и т.п., оказывающих стрессирующее действие, животные могут показывать заниженные (более «теплые») результаты, поэтому истинное значение средней величины $T_п$ *Ph. kulagini* в природе, вероятно, заметно ниже −12.5°C.

Переохлаждение у *Ph. kulagini* стабильно: 63% выборки (5 особей из восьми) выжило в течение 30 суток при −15°C, т.е. при значениях, близких к минимальным $T_п$. Минимальная длительно перенесенная отрицательная температура −16.3°C, ее выдержали в течение семи дней две из трех тестируемых ящериц. Близость значений минимальных $T_п$ и длительно переносимых отрицательных температур свидетельствует об устойчивости состояния переохлаждения (Лозина-Лозинский, 1972).

Заметим, что длительность выживания ящериц в переохлажденном состоянии почти не изучена. Обычно исследователи ограничивают эксперименты по переохлаждению несколькими часами, что позволяет лишь констатировать выживание животных в этом состоянии. Так, показано, что *Eremias arguta* может оставаться в состоянии переохлаждения живой при температуре тела до −5.5°C в течение нескольких часов, но при −7°C происходит неспровоцированное инокуляцией фатальное замерзание (Родионов, 1938).

Анализ литературы позволяет предположить, что по параметрам холодостойкости *Ph. kulagini* сравним с высокогорными китайскими видами рода: по величине $T_п$ – с *Ph. erythrurus* (Li et al., 2017), по способности длительно зимовать при низких отрицательных температурах – с *Ph. vlangalii* (Liao et al., 2026). Как и *Ph. erythrurus*, круглоголовка Кулагина не переносит полного замораживания. Средние значения $T_п$ обоих видов статистически не различимы (−11.8 ± 0.7 и −12.5 ± 1.1°C соответственно). К сожалению, для *Ph. erythrurus* не определены пороговые длительно переносимые температуры. Вместе с тем для другого вида рода (*Ph. vlangalii*) в популяции, обитающей на горе Данджин (3600 м над ур. м.) в провинции Ганьсу (Китай), показана способность длительно зимовать при отрицательных температурах (Liao et al., 2026). Почти 30% из 27 особей этого вида благополучно перенесли полугодовую зимовку при отрицательных температурах в интервале 0... −13°C, зафиксированных в норах на глубине 30 см, в том числе более трех месяцев – при температурах ниже −5°C и около 50 дней – при температуре ниже −10°C. В наших экспериментах 50% особей (5 из десяти) выжили при более низких температурах (до −15°C) в течение 53 сут (судя по величине выживания, эта продолжительность воздействия отрицательных температур далека от предельной). К сожалению, для *Ph. vlangalii* указаны также не все характеристики холодостойкости (Liao et al., 2026): не определены температуры максимального переохлаждения, как и не названа стратегия вида в отношении отрицательных температур. Только по величине пороговых длительно переносимых температур можно заключить, что холодостойкость этого вида близка к холодостойкости круглоголовки Кулагина.

Таким образом, изложенное позволяет рассматривать холодостойкость *Ph. kulagini* как рекордную среди изученных видов ящериц по средней и минимальной температурам максимального переохлаждения и по значениям минимальных длительно переносимых температур. Близость изученных параметров холодостойкости к таковым *Ph. erythrurus* и *Ph. vlangalii* позволяет предположить, что как минимум среди высокогорных представителей рода *Phrynocephalus* можно ожидать обнаружения столь же холодостойких видов.

Зимние температурные условия

Формирование низких температур воздуха и почв в монгольской и российской (тувинской) части ареала рода *Phrynocephalus* определяется двумя основными причинами. Первая – широко географическая, связана с расположением в центре Азиатского зимнего антициклона, препятствующего переносу относительно теплых воздушных масс с запада и северо-запада, поэтому здесь устойчиво холодно и малоснежно (5–15 см снега в январе–феврале). Вторая – региональная: в котловине оз. Убсу-Нур ужесточающее влияние на зимний климат оказывают температурные инверсии за счет стекания и застаивания холодного воздуха с прилегающих гор на дно котловины; при подъеме в горы температуры воздуха, напротив, повышаются, примерно на 1°C/100 м (Куулар, 2018).

Бóльшая же часть Центральной и Южной Монголии находятся в диапазоне средних январских

температур воздуха −20... −25°С при высоте снежного покрова лишь в 3–5 см. Еще южнее, на Цинхай-Тибетском нагорье до высот по крайне мере порядка 4500–5300 м над ур. м., в ареале *Ph. erythrurus*, средние температуры воздуха самого холодного месяца отнюдь не низки: до −16°С, минимальные – до −32°С (Агроклиматический атлас ..., 1972) (рис. 4). Эти температуры вдвое выше средних температур на севере ареала *Ph. kulagini* – в Убсунурской котловине.

Температурные условия в ареалах еще трех видов рода, проникающих на север до 48–52° с.ш. (рис. 2), аналогичны описанным для Цинхай-Тибетского нагорья; смягчение условий зимовки ящериц происходит благодаря более частым вторжениям относительно теплых воздушных масс, меньшей абсолютной высоте местности и большей глубине снежного покрова (Копанев, 1978). Все названные причины приводят к повышению средних температур грунтов в ареалах этих видов на глубине 40 и 80 см до −5... −7 и −3... −4°С соответственно.

Зимние температуры почв в Убсунурской котловине в соответствии с экстремальными температурами воздуха и малоснежьем, вероятно – самые низкие в зонах степей и пустынь Центральной Азии. В Эрзине средние многолетние минимальные температуры на глубине 40 и 80 см составляли −18 и −12.5°С, а в Буруун-Туруне – рекордные −21.5 и −17.5°С соответственно (Атлас ..., 1985; ВНИИГМИ-МЦД, 2024).

В центральной и южной части ареала *Ph. kulagini*, как и на остальной территории Монголии, в грунтах на глубине 40 и 80 см ни на метеостанциях, ни на временных площадках (во время экспедиционных работ) в степных ландшафтах столь низкие температуры, как на севере котловины Больших Озер, не зафиксированы. Они не бывали на названных глубинах ниже −10... −20 и −8... −13°С соответственно.

На больших глубинах, например на глубине 1 м, температуры самого холодного месяца в северной части Монголии варьируют от −7 до −11°С, а в южной – от −3.5 до −6°С (Тумурбаатар, 1977). Глубже диапазон температур продолжает сужаться. К примеру, на метеостанции Эрзин средняя многолетняя температура самого холодного месяца на глубине 320 см составляет −2.4°С, а южнее, на метеостанции Ховд, лишь −0.7°С (рис. 6) (Лонжид, 1962; ВНИИГМИ-МЦД, 2024).

Приведенные выше температуры получены на метеостанциях и других площадках, расположенных преимущественно на подгорных и речных террасах, где рельеф слабо сказывается на формировании снежного покрова. В типичном для круглоголовки ландшафте – полузакрепленных песчаных дюнах – снег лежит неравномерно, и в местах его накопления минимальные температуры почв на глубинах 40 и 80 см в типичный по климатическим условиям год на 1–3°С выше средних многолетних показателей ближайшей метеостанции Эрзин. Эта разница, по-видимому, еще меньше (или вообще отсутствует) в грунтах другого характерного биотопа круглоголовки – малоснежных подгорных шлейфов с тас-биюргуновыми опустыненными степями.

К Убсунурской котловине по зимним температурам воздуха близок Юго-восточный Алтай, Центральная Тувинская и Тункинская котловины, а также и некоторые более северные территории с континентальным климатом (Справочник ..., 1965б, 1966а, б, 1967). Однако температуры почв в Убсунурской котловине благодаря скудному снежному покрову зимой на 2–3°С ниже, чем в названных регионах. По температуре самого холодного месяца на глубине 40 и 80 см Убсунурская котловина сравнима с долинами Лены, Индигирки, Колымы и в целом с территориями с мерзлотными грунтами в тундровой зоне северо-востока Азии. В названных регионах вне речных таликов средние многолетние температуры на глубине 40 и 80 см варьируют в пределах −17... −23 и −15... −20°С соответственно (Справочник ..., 1966б, в). При столь разительном сходстве температур зимы принципиальное различие между названными регионами состоит в том, что в Убсунурской котловине за лето протаивает более 3.5 м грунта, и мерзлота встречается спорадически (Лонжид, 1962; Тумурбаатар, 1977; Национальный атлас ..., 1990), тогда как в континентальных районах северо-востока Азии и на побережье Северного Ледовитого океана мерзлота распространена повсеместно, а глубина сезонно-талого слоя, как правило, не достигает 1 м.

Краткий синтез

Согласно нашим данным длительно (месяц) переносимые в эксперименте *Ph. kulagini* температуры (−15°С) полностью совпадают с минимальными за зиму 2021–2022 гг. температурами грунтов в местах возможной зимовки ящерицы на 40 см, составляющими −15.3°С (табл. 3). По-видимому, это случайное совпадение, из которого отнюдь не следует, что ящерицы зимуют именно на такой глубине, но, весьма вероятно, на близкой. Почти тождественность полученных нами минимальных температур с данными не только рядом расположенной метеостанции Эрзин, но и других пунктов измерений в котловине оз. Убсу-Нур, позволяет считать зимовку ящериц не привязанной к местам с особым температурным режимом.

Минимальные температуры в грунте от 40 к 80 см повышаются (табл. 3) с градиентом 1.5–2.0°С на 10 см. Поэтому перемещение даже

на 20–30 см глубже 40 см повышает минимальные температуры на 3–6°С, и это гарантирует круглоголовке комфортность зимовки даже в самой холодной части ареала. Есть основания полагать, что лишь в районе метеостанции Буруун-Турун безопасная для круглоголовки температурная область начинается только с глубины 1 м.

Однако отсутствие данных о реальной глубине зимовки – наиболее слабое место наших представлений о гибернации *Ph. kulagini*. Нами была найдена (в мае) лишь одна нора длиной около 1.5 и глубиной 1 м с характерным (для летних коротких нор круглоголовок) левым поворотом средней части. Исходя из ее размеров, можно предположить, что она была зимовочной.

Для некоторых близкородственных видов в литературе приводится значительная амплитуда длины нор: 50–200 см (Орлова, Семенов, 1999; Дунаев, Орлова, 2012), в частности – от 50 см у *Ph. versicolor* в Монголии (Ананьева и др., 1997), 80–110 см у *Ph. guttatus* в Калмыкии и 150–200 см в Оренбургской области (Киреев, 1983; Давыгора, 2020).

В песчаной степи круглоголовки, как и другие пресмыкающиеся, для зимовки на глубине более метра, вероятно, могут использовать норы грызунов, например мохноногих тушканчиков (*Dipus sagitta*). Обитающие на грубых каменистых субстратах шлейфов гор с тас-биюргуновыми пустынями круглоголовки вряд ли способны вырыть глубокие зимние убежища, поиск которых представляет специальную задачу.

Возможность зимовать ближе к поверхности создает *Ph. kulagini* (как и другим пойкилотермам) преимущества, связанные с более ранним выходом из зимовки и тем самым увеличением продолжительности сезона активности. По данным наших измерений, весной переход через 0°С на глубине 40 см (8 апреля) происходит на 12 суток раньше, чем на 80 см (20 апреля), на 21 сутки раньше, чем на 120 см (29 апреля) и на месяц – чем на 2 м (8 мая). В то же время с глубиной уменьшается число дней с отрицательной температурой почвы. На 40 см этот период длится почти 5 месяцев (147 сут), на глубине 80 см – сокращается на 10 сут, на 120 см – на 25 сут, а на 2 м – на 2 месяца. Как сказываются приведенные оценки на благополучии ящериц, мы не знаем, однако их величины столь значительны, что уже поэтому должны быть приняты во внимание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами первые сведения по экологии зимовки круглоголовки Кулагина показывают, что холодостойкость в сочетании с поведенческими механизмами позволяет ей успешно переживать зиму в сухих степях даже Убсунурской котловины, – по-видимому, самой холодной зимой области распространения степей и пустынь в мире. Между тем, несмотря на экстремально низкие температуры, круглоголовка – наиболее многочисленное здесь пресмыкающееся.

По физиологическим возможностям *Ph. kulagini* – самая холодостойкая из изученных к настоящему времени Lacertilia, вероятно, делящая эту честь с *Ph. erythrurus*, предельно высокогорной ящерицей Центральной Азии, однако зимующей в принципиально более мягком климате. У обоих видов – рекордное значение средней $T_п$ (около −12°С), а у круглоголовки Кулагина, видимо, и минимальной $T_п$ (−17.4°С). Еще один тибетский вид круглоголовок – *Ph. vlanglii* несколько уступает круглоголовке Кулагина по величине длительно переносимых отрицательных температур (−13 и −15... −16°С соответственно).

Однако первенство по холодостойкости среди Lacertilia не обеспечивает обсуждаемой круглоголовке возможность зимовки вблизи почти бесснежной поверхности почвы, подобно сибирскому углозубу (*Salamandrella keyserlingii*), переносящему температуры вплоть до −55°С (Berman et al., 2016a). Зимовка круглоголовки Кулагина, исходя из полученных в эксперименте значений холодостойкости и данных по вертикальному распределению температур в грунтах, будет гарантированно успешной, начиная с 50–60 см, но, может быть, и с 40 см. В этой связи было бы желательно экспериментально проверить способность круглоголовки длительно переносить температуры ниже −16°С.

К сожалению, мы не знаем ничего о глубине расположения круглоголовки Кулагина зимой. Не ясно также, роет ли она норы сама или использует норы грызунов и более крупных ящериц. Зимние убежища обитающих совместно с круглоголовкой ящурок *Eremias multiocellata* и *E. przewalskii*, как и их адаптивные стратегии, пока остаются вне поля зрения зоологов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический атлас мира. М.–Л.: ГУГК–Гидрометеоиздат, 1972. 143 с.
2. *Ананьева Н.Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л. и др.* Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1997. 416 с.
3. Атлас ресурсов климата и поверхностных вод МНР. Улан-Батор: ГУГМС, М.: ГУГК, Госкомгидромет, 1985, 15 с.

4. *Береснева И.А.* Термический режим почв пустынно-степного стационара Булган-сомон // В кн. Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л.: Наука, 1974. С. 26–31.
5. *Береснева И.А.* Климат // В кн. Сухие степи Монгольской народной республики: природные условия (сомон Унджул). Л.: Наука, 1984. С.52–58.
6. ВНИИГМИ-МЦД Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных. http://www.meteo.ru/data (15 марта 2024, последнее обращение).
7. *Давыгора А.В.* Животный мир родного края (очерки по животному миру Оренбургской области). Оренбург, 2020. 40 с.
8. *Давыгора А.В., Хромова В.С.* Круглоголовка-вертихвостка // В кн. Красная книга Оренбургской области. Животные. Рептилии. Воронеж: Мир, 2019. С. 81–82.
9. *Дебело П.В. Чибилев А.А.* Амфибии и рептилии Урало-Каспийского региона. Екатеринбург: Уро РАН, 2013. 189 с.
10. *Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.* Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М.: Фитон +, 2012. 320 с.
11. *Жамбаажамц А.* Краткий справочник по климату Монголии. Улан-Батор, 1964. 33с. (на Монгольском)
12. *Киреев В.А.* Животный мир Калмыкии. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста: Калмыцкое книжное издательство, 1983. 112 с.
13. *Копанев И.Д.* Снежный покров на территории СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1978. 181 с.
14. *Кропачев И.И.* Анализ географического распространения и ландшафтного распределения амфибий и рептилий в республике Тува // Труды Зоологического института РАН. 2014. Т. 318. № 4. С. 486–553.
15. *Куулар Х.Б.* Температура ландшафтной поверхности Республики Тыва по данным спутника Landsat-8 в зимний период 2014–2017 гг. // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2018. Т. 15. № 7. С. 67–77. https://doi.org/10.21046/2070-7401-2018-15-7-67-77
16. *Лозина-Лозинский Л.К.* Очерки по криобиологии. Наука: Ленинград, 1972. 288 с.
17. *Лонжид Н.* Многолетняя и сезонная мерзлота Монголии. Улаанбаатар: ШУАХ, 1962. 77 с. (на Монгольском)
18. Национальный атлас Монгольской народной республики. Улан-Батор – Москва, 1990. 144 с.
19. *Нямбаяр П., Оюунбат П., Qinxue W.* Хθрсний температурын горим // Тэрэлж голын сав газар, геосистем. 2015. С. 111–117. (на Монгольском)
20. *Орлова В.Ф., Семенов Д.В.* Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АСТ, 1999. 480 с.
21. *Разуваев В.Н., Булыгина О.Н. Коршунова Н.Н. и др.* Научно-прикладной справочник «Климат России». meteo.ru/climsprn/ (Последнее обращение 25.12.2024 г.).
22. *Родионов В.* Некоторые данные по газообмену у рептилий в состоянии переохлаждения // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел. биол. 1938. Т. 47. № 2. С. 182–187.
23. *Семенов Д.В., Брушко З.К., Кубыкин Р.А., Шенброт Г.И.* Таксономическое положение и природоохранный статус пестрой круглоголовки (Reptilia, Agamidae) на территории СССР // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 1. С. 98–109.
24. Справочник по климату СССР. Вып. 9. Ч. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1965. 362 с.
25. Справочник по климату СССР. Вып. 13. Ч. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1965а. 492 с.
26. Справочник по климату СССР. Вып. 18. Ч. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 656 с.
27. Справочник по климату СССР. Вып. 20. Ч. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1965б. 396 с.
28. Справочник по климату СССР. Вып. 21. Ч. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 504 с.
29. Справочник по климату СССР. Вып. 22. Ч. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1966а. 360 с.
30. Справочник по климату СССР. Вып. 23. Ч. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1966б. 319 с.
31. Справочник по климату СССР. Вып. 24. Ч. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1966в. 401 с.
32. *Тумурбаатар Д.* Основные характеристики сезонного промерзания и протаивания грунтов // Вопросы географии Монголии. 1977. № 16. С. 81–89.
33. *Шутова Ю.В.* Такырная круглоголовка // Красная книга Алтайского края. Том 2. Пресмыкающиеся. Барнаул: Алтай, 2006. С. 43.
34. *Berman D.I., Bulakhova N.A., Alfimov A.V., Meshcheryakova E.N.* How the most northern lizard, *Zootoca vivipara,* overwinters in Siberia // Polar Biol. 2016. V. 39. P. 2411–2425. https://doi.org/10.1007/s00300-016-1916-z
35. *Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A.* Extreme negative temperatures and body mass loss in the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae) // Dokl. Biol. Sci. 2016a. V. 468. P. 137–141. https://doi.org/10.1134/S001249661603011X
36. *Burke R.L., Hussain A.A., Storey J.M., Storey K.B.* Freeze tolerance and supercooling ability in the Italian wall lizard, *Podarcis sicula*, introduced to Long Island, New York // Copeia. 2002. V. 3. P. 836–842.
37. *Cecchetto N.R., Medina S.M., Baudino F., Ibargüengoytía N.R.* Wintertime tales: how the lizard *Liolaemus lineomaculatus* endures the temperate cold climate of Patagonia, Argentina // Anais da Academia Brasileira de Ciências. 2022. V. 94. 20210758. https://doi.org/10.1590/0001-3765202220210758

38. *Claussen D.L., Townsley M.D., Bausch R.G.* Supercooling and freeze-tolerance in the European wall lizard, *Podarcis muralis*, with a revisional history of the discovery of freeze-tolerance in vertebrates // J. Comp. Physiol. B. 1990. V. 160. P. 137–143. https://doi.org/10.1007/BF00300945
39. *Costanzo J.P., Grenot C., Lee Jr R.E.* Supercooling, ice inoculation and freeze tolerance in the European common lizard, *Lacerta vivipara* // J. Comp. Physiol. B. 1995. V. 165. P. 238–244. https://doi.org/10.1007/BF00260815
40. *Dashtseren A.* Permafrost in Mongolia // Yembuu B. (ed.) Physical geography of Mongolia. Cham: Springer, 2021. P. 119–133. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-61434-8
41. *Dunayev E.A., Solovyeva E.N., Poyarkov N.A.* Systematics, phylogeny, and evolution of *Phrynocephalus* (superspecies *przewalskii*) (Reptilia: Agamidae) // Russian J. Herpetol. 2021. V. 28. № 1. P. 43–59. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-1-43-59
42. *Fierro-Estrada N., Méndez-de la Cruz F.R., Tellez-Valdes O.* Living in the mountains: thermal ecology and freezing tolerance of the lizard *Abronia taeniata* (Squamata: Anguidae) // J. Thermal. Biol. 2023. V. 117. 103679. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103679
43. *Fierro-Estrada N., Mendez-de La Cruz F.R., Téllez-Valdes O.* Can a tropical lizard (*Xenosaurus platyceps*) survive freezing temperatures? // Cryobiology. 2026. V. 122. 105595. https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2026.105595
44. *Fierro-Estrada N., Miles D.B., Sinervo B. et al.* Supercooling tolerance in the Mexican lizard *Barisia imbricata* (Squamata: Anguidae) // J. Thermal Biol. 2025. V. 127. 104056. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2025.104056
45. *Ishikawa M., Zhang Y., Kadota T., Ohata T.* Hydrothermal regimes of the dry active layer // Water Res. Research. 2006. V. 42. № 4. 4401. https://doi.org/10.1029/2005WR004200
46. *Li X., Wang Y., Lu S.G. et al.* The cold hardiness of *Phrynocephalus erythrurus*, the lizard living at highest altitude in the world // CryoLetters. 2017. V. 38. № 3. P. 216–227.
47. *Liao L., Wang X., Zhu Z. et al.* Effects of climate warming on overwintering of Qinghai toad-headed lizards at two contrasting elevations // Integrative Zool. 2026. V. 21. P. 695–708. https://doi.org/10.1111/1749-4877.12994
48. *Lowe C.H., Lardner P.J., Halpern E.A.* Supercooling in reptiles and other vertebrates // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiol. 1971. V. 39. № 1. P. 125–135.
49. *Macey R., Schulte J.A., Ananjeva N.B.* A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus* reveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics // Zootaxa. 2018. V. 4467. № 1. P. 1–81. https://doi.org/10.1038/384450a0
50. *Michels-Boyce M., Zani P.A.* Lack of supercooling evolution related to winter severity in a lizard // J. Thermal Biol. 2015. V. 53. P. 72–79. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.08.007
51. National Centers for Environmental Information. 2024. https://www.ncei.noaa.gov (15 February 2024, date last accessed).
52. *Pauly G.B.* Evidence for freeze tolerance in the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*) // Southw. Naturalist. 2012. V. 57. № 4. P. 472–473. https://doi.org/10.1894/0038-4909-57.4.472
53. *Schmid W.D.* Survival of frogs in low temperature // Science. 1982. V. 215. № 4533. P. 697–698.
54. *Solovyeva E.N., Dunayev E.A., Nazarov R.A. et al.* COI-Barcoding and species delimitation assessment of toad-headed agamas of the genus *Phrynocephalus* (Agamidae, Squamata) reveal unrecognized diversity in Central Eurasia // Diversity. 2023. V. 15. 149. https://doi.org/10.3390/d15020149
55. *Spellerberg I.F.* Temperature tolerances of southeast Australian reptiles examined in relation to reptile thermoregulatory behaviour and distribution // Oecologia. 1972. V. 9. № 1. P. 23–46.
56. *Voituron Y., Joly P., Eugène M., Barré H.* Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly // Am. J. Physiol.-Regul., Integr. Comp. Physiol. 2005. V. 288. № 6. P. 1563–1570. https://doi.org/10.1152/ajpregu.00711.2004
57. *Yembuu B.* Climate and climate change of Mongolia // Yembuu B. (ed.) Physical Geography of Mongolia. Cham: Springer, 2021. P. 52–76. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-61434-8

REFERENCES

1. *Agroclimatic atlas of the world*. M.-L.: GUGK–Gidrometeoizdat, 1972, 143 p. (In Russ.)
2. Ananjeva N.B., Munkhbayar Kh., Orlov N.L. et al. *Amphibians and reptiles of Mongolia*. *Reptiles of Mongolia*. M.: KMK Press, 1997, 416 p. (In Russ.)
3. *Atlas of climate and surface water resources of the Mongolian People's Republic.* Ulaanbaatar: GUGMS M.: GUGK, Goskomgidromet, 1985, 15 p. (In Russ.)
4. Beresneva I.A. Thermal regime of soils of the desert-steppe station Bulgan-somon. *In: Structure and dynamics of steppe and desert ecosystems of the Mongolian People's Republic.* L.: Nauka, 1974, pp. 26–31. (In Russ.)
5. Beresneva I.A. Climate. *In: Dry Steppes of the Mongolian People's Republic. Natural Conditions (Undzhul Somon).* L.: Nauka, 1984, pp. 52–58. (In Russ.)
6. VNIIGMII-MCD *All-Russian Research Institute of Hydrometeorological Information – World Data Center* 2024. http://www.meteo.ru/data (15 March 2024, date last accessed). (In Russ.)

7. Davygora A.V. *Animal world of the native land (essays on the animal world of the Orenburg region)*. Orenburg, 2020, 40 p. (In Russ.)
8. Davygora A.V., Khromova V.S. Round-headed agama. *In: Red Book of the Orenburg Region. Animals. Reptiles*. Voronezh: Mir, 2019, pp. 81–82. (In Russ.)
9. Debelo P.V, Chibilev A.A. *Amphibians and reptiles of the Ural-Caspian region*. Ekaterinburg: UB RAS. 2013, 189 p. (In Russ.)
10. Dunaev E.A., Orlova V.F. *Amphibians and reptiles of Russia. Identification Atlas*. M.: Fiton Plus, 2012, 320 p. (In Russ.)
11. Zhambaazhamts A. *Brief Handbook of the Climate of Mongolia*. Ulaanbaatar, 1964, 33 p. (In Mongol.)
12. Kireev V.A. *Fauna of Kalmykia – amphibians and reptiles*. Elista: Kalmyk book publishing house, 1983, 112p. (In Russ.)
13. Kopanev I.D. *Snow Cover on the Territory of the USSR*. L.: Gidrometeoizdat, 1978, 181 p. (In Russ.)
14. Kropachev I.I. Analysis of geographic distribution and landscape allocation of amphibians and reptiles in Tuva Republic. *Proc. Zool. Inst. RAS*, 2014, vol. 318, pp. 486–553. (In Russ.)
15. Kuular Kh.B. Land surface temperature in the Tyva Republic in the winters of 2014-2017 by Landsat-8 data. *CPRSES*, 2018, vol. 15, no. 7, pp. 67–77. https://doi.org/10.21046/2070-7401-2018-15-7-67-77 (In Russ.)
16. Lozina-Lozinskii L.K. *Essays on cryobiology*. M.: Nauka, 1972, 288 p. (In Russ.)
17. Longzhid N. *Permafrost and Seasonal Permafrost of Mongolia*. Ulaanbaatar: SHUAKH, 1962, 77 p. (In Mongol.)
18. *National Atlas of the Mongolian People's Republic*. Ulaanbaatar, 1990, 144 p. (In Russ.)
19. Nyambayar P., Oyunbat P., Qinxue W. Permafrost temperature. *In: Terelzh Golyn Sav Gazar Geosistem*. 2015, pp. 111–117. (In Mongol.)
20. Orlova V.F., Semenov D.V. *Nature of Russia: Animal Life. Amphibians and Reptiles*. M.: AST, 1999, 480 p. (In Russ.)
21. Razuvaev V.N., Bulygina O.N. Korshunova N.N. et al. *Scientific and applied reference book "Climate of Russia"*. meteo.ru/climsprn/ (December 25, 2024, date last accessed). (In Russ.)
22. Rodionov V. Some data on gas exchange in reptiles in a state of hypothermia. *Bull. Moscow. Soc. Natural. Biol. Ser.*, 1938, vol. 47, no. 2, pp. 182–187. (In Russ.)
23. Semenov D.V., Brushko Z.K., Kubykin R.A., Shenbrot G.I. Taxonomic position and protective status of the round-headed lizard (Reptilia, Agamidae) in the territory of the USSR. *Zool. Zhurn.*, 1987, vol. 66, pp. 98–109. (In Russ.)
24. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union). Issue 9. Part II*. L.: Gidrometeoizdat, 1965, 362 p. (In Russ.)
25. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union). Issue 13. Part II*. L.: Gidrometeoizdat, 1965a, 492 p. (In Russ.)
26. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union). Issue 18. Part II*. L.: Gidrometeoizdat, 1966, 656. (In Russ.)
27. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union). Issue 20. Part II*. L.: Gidrometeoizdat, 1965b, 369 p. (In Russ.)
28. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union). Issue 21. Part II*. L.: Gidrometeoizdat, 1967, 504. (In Russ.)
29. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union). Issue 22. Part II*. L.: Gidrometeoizdat, 1966a, 360 p. (In Russ.)
30. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union). Issue 23. Part II*. L.: Gidrometeoizdat, 1966b, 319 p. (In Russ.)
31. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union). Issue 24. Part II*. L.: Gidrometeoizdat, 1966c, 401 p. (In Russ.)
32. Tumurbaatar D. Main characteristics of seasonal freezing and thawing of soils. *In: Questions of Geography of Mongolia*. 1977, no. 16, pp. 81–89. (In Russ.)
33. Shutova Y.V. *Sunwatcher toad-head agama*. *In: Red Data Book of the Altai Territory, vol. 2. Reptilia*. Barnaul: Altai, 2006, p. 43. (In Russ.)
34. Berman D.I., Bulakhova N.A., Alfimov A.V., Meshcheryakova E.N. How the most northern lizard, *Zootoca vivipara*, overwinters in Siberia. *Polar Biol.*, 2016, vol. 39, pp. 2411–2425. https://doi.org/10.1007/s00300-016-1916-z
35. Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A. Extreme negative temperatures and body mass loss in the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae). *Dokl. Biol. Sci.,* 2016a, vol. 468, pp. 137–141. https://doi.org/10.1134/S001249661603011X
36. Burke R.L., Hussain A.A., Storey J.M., Storey K.B. Freeze tolerance and supercooling ability in the Italian wall lizard, *Podarcis sicula*, introduced to Long Island, New York. *Copeia*, 2002, vol. 3, pp. 836–842.
37. Cecchetto N.R., Medina S.M., Baudino F., Ibargüengoytía N.R. Wintertime tales: How the lizard *Liolaemus lineomaculatus* endures the temperate cold climate of Patagonia, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2022, vol. 94, 20210758. https://doi.org/10.1590/0001-3765202220210758
38. Claussen D.L., Townsley M.D., Bausch R.G. Supercooling and freeze-tolerance in the European wall lizard, *Podarcis muralis*, with a revisional history of the discovery of freeze-tolerance in vertebrates. *J. Comp. Physiol. B.*, 1990, vol. 160, pp. 137–143. https://doi.org/10.1007/BF00300945

39. Costanzo J.P., Grenot C., Lee Jr R.E. Supercooling, ice inoculation and freeze tolerance in the European common lizard, *Lacerta vivipara*. *J. Comp. Physiol. B.*, 1995, vol. 165, pp. 238–244. https://doi.org/10.1007/BF00260815
40. Dashtseren A. Permafrost in Mongolia. *In: Physical geography of Mongolia.* Cham: Springer, 2021, pp. 119–133. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-61434-8
41. Dunayev E.A., Solovyeva E.N., Poyarkov N.A. Systematics, phylogeny, and evolution of *Phrynocephalus* (superspecies *przewalskii*) (Reptilia: Agamidae). *Russian J. Herpetol.,* 2021, vol. 28, no. 1, pp. 43–59. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-1-43-59
42. Fierro-Estrada N., Méndez-de la Cruz F.R., Tellez-Valdes O. Living in the mountains: Thermal ecology and freezing tolerance of the lizard *Abronia taeniata* (Squamata: Anguidae). *J. Thermal. Biol.*, 2023, vol. 117, 103679. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103679
43. Fierro-Estrada N., Mendez-de La Cruz F.R., Téllez-Valdes O. Can a tropical lizard (*Xenosaurus platyceps*) survive freezing temperatures? *Cryobiology*, 2026, vol. 122, 105595. https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2026.105595
44. Fierro-Estrada N., Miles D.B., Sinervo B. et al. Supercooling tolerance in the Mexican lizard *Barisia imbricata* (Squamata: Anguidae). *J. Thermal Biol.*, 2025, vol. 127, 104056. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2025.104056
45. Ishikawa M., Zhang Y., Kadota T., Ohata T. Hydrothermal regimes of the dry active layer. *Water Res. Research*., 2006, vol. 42, no. 4, 4401. https://doi.org/10.1029/2005WR004200
46. Li X., Wang Y., Lu S.G. et al. The cold hardiness of *Phrynocephalus erythrurus*, the lizard living at highest altitude in the world. *CryoLetters*, 2017, vol. 38, no. 3, pp. 216–227.
47. Liao L., Wang X., Zhu Z. et al. Effects of climate warming on overwintering of Qinghai toad-headed lizards at two contrasting elevations. *Integrative Zool.*, 2026, vol. 21, pp. 695–708. https://doi.org/10.1111/1749-4877.12994
48. Lowe C.H., Lardner P.J., Halpern E.A. Supercooling in reptiles and other vertebrates. *Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiol.*, 1971, vol. 39, no. 1, pp. 125–135.
49. Macey R., Schulte J.A., Ananjeva N.B. A molecular phylogenetic hypothesis for the Asian agamid lizard genus *Phrynocephalus r*eveals discrete biogeographic clades implicated by plate tectonics. *Zootaxa*, 2018, vol. 4467, no. 1, pp. 1–81. https://doi.org/10.1038/384450a0
50. Michels-Boyce M., Zani P.A. Lack of supercooling evolution related to winter severity in a lizard. *J. Thermal Biol.*, 2015, vol. 53, pp. 72–79. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.08.007
51. *National Centers for Environmental Information*. 2024. https://www.ncei.noaa.gov (15 February 2024, date last accessed).
52. Pauly G.B. Evidence for freeze tolerance in the eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*). *Southw. Naturalist*, 2012, vol. 57, no. 4, pp. 472–473. https://doi.org/10.1894/0038-4909-57.4.472
53. Schmid W.D. Survival of frogs in low temperature. *Science*, 1982, vol. 215, no. 4533, pp. 697–698.
54. Solovyeva E.N., Dunayev E.A., Nazarov R.A. et al. COI-Barcoding and species delimitation assessment of toad-headed agamas of the genus *Phrynocephalus* (Agamidae, Squamata) reveal unrecognized diversity in Central Eurasia. *Diversity*, 2023, vol. 15, 149. https://doi.org/10.3390/d15020149
55. Spellerberg I.F. Temperature tolerances of southeast Australian reptiles examined in relation to reptile thermoregulatory behavior and distribution. *Oecologia*, 1972, vol. 9, no. 1, pp. 23–46.
56. Voituron Y., Joly P., Eugène M., Barré H. Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly. *Am. J. Physiol.-Regul., Integr. Comp. Physiol.*, 2005, vol. 288, no. 6, pp.1563–1570. https://doi.org/10.1152/ajpregu.00711.2004
57. Yembuu B. Climate and climate change of Mongolia. *In: Physical Geography of Mongolia*. Cham: Springer, 2021, pp. 52–76. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-61434-8

Сведения об авторах

Даниил Иосифович Берман – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: dberman@mail.ru
http://orcid.org/0000-0002-2137-1324

Аркадий Васильевич Алфимов – кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: arcalfimov@gmail.com
http://orcid.org/0000-0002-6493-8183

About the authors

Daniil I. Berman – Grand PhD in Biology, Professor, Chief Researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: dberman@mail.ru
http://orcid.org/0000-0002-2137-1324

Arkady V. Alfimov – PhD in Geography, Leading Researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: arcalfimov@gmail.com
http://orcid.org/0000-0002-6493-8183

Нина Антоновна Булахова – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: sigma44@mail.ru
http://orcid.org/0000-0002-3000-6476

Nina A. Bulakhova – PhD in Biology, Leading Researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: sigma44@mail.ru
http://orcid.org/0000-0002-3000-6476

Кропачев Иван Игоревич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Кызыл, Российская Федерация
e-mail: ovophis@yandex.ru
https://orcid.org/0000-0002-2342-5701

Ivan I. Kropachev – PhD in Biology, Senior Researcher, Tuvinian Institute for Exploration of Natural Resources of Siberian Branch of RAS, Kyzyl, Russin Federation
e-mail: ovophis@yandex.ru
https://orcid.org/0000-0002-2342-5701

Екатерина Николаевна Мещерякова – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: kameshky@mail.ru
http://orcid.org/0000-0001-8089-4734

Ekaterina N. Meshcheryakova – PhD in Biology, Senior Researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: kameshky@mail.ru
http://orcid.org/0000-0001-8089-4734

Сергей Викторович Шеховцов – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ФИЦ Института цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Российская Федерация; научный сотрудник Института биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: shekhovtsov@bionet.nsc.ru
https://orcid.org/0000-0001-5604-5601

Sergei V. Shekhovtsov – Grand PhD in Biology, Senior Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk, Russian Federation; Researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: shekhovtsov@bionet.nsc.ru
https://orcid.org/0000-0001-5604-5601

Поступила в редакцию 14.05.2026
После доработки 15.06.2026
Принята к публикации 30.06.2026

Received May 14, 2026
Revised June 15, 2026
Accepted June 30, 2026

УДК 597.851:574.24

DOI: 10.7868/S3034545626090029

Оригинальная статья

Критические значения факторов среды и энергетические ресурсы у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) во время зимовки

Н.А. Булахова*, К.И. Шишикина

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,

Магадан, Российская Федерация

**e-mail: sigma44@mail.ru*

Аннотация. У способной зимовать как в водоемах, так и на суше малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis*) оценены особенности расхода запасенных в тканях энергетических резервных веществ (гликогена и липидов), обеспечивающие выживание этого вида в популяциях на Северо-восточном Кавказе при гипоксии, но не при замерзании. Относительная масса абдоминальных жировых тел и печени (соответственно основных депо липидов и гликогена) в начале зимовки достигала 0.8 ± 0.1 и 4.6 ± 0.2%, как у многих зимующих в водоемах оксифильных видов лягушек. Содержание гликогена в тканях не отличалось от такового большинства видов амфибий умеренных широт и составляло 88.8 ± 11.5 мг/г печени и 8.5 ± 1.5 мг/г мышц. Имеющийся запас гликогена обеспечил выживание животных в условиях умеренной экспериментальной гипоксии (3–4 мг/л воды) лишь на протяжении 8–52 суток. Воздействие дефицита кислорода сопровождалось остановкой расхода липидов в тканях и значительным (90–95%) сокращением содержания гликогена – очевидными признаками недостатка кислорода для окисления и перехода на анаэробный обмен. Замораживание, напротив, не приводило к уменьшению содержания гликогена – основного субстрата для синтеза эффективных криопротекторов (глюкозы или/и глицерина) и заканчивалось гибелью *R. macrocnemis* в течение нескольких часов или суток. Таким образом, экспериментально показанная ограниченная продолжительность выживания малоазиатской лягушки в популяциях на Северо-восточном Кавказе при дефиците кислорода в воде во многом обусловлена почти полным расходом основного субстрата, поддерживающего анаэробный метаболизм, – гликогена. Гибель в результате даже кратковременного замерзания при зимовке на суше, напротив, связана с отсутствием эффективных механизмов использования запасенного гликогена для синтеза криопротекторов, имеющихся у морозостойких видов.

Ключевые слова: амфибии, гипоксия, гликоген, липиды, холодостойкость

Финансирование. Исследование выполнено за счет средств бюджета Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (№ НИОКТР 122041900011-9).

Соблюдение этических стандартов. Разрешения на отлов животных № 05-0001 от 09.10.2019 г. и № 02 от 02.10.2025 г. выданы Министерством природных ресурсов и экологии Республики Дагестан. Экспериментальные исследования проведены с соблюдением правил, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

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

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Благодарности. Авторы глубоко признательны Л.Ф. Мазанаевой за помощь в организации отлова животных для экспериментов.

Ссылка для цитирования: Булахова Н.А., Шишикина К.И. Критические значения факторов среды и энергетические ресурсы у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) во время зимовки // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 9. С. 26–44. https://doi.org/10.7868/S3034545626090029

© Булахова Н.А., Шишикина К.И., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626090029 Original Article

Critical Values of Environmental Factors and Energy Resources of the Hibernating Iranian Long-legged Frog (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885)

N.A. Bulakhova*, K.I. Shishikina

Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the RAS, Magadan, Russian Federation

**e-mail: sigma44@mail.ru*

Abstract. The Iranian long-legged frog *Rana macrocnemis* can overwinter both in water and on land. We assessed the specific patterns of stored tissue energy reserve utilization, specifically glycogen and lipids, which influence the survival of the individuals in the Northeast Caucasusian population under aquatic hypoxia, but not during terrestrial freezing conditions. The relative mass of abdominal fat bodies and liver – the main stores of lipids and glycogen, respectively – at the beginning of overwintering reached 0.8 ± 0.1% and 4.6 ± 0.2%, similar to many frog species that overwinter exclusively in oxygen-rich water bodies. Tissue glycogen content was similar to that of most temperate amphibian species, at 88.8 ± 11.5 mg/g liver and 8.5 ± 1.5 mg/g muscle. The available glycogen reserves ensured the survival of animals under conditions of moderate experimental hypoxia in water (3–4 mg/L) for only 8–52 days. Exposure to hypoxia resulted in a cessation of lipid consumption in tissues and a significant (90–95%) reduction in glycogen content, i.e., obvious signs of oxygen deficiency for oxidation and a switch to anaerobic metabolism. Freezing, which leads to the death of *R. macrocnemis* during several hours or days, in contrast, did not cause a decrease in glycogen content, which typically occurs in freeze-tolerant amphibian species as a result of the synthesis of the main cryoprotectants (glucose and/or glycerol). Thus, the experimentally demonstrated time-constrained survival of the Iranian long-legged frog under oxygen deficiency is due to the almost complete consumption of the main substrate supporting anaerobic metabolism – glycogen. Death resulting from even short-term freezing during overwintering on land, in contrast, is caused by the lack of mechanisms for using stored glycogen to synthesize effective cryoprotectants.

Keywords: amphibians, cold resistance, glycogen, hypoxia, lipids

Funding. This study was funded by the Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (Research and Development Project No. 122041900011-9).

Ethics declarations. Permits No. 05-0001 of October 9, 2019, and No. 02 of October 2, 2025, were issued by the Ministry of Natural Resources and Environment of the Republic of Dagestan. The experimental studies were conducted in compliance with the regulations approved by Order No. 12000-496 of the Presidium of the USSR Academy of Sciences dated April 2, 1980, and Order No. 22 of the USSR Ministry of Higher Education dated September 13, 1984.

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

Authors contribution. All authors made significant contributions to the concept development, study execution, and preparation of the article.

Acknowledgements. The authors are deeply grateful to L.F. Mazanaeva for organizing the collection of animals for the experiments.

For Citation: Bulakhova N.A., Shishikina K.I. Critical Values of Environmental Factors and Energy Resources of the Hibernating Iranian Long-Legged Frog (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885). *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology.* 2026. Vol. 105, no. 9, pp. 26–44. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626090029

© Bulakhova N.A., Shishikina K.I., 2026

ВВЕДЕНИЕ

В начале 1990-х гг. была экспериментально доказана способность некоторых видов амфибий переживать замораживание и гипоксию (Schmid, 1982; Берман и др., 1984; Bradford, 1984), что расширило список известных адаптаций у представителей этого класса животных и инициировало активное развитие исследований в данных направлениях.

В настоящее время перечень амфибий, холодостойкость которых изучена, содержит более 50 видов и включает не только обитателей холодных зимой регионов, для которых эта адаптация жизненно важна. Установлено, что способных длительно выживать в замороженном состоянии среди изученных видов не много (2 вида сибирских углозубов, 2 вида лягушек и 6 видов квакш), то есть за более чем 40 лет исследований список морозостойких амфибий был всего лишь удвоен – к выявленным ранее пяти видам добавились еще пять (Storey, Storey, 1986; Берман и др., 2010; Higgins, Swanson, 2013; Berman et al., 2016a, 2020). Как это ни парадоксально, но нехолодостойких амфибий (погибающих вскоре после начала образования льда в организме при околонулевых температурах) оказалось также немного. Для большинства же исследованных видов показана так называемая частичная морозостойкость – способность ограниченное время, исчисляемое часами, реже – одними-двумя сутками, переживать замерзание незначительной доли воды в организме при температурах не ниже −2... −2.5°C. Поскольку морозостойкость считается выдающейся адаптацией амфибий, она исследована наиболее разносторонне. Обусловливающим ее физиологическим, биохимическим, молекулярным и генетическим механизмам посвящен ряд исследований, проведенных, однако, в большинстве своем на одном виде – североамериканской лесной лягушке (*Rana sylvatica*), особи которой в разных регионах переносят замораживание до −6 или −16... −18°C (Storey, Storey, 2004, 2017; Costanzo et al., 2013, 2014, 2015; do Amaral et al., 2013; do Amaral, 2014 и др.). Для остальных видов, пределы криорезитентности которых на данный момент определены, изучены лишь отдельные процессы, обеспечивающие выживание при отрицательных температурах (Byrne, White, 1975; Iela et al., 1979; Берман и др., 1984; Voituron et al., 2005; Xiao et al., 2008; Chen et al., 2015; Berman et al., 2016, 2016a; Niu et al., 2018, 2020, 2021; Shekhovtsov et al., 2021, 2022; Yoldas, Erismis, 2021; Bulakhova, Shishikina, 2022; de Amaral et al., 2024).

Долгое время считалось, что амфибии мало терпимы к дефициту кислорода в среде и по этому признаку располагаются между чувствительными к гипоксии млекопитающими и устойчивыми черепахами и карасями (Bickler, Buck, 2007). К настоящему моменту показано, что лишь отдельные виды способны переносить умеренную гипоксию или кратковременную аноксию (Bradford, 1983; Donohoe, Boutilier, 1999; Stewart et al., 2004; Ultsch et al., 2004; Tattersall, Ultsch, 2008), и только два вида могут зимовать в условиях экстремальной гипоксии в воде (сибирская лягушка (*Rana amurensis*)) и в воздухе (чесночница Палласа (*Pelobates vespertinus*)) (Berman et al., 2019; Берман и др., 2023). Некоторые физиологические особенности, обусловливающие экстраординарную толерантность двух последних видов, уже выявлены (Гузаирова и др., 1977; Shekhovtsov et al., 2020, 2024a, 2024б, 2024в; Bulakhova et al., 2023), в то время как среди мало- или неустойчивых к гипоксии видов наиболее полно изучены лишь отдельные модели, например травяная лягушка (Smith, 1950; Pasanen, Koskela, 1974; Кутенков, 1991; Donohoe et al., 1998; Donohoe, Boutilier, 1999; Булахова и др., 2025 и др.).

Особый интерес представляют виды, у которых нет единой зимовочной стратегии – они способны зимовать как на суше, так и в воде, т.е. потенциально могут подвергаться как воздействию отрицательных температур, так и гипоксии, к которым должны быть либо адаптированы, либо погибают при их воздействии. Анализ литературы свидетельствует о том, что устойчивость к обоим экстремальным факторам исследована для небольшого числа подобных видов, а базовые составляющие их выживания в столь контрастных состояниях мало изучены. В этой работе мы попытались оценить динамику основных резервных веществ, служащих субстратом для поддержания метаболизма и обеспечивающих успешную зимовку на суше и в водоемах, у одного из таких видов бесхвостых амфибий – малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885). Она – обитатель всего вертикального профиля от степей предгорий до субальпийских и альпийских лугов на высоте до 3000–3200 м над ур. м. на Кавказе, в Малой Азии и на северо-западе Иранского нагорья (AmphibiaWeb, 2001). *R. macrocnemis* может зимовать как на суше, так и в воде, а в некоторых популяциях или в теплые годы остается активной круглый год; кроме того, выбор места зимовки может зависеть и от возраста лягушек (Tarkhnishvili, Gokhelashvili, 1999). Ранее мы определили пределы устойчивости малоазиатской лягушки из популяций Северо-восточного Кавказа к вышеуказанным зимним экстремальным факторам (Bulakhova et al., 2020). Летальный уровень кислорода в воде при 2°C составляет 1.3–1.9 мг/л – при таких значениях малоазиатская лягушка погибает в течение суток, однако при вдвое более высокой концентрации (3–4 мг/л) отдельные особи выживают уже 40–52 суток. На суше при быстром понижении температуры лягушки начинают замерзать в интервале

между −1.6 и −2.5°C и переносят лишь кратковременное (в течение 5–14 ч) частичное замораживание. При стабильной температуре −1°C все особи пребывают в переохлажденном состоянии до двух суток, сохраняя подвижность, после чего замерзают и погибают. Медленный и длительный (иногда продолжающийся несколько суток) процесс кристаллизации жидкостей тела начинается с покровов и постепенно распространяется вглубь; первыми, как правило, промерзают задние конечности, однако даже в таком состоянии малоазиатские лягушки способны ограниченно передвигаться.

Цель настоящего исследования: на примере способного зимовать как на суше, так и в водоемах вида амфибий – малоазиатской лягушки – выяснить особенности расходования запасенных в тканях энергетических резервов (гликогена и липидов) для обеспечения выживания при воздействии экстремальных факторов среды (дефицита кислорода и отрицательных температур).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Животные

Исследования проведены на части взрослых особей, участвовавших в экспериментах 2019–2020 гг., результаты которых опубликованы ранее (Bulakhova et al., 2020), а также на дополнительно отловленных в 2025 г. неполовозрелых животных. Взрослые *R. macrocnemis* были собраны в конце сентября – начале октября на Северовосточном Кавказе в окрестностях сел Тумагари (42°35′ с.ш., 46°36′ в.д., 1820 м над ур. м.), Кумух (42°10′ с.ш., 47°06′ в.д., 1540 м над ур. м.) и Вачи (42°04′ с.ш., 47°13′ в.д., 1770 м над ур. м.), неполовозрелые – в начале октября в с. Аймаумахи (42°23' с.ш., 47°34′ в.д., 1208 м над ур. м.).

Лабораторная акклимация

После поступления в лабораторию лягушки (n = 53) были размещены по несколько особей в вентилируемые пластиковые контейнеры объемом 1.8 л, наполовину заполненные влажным мхом, и подготовлены к зимовке в течение 38 суток постепенным снижением температуры от 16 до 1–0°C: одни сутки при 16, 10 и 8°C, 14 суток при 5°C, одни сутки при 3°C, 20 суток при 1–0°C. После окончания акклимации животные были разделены на контрольную (9 взрослых и 14 неполовозрелых) и три экспериментальные группы (по 8–10 взрослых). Контрольных особей умертвили после акклимации перед началом экспериментов.

Эксперименты

В первом эксперименте (определение устойчивости к гипоксии в воде) лягушек (n = 8) перевели на 7 суток из контейнеров со мхом в воду (температура 2°C) с нормальным содержанием кислорода (10–12 мг/л). Затем их поместили в герметичные емкости с водой, содержание кислорода в которой постепенно за 7–11 суток понижалось за счет дыхания лягушек до 4 мг/л, после чего его поддерживали на протяжении всего эксперимента на уровне 3–4 мг/л. Эксперимент продолжали до наступления гипоксической комы, которая отмечена для семи из восьми исследованных особей на 8–40 сутки, лишь одна особь прожила дольше и была умерщвлена через 52 суток. Во втором эксперименте (определение температуры максимального переохлаждения – «быстрое охлаждение») лягушек (n = 10) с прикрепленными к телу термопарами охлаждали со скоростью 0.1°C в час. После появления на термограмме пика выделения тепла кристаллизации жидкостей организма температуру продолжали понижать с той же скоростью в течение 5–24 часов до полного замерзания животных. В третьем эксперименте (выяснение способности длительно выживать при отрицательных температурах – «медленное охлаждение») лягушек (n = 10) охлаждали в программируемых морозильных камерах со скоростью 0.05°C в час до −1°C и выдерживали в течение нескольких дней до полного замерзания, ежедневно отслеживая состояние. После второго и третьего экспериментов животных содержали в термостате с температурой 4°C до исчезновения льда в поверхностных тканях для оценки выживания. С деталями экспериментальных протоколов можно ознакомиться в ранее опубликованной статье (Bulakhova et al., 2020).

Биохимические исследования

Для определения массы лимфатической жидкости в подкожных синусах контрольных и погибших в экспериментах лягушек взвешивали дважды – после умерщвления/гибели и после удаления подкожной лимфы через надрезы с последующим обсушиванием тушек на бумажных полотенцах (методические подробности изложены ранее (Булахова, Шишикина, 2024)). Длину тела измеряли штангенциркулем, затем лягушек вскрывали, их органы (печень, жировые тела, яичники, яйцеводы) и образцы бедренной мышечной ткани иссекали и взвешивали с точностью 0.001 г. Относительную массу (индексы, %) печени, жировых тел и лимфатической жидкости вычисляли как отношение их масс к массе тела. Поскольку у исследованных особей два показателя сильно варьировали в зависимости от эксперимента (количество лимфатической жидкости) и от размера (масса

половой системы самок), при расчетах индексов учитывали массу тела у всех особей без лимфатической жидкости, а у взрослых самок – еще и без массы яичников и яйцеводов.

Содержание гликогена определяли в печени, мышцах и яичниках (навески 20–70 мг) с использованием *о*-толуидина в соответствии с методами, описанными ранее (Tarnoky, Nagy, 1963; Северин, Соловьева, 1989; Bulakhova, Shishikina, 2022). Образцы обрабатывали раствором гидроксида калия, гликоген осаждали этиловым спиртом и гидролизовали серной кислотой; концентрацию гликогена в пробах рассчитывали по ряду стандартных растворов глюкозы. Липиды из навесок печени, мышц, жировых тел и яичников экстрагировали смесью диэтилового эфира и этанола (1: 3) в течение 48 ч и затем определяли их концентрацию (Canal et al., 1972). Для определения оптической плотности растворов гликогена и липидов использовали спектрофотометр Ecoview-UV-3100 (Shanghai Mapada Instruments Co., Ltd.).

Индивидуальную плодовитость оценивали весовым методом – путем подсчета икринок в навеске ткани яичника (примерно 30 мг) и вычисляли с учетом полной массы гонад. Содержание воды в печени, мышцах и ооцитах вычисляли по разнице масс свежих (навески по 100–500 мг) и высушенных в течение двух дней при 105°C образцов тканей (Pasanen, Koskela, 1974). При значимых различиях содержания воды в тканях между выборками концентрацию гликогена и липидов пересчитывали как содержание (мг) в 1 г сухой ткани.

Статистический анализ

Статистическую обработку результатов проводили в программе R (R Core Team, 2023). Попарные сравнения средних значений проведены с использованием критерия Уилкоксона (W), множественные – критерия Краскела–Уоллиса (H); зависимость показателей определяли посредством коэффициента корреляции Спирмена (r_S). Уровень статистической значимости принимали равным $p < 0.05$. Значения в тексте приведены как среднее ± стандартная ошибка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры животных и плодовитость самок

Средняя длина тела взрослых самок (n = 21) 63.9 ± 1.3 (56.3–78.6) мм не отличалась от длины тела взрослых самцов (n = 18) 64.3 ± 1.6 (57.5–83.1) мм (p = 0.9), длина тела неполовозрелых особей (n = 14) составляла 32.0 ± 1.7 (20.5–41.7) мм, масса – 4.3 ± 0.7 (1.3–8.6) г.

Количество лимфатической жидкости в подкожных полостях не различалось у контрольных взрослых и неполовозрелых животных ($p > 0.05$) и было невелико – лишь 2.8 ± 0.4% от массы тела. Воздействие экспериментальных условий значимо влияло на ее величину: гипоксия увеличила относительную массу лимфатической жидкости (до 9.3 ± 1.4%, p = 0.001), а быстрое и медленное охлаждение с последующим замерзанием, напротив, уменьшили (0.7 ± 0.1 и 0.9 ± 0.2% соответственно) ($p < 0.01$ в обоих случаях). Еще один сильно варьирующий показатель у исследованных животных – масса половой системы у самок, достигающая у разных особей от 4.5 до 23.6 г, или от 20.4 до 34.6% от массы тела. Для исключения влияния этих варьирующих параметров величину индексов запасающих органов (жировых тел и печени) рассчитывали (и привели далее в тексте) у самцов относительно массы тела без подкожной лимфатической жидкости, у самок – без лимфатической жидкости и половой системы.

Масса тела взрослых самцов и самок в объединенных выборках не различалась (p = 0.09). Длина тела животных и масса тела в трех экспериментальных группах не отличались от таковых взрослых особей контрольной группы (p = 0.9 и 0.5 соответственно), что позволило сравнивать большинство полученных показателей без поправочных коэффициентов.

Плодовитость варьировала от 733 до 3120 (1715 ± 138) ооцитов и в большей степени зависела от массы тела без половой системы (r_S = 0.67, p = 0.001), чем от длины тела самок (r_S = 0.55, p = 0.01). Масса 100 ооцитов (как отражение их размера) в контрольной группе составила 0.27 ± 0.03 г и не изменялась ($p > 0.05$) при воздействии на самок дефицита кислорода или отрицательных температур.

Динамика содержания воды в тканях

Содержание воды в тканях перед началом экспериментов не различалось у взрослых и неполовозрелых животных (p = 0.20) и составляло в объединенной выборке 76.1 ± 0.6% в печени и 79.4 ± 0.4% в мышцах. В результате воздействия гипоксии оно значимо повысилось в печени (до 84.7 ± 0.6%) и в мышцах (85.2 ± 0.3%) ($p < 0.01$ в обоих случаях), но не изменилось в яичниках (54.7 ± 1.0 и 55.2 ± 1.6% соответственно). При быстром понижении температуры в отрицательную область и последующем замерзании лягушек содержание воды не изменялось ни в одной из исследованных тканей и органов. Медленное охлаждение и пребывание в течение 3–5 суток при −1°C, также заканчивающееся замерзанием, привело к уменьшению содержания воды в печени (до 71.1 ± 1.1%, p = 0.02).

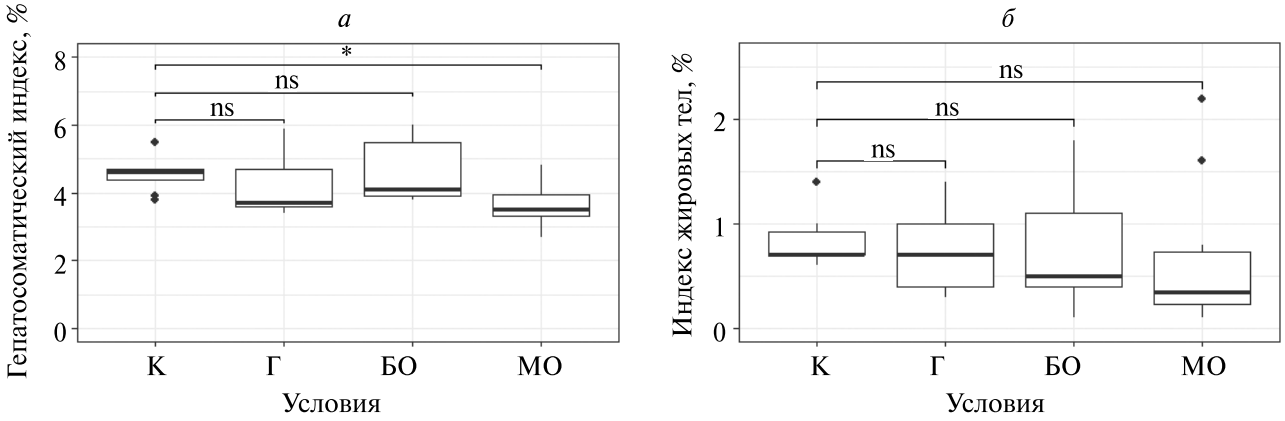


Рис. 1. Гепатосоматический индекс (*а*) и индекс абдоминальных жировых тел (*б*) взрослых особей малоазиатской лягушки в контрольной серии (К), после воздействия гипоксии в воде (Г) и отрицательных температур на суше (БО – при быстром и МО – медленном охлаждении). Высота боксплотов – границы 25–75% значений в выборке, горизонтальные линии внутри боксплотов – медианные значения, концы вертикальных “усов” – минимальные и максимальные значения, точки – выбросы. Концы скобок указывают на сравниваемые выборки; над скобками приведен уровень значимости различий: * $p \le 0.05$, ns – не значимые

Fig. 1. Hepatosomatic index (*a*) and abdominal fat body index (*б*) of adult Iranian long-legged wood frogs in the control series (K), after exposure to hypoxia in water (Г) and negative temperatures on land (БО – with rapid and MO – slow cooling). The height of the boxplots is the boundaries of 25–75% of the values in the sample. The horizontal lines inside the boxplots are the median values. The ends of the vertical “whiskers” are the minimum and maximum values, and the dots are outliers. The ends of the brackets indicate the samples being compared; the significance of the differences is given above the brackets: * $p \le 0.05$; ns – not significant

Динамика массы запасающих органов

Гепатосоматический индекс у неполовозрелых животных осенью составлял 3.2 ± 0.2 (2.1–4.7)%, индекс абдоминальных жировых тел – 0.6 ± 0.1 (0.3–1.0)%. У взрослых особей индекс печени был значимо выше – 4.6 ± 0.2 (3.8–5.5)% ($p = 0.0006$), а индекс жировых тел не отличался – 0.8 ± 0.1 (0.6–1.4)%. При быстром охлаждении лягушек ни один из индексов не изменился (4.6 ± 0.3 и 0.7 ± 0.2%), а за время пребывания в состоянии гипоксии оба уменьшились лишь незначительно (4.1 ± 0.3 и 0.7 ± 0.1% соответственно) (рис. 1). Только медленное охлаждение и 3–5-суточное пребывание и замерзание при −1°C значимо повлияло на величину гепатосоматического индекса (сократился до 3.7 ± 0.2%), но не привело к изменению индекса жировых тел.

Содержание резервных веществ

Гликоген. У контрольных неполовозрелых животных содержание гликогена в обеих исследованных тканях было значимо более низким, чем у взрослых ($p < 0.01$): в печени 37.8 ± 7.1 против 88.8 ± 11.5 мг/г, в мышцах – 2.1 ± 0.3 мг/г против 8.5 ± 1.5 мг/г. Длительное (8–40-суточное) летальное пребывание взрослых особей в гипоксии вызвало кратное сокращение содержания гликогена: в печени – до 4.1 ± 1.5 (0.3–13.6) мг/г, в мышцах – до 0.8 ± 0.3 (0.1–2.3) мг/г, однако в яичниках оно не изменилось (24.0 ± 1.3 против 26.3 ± 2.5 мг/г). У единственной особи, которая прожила в условиях гипоксии дольше и была умерщвлена на 53 сутки, содержание гликогена достигало 20.6 мг/г в печени и 2.1 мг/г в мышцах. Ни быстрое, ни медленное охлаждение животных с последующим замерзанием не сопровождались уменьшением гликогена ни в одной из тканей. При пересчете содержания на 1 г сухой ткани (с учетом содержания воды) выявленные изменения сохранились (рис. 2).

Липиды. Содержание липидов перед экспериментами не различалось у неполовозрелых и взрослых животных в жировых телах (191.9 ± 15.3 и 218.8 ± 18.4 мг/г) и в мышцах (1.5 ± 0.4 и 2.1 ± 0.1 мг/г), но в печени у первых было выше, чем у вторых (6.8 ± 0.7 против 4.5 ± 0.5 мг/г, $p = 0.04$). Оно не изменилось ни в одной из тканей у взрослых особей в результате экспериментов ($p > 0.05$), но пересчет содержания липидов в сухом веществе выявил их увеличение в печени и мышцах после воздействия гипоксии (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика массы лимфатической жидкости и содержания воды в тканях

Малая доля подкожной лимфатической жидкости и воды в основных тканях особей *R. macrocnemis* контрольной выборки, подвергшихся

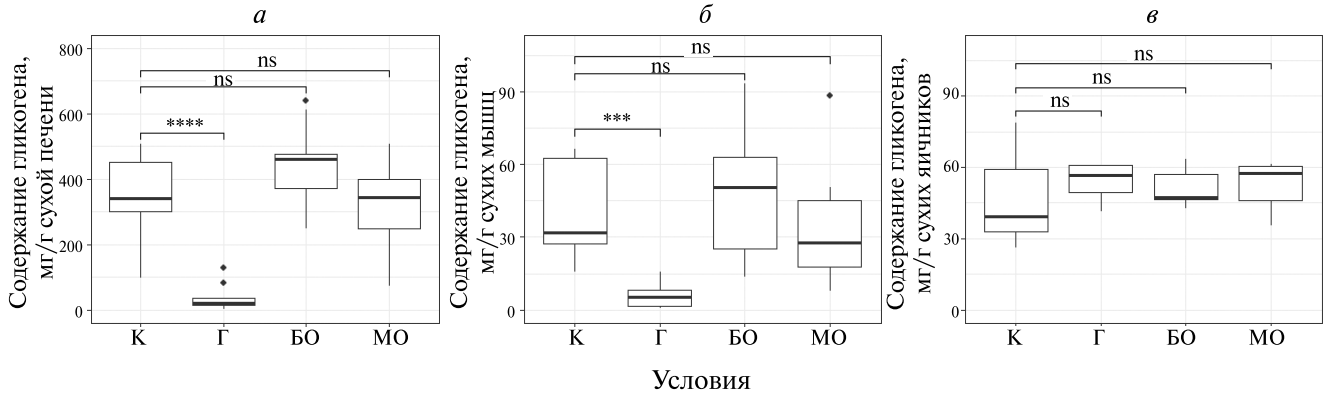


Рис. 2. Содержание гликогена (мг/г) в сухой ткани печени (*а*), мышц (*б*) и яичников (*в*) у взрослых малоазиатских лягушек в контрольной серии (К), после воздействия гипоксии в воде (Г) и отрицательных температур на суше (БО – при быстром и МО – медленном охлаждении). Уровень значимости различий: *** $p \le 0.001$, **** $p \le 0.0001$. Остальные обозначения как на рис. 1

Fig. 2. Glycogen content (mg/g) in dry tissue of the liver (*a*), muscles (*б*) and ovaries (*в*) in adult Iranian long-legged wood frogs in the control series (K), after exposure to hypoxia in water (Г) and negative temperatures on land (БО – with rapid and МО – slow cooling). Significance of differences: *** $p \le 0.001$, **** $p \le 0.0001$. Other designations as in Fig. 1

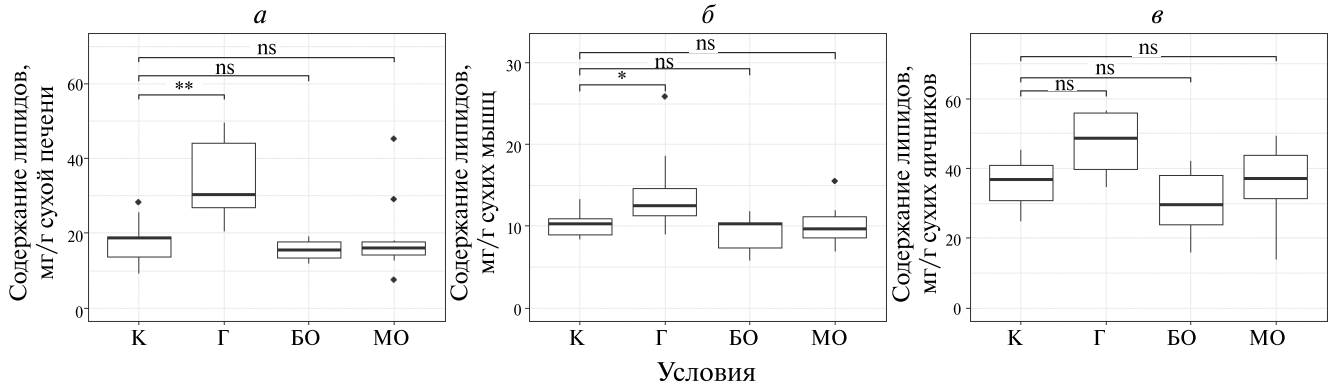


Рис. 3. Содержание липидов (мг/г) в сухой ткани печени (*а*), мышц (*б*) и яичников (*в*) взрослых малоазиатских лягушек в контрольной серии (К), после воздействия гипоксии в воде (Г) и отрицательных температур на суше (БО – при быстром и МО – медленном охлаждении). Уровень значимости различий: ** $p \le 0.01$. Остальные обозначения как на рис. 1

Fig. 3. Lipid content (mg/g) in dry tissue of the liver (*a*), muscles (*б*) and ovaries (*в*) of adult Iranian long-legged wood frogs in the control series (K), after exposure to hypoxia in water (Г) and negative temperatures on land (БО – with rapid and МО – slow cooling). Significance of differences: ** $p \le 0.01$. Other designations as in Fig. 1

длительному воздействию малых положительных температур, характерна для зимующих на суше амфибий во время подготовки к зимовке – сокращение происходит поздней осенью за счет экскреции и транспирации. При понижении температур до отрицательных значений и после замерзания динамика содержание воды в тканях малоазиатской лягушки отличалась от таковой морозостойких видов, у которых потери воды продолжаются в результате ее вывода из клеток на поверхность кожи, в лимфатическую систему, целóм и в пространство между мышечными волокнами, где она затем кристаллизуется (Берман и др., 1984; Lee, Costanzo, 1998; Costanzo et al, 2015; Berman et al., 2016; Niu et al., 2018; Bulakhova, Shishikina, 2022). Эти процессы обеспечивают повышение осмоляльности жидкостей организма, что позволяет избегать чрезмерного обезвоживания, приводит к увеличению концентрации криопротекторов и создает защиту клеток от повреждения льдом при замерзании (Costanzo, Lee, 2005; do Amaral et al., 2013; Storey, Storey, 2017). Хотя у морозостойких амфибий показана обратная зависимость между долей выводимой воды и величиной переносимых отрицательных температур (чем более низкие температуры животные могут перенести,

тем меньшее обезвоживание клеток для них характерно) (do Amaral et al., 2013; Costanzo et al., 2014) потери воды при замерзании у них, как правило, значительны (Costanzo et al., 2013; Berman et al., 2016; Bulakhova, Shishikina, 2022). У *R. macrocnemis* быстрое охлаждение и последующее замерзание не вызвало изменений содержания воды в тканях, а медленное охлаждение привело к уменьшению этого показателя лишь в печени, что характерно для нехолодостойких или частично морозостойких видов. У этих видов сокращение воды в печени и мышечной ткани существенно меньше, чем у морозостойких, и может быть значимым только в одной из тканей (Churchill, Storey, 1995; Pasanen, Karhapää, 1997; Voituron et al., 2005; Yoldas, Erismis, 2021). Очевидно, что у малоазиатской лягушки, как, вероятно, у других, не переносящих длительного замерзания видов, механизм выведения воды из клеток при около нулевых температурах не столь совершенен, по сравнению с выживающими при низких отрицательных температурах видами.

Значительное увеличение объема жидкости в лимфатической системе и «обводнение» печени и мышц, наблюдавшееся у *R. macrocnemis* в условиях гипоксии, вообще характерны для амфибий, зимующих в водоемах. Эти процессы происходят при низких положительных температурах как при дефиците кислорода, так и в условиях нормоксии из-за изменения проницаемости кожи, снижения активности почек и накопления метаболической воды (Zamachowski, 1966; Christiansen, Penney, 1973; Pasanen, Koskela, 1974; Bradford, 1984; Булахова, Шишикина, 2024 и др.).

Динамика массы запасающих органов и содержание резервных веществ в них

Контрольные животные

В условиях нормоксии обмен у амфибий длительное время после начала зимовки поддерживается в основном за счет окисления липидов, затем – за счет окисления липидов и расщепления гликогена, в то время как у зимующих при дефиците кислорода и замерзающих видов – исключительно за счет расщепления гликогена (Pasanen, Koskela, 1974; Donohoe, Boutilier, 1998; Feng et al., 2003; do Amaral, 2014). При доступности кислорода липиды выступают более предпочтительным энергетическим субстратом, чем гликоген или белки, поскольку производят существенно больше энергии из единицы массы, однако требуют большего удельного количества кислорода для окисления (Churchill, Storey, 1995). В условиях гипоксии анаэробный обмен обеспечивается за счет гликогена, который у морозостойких амфибий также служит источником криопротекторов (глицерина или глюкозы), снижающих содержание льда и дегидратацию клеток, а также оказывающих защитное действие на клеточные мембраны и белки (Storey, Storey, 2004; Costanzo, Lee, 2013; do Amaral, 2014). Эти особенности расхода резервных веществ отражаются в динамике изменения размеров основных запасающих органов при воздействии экстремальных факторов среды.

Индекс жировых тел у контрольных взрослых особей *R. macrocnemis*, находившихся после отлова более месяца в условиях лабораторной акклимации при постепенно понижающихся температурах, составлял в среднем 0.8%, т.е. не отличался от такового оксифильных видов лягушек умеренных широт, у которых перед зимовкой в водоемах этот индекс достигает 0.7–1.0% (Feder, Burggren, 1992). У зимующих на суше морозостойких амфибий абдоминальные жировые тела осенью, напротив, малы или отсутствуют вовсе: у сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) и углозуба Шренка (*S. schrenckii*) они почти полностью редуцированы, а у лесной (*Rana sylvatica*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в разных популяциях их индексы осенью ниже (0.1–0.7%), чем у зимующих в воде видов, и сокращаются почти полностью к началу зимовки (Кутенков, 1991; Costanzo et al., 2015; Bulakhova, Shishikina, 2022; наши неопубликованные данные). У морозостойких видов при ишемии замерзших тканей окисление липидов становится невозможным и они не служат значимым зимним энергетическим субстратом (Costanzo et al., 2015).

Содержание липидов в жировых телах *R. macrocnemis*, как и у большинства других не холодостойких видов лягушек, осенью кратно превышало таковое в других тканях, что указывает на важность этого резерва в энергетике в холодный период года, а также, вероятно, для завершения гаметогенеза и обеспечения активности после окончания зимовки – во время ранневесеннего размножения (Mizell, 1965; Pasanen, Koskela, 1974; Loumbourdis, Kyriakopoulou-Sklavounou, 1991; Feder, Burggren, 1992). Так, у оксифильной травяной лягушки во время почти 5-месячной зимовки при нормальном уровне кислорода индекс жировых тел хотя и сокращается значительно, но только после завершения размножения эти органы редуцируются почти полностью (Pasanen, Koskela, 1974; Кутенков, 1991; Elmberg, 1991; Булахова и др., 2025). В противоположность этому, у малоазиатской лягушки за 38–45 суток акклимации в условиях нормоксии в воздухе и воде (т.е. по прошествии четверти или трети нормальной продолжительности зимовки в природе) индекс жировых тел перед экспериментами оказался лишь чуть ниже, чем у оксифильных водных видов осенью, и существенно выше, чем у морозостойких. Это наблюдение позволяет предположить малый расход липидов жировых тел

у *R. macrocnemis* зимой и, вероятно, приоритетное его сохранение до сезона размножения, как у некоторых других зимующих в воде видов лягушек (Feder, Burggren, 1992; Donohoe et al., 1998).

Содержание липидов в мышцах и печени взрослых контрольных животных было в 50–100 раз меньше, чем в жировых телах. Очевидно, столь малое их количество свидетельствует о незначительной роли этих резервов в обеспечении зимнего обмена.

Относительная масса печени взрослых *R. macrocnemis* оказалась невелика (3.8–5.5%) и типична для зимующих преимущественно в воде оксифильных, нехолодостойких или частично морозостойких видов (*Pelophylax* kl. *esculentus*, *P. ridibundus*, *R. dybowskii*, *R. chensinensis*, *R. temporaria* и др.) (Kato, 1910; Pasanen, Koskela, 1974; Byrne, White, 1975; Schlaghecke, Blüm, 1978; Iela et al., 1979; Loumbourdis, Kyriakopoulou-Sklavounou, 1991; Булахова и др., 2025 и др.) и значимо отличалась от таковой морозостойких зимующих на суше видов (*Salamandrella keyserlingii*, *R. arvalis*, *R. sylvatica*), у которых средние значения индексов достигают 9–25% (Берман и др., 1984; Costanzo et al., 2015; Bulakhova, Shishikina, 2022).

Содержание гликогена в тканях контрольных взрослых *R. macrocnemis* составило в среднем около 89 мг/г в печени и 9 мг/г в мышцах. За время лабораторной акклимации при постепенно понижающихся температурах, несомненно, произошло некоторое использование резервных веществ, поскольку оно наблюдается и при нормоксии, и при малых положительных температурах. Например, показано, что у травяной лягушки за 2 месяца пребывания в лаборатории при нормальном уровне кислорода в воде содержание гликогена сократилось на 38% в печени и на 45% в мышцах (Donohoe, Boutilier, 1998). Хотя мы не можем указать точное содержание гликогена в тканях малоазиатской лягушки осенью, очевидно, оно близко к таковому как нехолодостойких зимующих в воде видов (30–170 мг/г в печени и 5–10 мг/г в мышцах), так и морозостойких видов (120–200 мг/г и 8–40 мг/г соответственно) (Pasanen, Koskela, 1974; Гузаирова и др., 1977; Storey, Storey, 1984; Voituron et al., 2005; Niu et al., 2018; Bulakhova, Shishikina, 2022; Булахова и др., 2025 и др.). Однако небольшая масса печени обусловила незначительный запас гликогена у контрольных *R. macrocnemis*: при стандартизации массы тела до 100 г он составил у взрослых особей примерно 380–420 мг. Это значение существенно меньше, чем у исследованных в этом отношении амфибий умеренных широт в начале зимовки: в 1.3–2.0 раза меньше, чем у частично морозостойких *R. temporaria* и *P.* kl. *esculentus* (Kato, 1910; Smith, 1950) и в 3–10 раз меньше, чем у морозостойких *R. arvalis, R. sylvatica* и *S. keyserlingii* (Берман и др., 1984; Costanzo et al., 2013; Bulakhova, Shishikina, 2022). Запас гликогена в мышечной ткани малоазиатской лягушки оказался еще меньшим, чем в печени – не более 300 мг/100 г массы тела. Вместе с тем очевидно, что имеющийся у *R. macrocnemis* небольшой запас гликогена в двух основных запасающих тканях достаточен для зимовки в природе в условиях Северо-восточного Кавказа.

Содержание гликогена в сырой ткани яичников контрольных особей малоазиатской лягушки составляло 26.3 ± 2.5 мг/г, что превышало таковое, например, *R. arvalis*, *R. temporaria*, *P.* kl. *esculentus* и *Lithobates pipiens*, средние значения у которых в разных популяциях осенью варьируют от 8 до 22 мг/г (Kato, 1910; Bleibtreu, 1911; Smith, 1950; Fitch, Merrick, 1958; Koskela, Pasanen, 1975; Булахова и др., 2025; наши неопубликованные данные).

Изменение индексов запасающих органов и содержания резервных веществ при воздействии гипоксии

Минимальные уровни растворенного в воде кислорода, при которых лягушки способны длительно (неделями или даже месяцами) зимовать, различаются. Для подавляющего большинства видов они находятся в диапазоне 3–6 мг/л, при этом некоторые лягушки (например, *R. temporaria*, *R. catesbeiana*, *L. pipiens*) способны выживать в течение 3–7 дней в условиях аноксии (Donohoe, Boutilier, 1999; Stewart et al., 2004; Ultsch et al., 2004; Tattersall, Ultsch, 2008; Берман, Булахова, 2019), а сибирская лягушка *R. amurensis* – длительно зимовать в бескислородных водоемах (Berman et al., 2019). В наших экспериментах гибель малоазиатской лягушки происходила уже после суточного пребывания при концентрации кислорода 1.3–1.9 мг/л или через 8–40 суток – при 3–4 мг/л (Bulakhova et al., 2020), что свидетельствует о требовательности вида к содержанию растворенного кислорода в воде зимовочных водоемов, в том числе, вероятно, из-за ограниченности необходимых для поддержания обмена резервов.

Содержание липидов в печени и мышцах при пересчете на сухую ткань у малоазиатской лягушки увеличилось в условиях гипоксии, что может быть обусловлено разными причинами. С одной стороны, известна сезонная изменчивость содержания липидов в тканях лягушек с выраженным пиком во время зимовки в воде (Iela et al., 1979); с другой – увеличение содержания может быть ярким признаком остановки утилизации липидов при недостатке кислорода и переключения на углеводный обмен (Donohoe et al., 1998; Donohoe, Boutilier, 1999). В пользу второго предположения свидетельствует незначимое уменьшение индекса жировых тел малоазиатской лягушки за 8–52 суток пребывания в водной гипоксии по сравнению с контролем,

т.е. мобилизация липидов из этого основного хранилища приостановилась, что характерно для амфибий, зимующих в условиях дефицита кислорода.

Масса печени у зимующих в воде амфибий меняется под воздействием двух процессов – уменьшается в результате расхода резервных веществ и повышается из-за увеличения доли воды. В условиях нормоксии обводнение, как правило, все же не компенсирует уменьшения массы печени. Например, у зимующих в водоемах травяных лягушек в разных популяциях гепатосоматический индекс к весне сокращается в 1.5–2 раза, несмотря на умеренный расход резервных веществ (Pasanen, Koskela, 1974; Кутенков, 1991; Булахова и др., 2025). У взрослых малоазиатских лягушек за 8–52 суток пребывания в состоянии гипоксии индекс печени не изменился по сравнению с контрольным состоянием, вопреки существенному сокращению содержания гликогена в печени, видимо, за счет значимого увеличения доли воды в ткани (почти на 10%), вызванного гипоксией.

Содержание гликогена, в отличие от содержания липидов, у погибших в состоянии гипоксии особей существенно сократилось относительно контрольных животных в обеих основных тканях – на 95% в печени и на 90% в мышцах, но у особи, прожившей в эксперименте 52 дня, падение было не столь велико – лишь на 75%. Примечательно, что длительное пребывание в гипоксии не сказалось на содержании гликогена в яичниках, в отличие от тканей печени и мышц, – через 8–52 суток эксперимента этот показатель не изменился. Среди причин гибели лягушек в условии гипоксии основными называют истощение запасов гликогена как основного субстрата гликолитического производства АТФ в тканях (в том числе в сердце) и общий ацидоз (Christiansen, Penney, 1973; Feng et al., 2003). Так, у *Lithobates pipiens* уже через 4–6 суток пребывания в лаборатории в бескислородной воде наступала кома, но содержание гликогена в основных тканях сокращалось лишь на 25%, в то время как в ткани сердца достигло, вероятно, минимального возможного уровня – менее 2% (Christiansen, Penney, 1973). У другого оксифильного вида – травяной лягушки – уже через неделю пребывания в условиях умеренной гипоксии (4–5 мг/л) содержание гликогена в печени сократилось почти на 95%, однако все особи смогли жить при этом почти неменяющемся уровне на протяжении четырех месяцев, благодаря метаболической депрессии (Donohoe, Boutilier, 1998). Малоазиатские лягушки при чуть более низком содержании кислорода, но аналогичном остаточном содержании гликогена погибли в среднем на 17-е сутки, что позволяет предположить ведущую роль быстрого истощения запасов гликогена в продолжительности выживания этого вида в условиях даже умеренной гипоксии.

Изменения индексов запасающих органов и содержания резервных веществ при воздействии отрицательных температур

Индексы жировых тел и печени *R. macrocnemis* не изменились при быстром охлаждении, однако пребывание в течение нескольких суток при −1°C и медленное замерзание значимо сократило гепатосоматический индекс. Вероятно, причиной его резкого снижения стало уменьшение содержания воды (примерно на 5%), поскольку расход гликогена или липидов не отмечен ни в одной из тканей ни при одном из режимов охлаждения.

Использование гликогена для синтеза криопротекторов наряду с сокращением содержания воды приводит к уменьшению массы печени как у видов, способных длительно переносить низкие отрицательные температуры, так и у кратковременно переживающих замораживание лишь при −2... −2.5°C, но не отмечено у неморозостойких видов (Берман и др., 1984; Costanzo et al., 2014; Niu et al., 2018, 2021; Bulakhova, Shishikina, 2022; de Amaral et al., 2024). У морозостойких видов резкое сокращение гликогена в печени происходит уже через несколько минут после начала замерзания соматических тканей из-за быстрого синтеза глюкозы и транспортировки ее в другие ткани (Costanzo, Lee, 2013; Costanzo et al., 2014). Этот процесс скоротечен – завершается за несколько часов между началом и окончанием кристаллизации в организме несвязанной воды или при исчерпании запасов гликогена. У сибирского углозуба – рекордсмена по морозостойкости среди позвоночных животных – за несколько суток замораживания содержание гликогена в печени сокращается более чем на 90% по сравнению с осенним уровнем; одновременно с этим резко снижается масса печени и изменяется содержание потенциальных криопротекторных веществ – глицерина (возрастает) и глюкозы (уменьшается) (Берман и др., 1984; Shekhovtsov et al., 2021). У двух морозостойких видов лягушек – *R. sylvatica* и *R. arvalis* – сокращение содержания гликогена в тканях и уменьшение массы печени при замерзании также значительны. У первого вида в разных популяциях содержание гликогена в печени сокращается на 63–90% уже за 48 ч замораживания с одновременным увеличение уровня глюкозы в тканях (do Amaral, 2014); у второго вида за несколько суток пребывания при −5... −6°C происходит уменьшение гликогена в тканях на 80–85%, которое сопровождается ростом концентрации двух криопротекторов – глюкозы и глицерина (Bulakhova, Shishikina, 2022; Shekhovtsov et al., 2022).

У частично морозостойких, способных выдержать лишь кратковременное (несколько часов) и неглубокое замораживание (до −2... −2.5°C) лягушек *Pelophylax lessonae*, *P.* kl. *esculentus* и *Nanorana parkeri* падение содержания гликогена не столь велико (на 30–43% в печени и 28–65% в мышцах) и также сопровождается увеличением содержания синтезируемых из гликогена криопротекторов – глюкозы у *P. lessonae* и *P.* kl. *esculentus*, глицерина – у *N. parkeri*, но не столь значительным, как у морозостойких видов (Voituron et al., 2005; Niu et al., 2020). У зимующего в воде нехолодостойкого *Pelophylax ridibundus*, в отличие от вышеуказанных видов рода, замораживание при аналогичных условиях не приводит ни к падению гликогена в тканях, ни к увеличению содержания глюкозы (Voituron et al., 2005). Для трех нехолодостойких пиренейских видов бесхвостых *Rana parvipalmata*, *Epidalea calamita* и *Pelobates cultripes*, не все особи которых переносят пребывание при −2°C даже в течение 2 ч, также не отмечен криопротекторный ответ на замораживание – ни у одного из них не наблюдалось признаков катаболизма гликогена (увеличения концентрации глюкозы в тканях) (de Amaral et al., 2024). Мы не определяли наличие глицерина или глюкозы в тканях малоазиатской лягушки после замораживания, но содержание гликогена в печени при разных режимах охлаждения не изменяется, что свидетельствует об отсутствии синтеза криопротекторов (глюкозы или глицерина), которые позволили бы виду эффективно переносить замораживание.

Проведенное исследование позволяет сделать важное заключение еще об одном органе, рассматриваемом рядом авторов (Chen et al., 2013, 2015) в качестве запасающего у лягушек – яичниках. Отсутствие изменений размеров ооцитов, содержания в них воды и резервных веществ при воздействии на самок дефицита кислорода или отрицательных температур позволяет заключить, что у малоазиатской лягушки яичники не выполняют функцию запасающего органа. Очевидно, у *R. macrocnemis* существует механизм сохранения запасенных в яйцеклетках резервных веществ даже при экстремальных состояниях, как это показано ранее для *R. temporaria* и *P.* kl. *esculentus*, у которых «овариальные» гликоген и липиды полностью изолированы от вовлечения в поддержание метаболизма организма даже в стрессовых состояниях (Wertheimer, 1929).

Возрастная и межпопуляционная изменчивость

У неполовозрелых особей перед зимовкой гепатосоматический индекс и содержание гликогена в печени и мышцах оказались существенно более низкими, чем у взрослых, в то время как индекс жировых тел и содержание липидов в них и в мышцах не различались, а в печени содержание липидов даже превышало таковое взрослых. Такая структура предзимних запасов может свидетельствовать о большей предрасположенности ювенильных животных к аэробному метаболизму во время зимовки и тем самым к выбору мест с достаточным содержанием кислорода, а также, вероятно, о риске более высокой смертности по сравнению с взрослыми особями при возникновении дефицита кислорода из-за низкого содержания гликогена в тканях.

Для некоторых видов амфибий показаны географические различия реакции на замерзание. Так, травяные лягушки в некоторых популяциях (подмосковная и датская) не холодостойки – погибают уже через 5–8 часов после начала кристаллизации воды в организме (Voituron et al., 2009; Берман и др., 2017), очевидно, не имея криопротекторых веществ. В самой северной исследованной в этом отношении популяции – финской – особи *R. temporaria* считаются частично морозостойкими, поскольку в экспериментах выживали в течение двух суток в замороженном состоянии при −1.5... −2.5°C, но затем, несмотря на резкое кратное увеличение в тканях содержания криопротектора (глюкозы), погибали (Pasanen, Karhapää, 1997). В противоположность этому, в расположенной в не менее холодном регионе (высокогорье Австрии) популяции травяная лягушка не использует запасенный гликоген для выработки криопротектора – он не обнаружен в тканях при отрицательных температурах (Ludwig et al., 2015). Дальневосточная лягушка *Rana dybowskii* в амурской популяции не переносит температуру ниже −2.5°C и погибает уже через 7–13 ч после начала замораживания (Берман и др., 2017). Однако отдельные особи из китайской популяции продемонстрировали частичную морозостойкость – смогли выжить при температуре −3°C в течение 3–4 суток, вероятно, благодаря увеличению уровня глюкозы, отмеченному при −2... −3°C (Xiao et al., 2008).

Подобные различия реакции на замораживание обнаружены и у малоазиатской лягушки. Проведенные нами ранее исследования свидетельствуют о нехолодостойкости *R. macronemis* в дагестанских популяциях – они переносят лишь кратковременное (несколько часов) замораживание при −1.6... −2.5°C, но ни одна из особей не прожила даже при температуре −1°C более трех суток (Bulakhova et al., 2020), а настоящее исследование свидетельствует об отсутствии расхода гликогена для синтеза криопротекторов. Вместе с тем особи из турецких популяций в течение одних суток перенесли замерзание при −2.5°C, сопровождающееся примерно трехкратным увеличением содержания глюкозы в тканях (Yoldas, Erismis, 2021). На этом основании их считают частично морозостойкими

(Yoldas, Erismis, 2021). Как видно из приведенных примеров, увеличение содержания глюкозы (вещества, присутствие которого в тканях при замораживании способствует повышению холодостойкости организма) у особей *R. temporaria*, *R. dybowskii* и *R. macrocnemis* в отдельных популяциях не приводит к радикальной смене адаптивной стратегии в отношении отрицательных температур (от нехолодостойкости к морозостойкости). Различная реакция на кристаллизацию жидкостей организма может быть, например, результатом большего или меньшего предшествующего обезвоживания тканей или методических вариаций при содержании, охлаждении, характере инокуляции и т.д., которым исследователи не придают большого значения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ динамики основных резервных веществ в тканях малоазиатской лягушки, вызванной воздействием критических факторов среды, с которыми животные могут столкнуться во время зимовки в природе, позволил прояснить результаты предыдущих экспериментов, выявивших способность ограниченное время переносить условия гипоксии и неспособность выживать при отрицательных температурах.

Относительная масса основных запасающих органов (жировых тел и печени) малоазиатской лягушки поздней осенью оказалась сопоставимой с таковыми оксифильных водных, нехолодостойких или частично морозостойких видов и значительно отличалась от этих показателей у зимующих на суше морозостойких видов. Содержание перед зимовкой в печени и мышцах гликогена (основного энергетического субстрата, поддерживающего метаболизм в условиях дефицита кислорода и служащего источником криопротекторов при замораживании) не отличало *R. macrocnemis* ни от оксифильных, ни от морозостойких видов. Однако его запас в организме (с учетом массы основных тканей и органов) был существенно меньшим, чем у первых и вторых. Быстрый расход гликогена происходил в условиях гипоксии, но не отмечен при замораживании, что служит признаками перехода на анаэробный обмен при дефиците кислорода и отсутствия синтеза наиболее эффективных криопротекторов (глюкозы или/и глицерина) при замерзании. Поскольку у отдельных особей в ранее проведенных экспериментах была отмечена способность переживать частичное замораживание дистальных частей тела, после которого они восстанавливались без последствий, можно предположить присутствие у малоазиатской лягушки криопротектора, синтез которого не связан с распадом гликогена – мочевины. Она накапливается при обезвоживании тканей еще при положительных температурах в результате распада белков и служит в первую очередь эффективным осмолитиком, обладая при этом определенными криопротекторными свойствами (Costanzo, Lee, 2005).

Таким образом, соотношение запасов двух основных резервных веществ и динамика их расхода при воздействии зимних факторов среды свидетельствуют о том, что благодаря запасенному в тканях гликогену малоазиатская лягушка в исследованных нами популяциях способна зимовать в водоемах, в которых может образовываться неглубокая и непродолжительная гипоксия. Однако продолжительность выживания животных лимитирована небольшим запасом этого источника энергии для поддержания анаэробного обмена. Вместе с тем в исследованных популяциях малоазиатская лягушка не обладает необходимыми биохимическими механизмами для синтеза из запасенного гликогена эффективных криопротекторов (или их значимых количеств), которые позволили бы виду успешно зимовать на суше при отрицательных температурах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Берман Д.И., Булахова Н.А.* Граница на заморе, или что не пускает травяную лягушку из Европы в Азию // Природа. 2019. № 7. С. 12–26. https://doi.org/10.7868/S0032874X19070020
2. *Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н.* Адаптивные стратегии бурых лягушек (Amphibia, Anura, *Rana*) в отношении зимних температур на севере Палеарктики // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 11. С. 1392–1403.
3. *Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н. и др.* Чесночница Палласа (*Pelobates vespertinus* (Pallas 1771), Amphibia, Pelobatidae) – второй вид амфибий, переносящий экстремальную гипоксию // Зоологический журнал. 2023. Т. 102. № 9. С. 1028–1045.
4. *Берман Д.И., Лейрих А.Н., Мещерякова Е.Н.* Углозуб Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) вторая рекордно устойчивая к низким температурам амфибия // Доклады Академии наук. 2010. Т. 431. № 5. С. 714–717.
5. *Берман Д.И., Лейрих А.Н., Михайлова Е.И.* О зимовке сибирского углозуба *Hynobius keyserlingi* на Верхней Колыме // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1984. Т. 20. № 3. С. 323–327.

6. *Булахова Н.А., Шишикина К.И.* Изменчивость количества лимфы в подкожных синусах у травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 5. С. 155–163. https://doi.org/10.31857/S0044513424050045
7. *Булахова Н.А., Шишикина К.И., Семухина А.С.* Энергетические резервы и некоторые связанные с ними популяционные характеристики травяной лягушки (*Rana temporaria*) на противоположных краях ареала // Зоологический журнал. 2025. Т. 104. № 3. С. 20–36. https://doi.org/10.31857/S0044513425030034
8. *Гузаирова С.Х., Наумов Ю.С., Соломонова Т.Н. и др.* К вопросу о содержании аскорбиновой кислоты и гликогена в органах сибирской лягушки // В кн. Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера / Под. ред. Соломонова Н.Г. Якутск: Изд. Якутского филиала СО АН СССР, 1977. С. 93–95.
9. *Кутенков А.П.* Динамика размеров печени, жировых тел и гонад у травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск: Карельский научный центр АН СССР Институт биологии, 1991. С. 14–24.
10. *Северин С.Е., Соловьева Г.А.* Практикум по биохимии. М.: МГУ, 1989. 509 с.
11. AmphibiaWeb, 2001. *Rana macrocnemis*: Iranian Long-Legged Frog <https://amphibiaweb.org/species/5084> University of California, Berkeley, CA, USA. Accessed Apr 21, 2026.
12. *Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. et al.* Overwintering and cold tolerance in the moor frog (*Rana arvalis*) across its range // Canadian Journal of Zoology. 2020. V. 98. № 11. P. 705–714.
13. *Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N.* The Siberian wood frog survives for months underwater without oxygen // Scientific Reports. 2019. V. 9. 13594. https://doi.org/10.1038/s41598-018-31974-6
14. *Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A.* Extreme negative temperatures and body mass loss in the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae) // Doklady Biological Sciences. 2016. V. 468. P. 137–141. https://doi.org/10.1134/S001249661603011X
15. *Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A.* The Japanese tree frog (*Hyla japonica*), one of the most cold-resistant species of amphibians // Doklady Biological Sciences. 2016a. V. 471. № 1. P. 276–279. https://doi.org/10.1134/S0012496616060065
16. *Bickler P.E., Buck L.T.* Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability // Annual Review of Physiology. 2007. V. 69. P. 145–170. https://doi.org/10.1146/ annurev.physiol.69.031905.162529.
17. *Bleibtreu M.* Weitere Untersuchungen uber das Verhalten des Glykogens im Eierstock der *Rana fusca* // Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. 1911. V. 141. № 4. P. 328–342. https://doi.org/10.1007/BF01689701
18. *Bradford D.F.* Water and osmotic balance in overwintering tadpoles and frogs, *Rana muscosa* // Physiological Zoology. 1984. V. 57. № 4. P. 474–480. https://doi.org/10.1086/physzool.57.4.30163349
19. *Bradford D.F.* Winterkill oxygen relations and energy metabolism of a submerged dormant amphibian, *Rana muscosa* // Ecology. 1983. V. 64. P. 1171–1183. https://doi.org/10.1002/etc.425
20. *Bulakhova N., Shishikina K.* Pre-hibernation energy reserves and their consumption during freezing in the moor frog *Rana arvalis* in Siberia // European Zoological Journal. 2022. V. 89. № 1. P. 556–567. https://doi.org/10.1080/24750263.2022.2060357
21. *Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Berman D.I. et al.* Resistance of the Iranian long-legged wood frog (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) (Amphibia, Anura) to negative temperatures on land and to hypoxia in water during overwintering // Herpetology Notes. 2020. V. 13. P. 1079–1086. https://doi.org/10.5281/zenodo.4009611
22. *Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Berman D.I.* Pallas' spadefoot *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia) tolerates extreme hypoxia // European Zoological Journal. 2023. V. 90. № 1. P. 431–442. https://doi.org/10.1080/11250003.2023.2157015
23. *Byrne J.J., White R.J.* Cyclic changes in liver and muscle glycogen tissue lipid and blood glucose in a naturally occurring population of *Rana catesbeiana* // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. 1975. V. 50. № 4. P. 709–715. https://doi.org/10.1016/0300-9629(75)90133-4
24. *Canal J., Delattre J., Girard M.L.* Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux du serum: description d'une methode nephelemetrique. Part 1. Technique manuelle // Annales de Biologie Clinique. 1972. V. 30. P. 325–332.
25. *Chen W., Guan T., Ren L. et al.* Prehibernation energy storage in Heilongjiang brown frogs (*Rana amurensis*) from five populations in North China // Asian Herpetological Research. 2015. V. 6. P. 45–50. https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.140036
26. *Chen W.*, *Wang X.*, *Fan X.* Do anurans living in higher altitudes have higher prehibernation energy storage? Investigations from a high-altitude frog // Herpetological Journal. 2013. V. 23. № 1. P. 45–49.
27. *Christiansen J., Penney D.* Anaerobic glycolysis and lactic acid accumulation in cold submerged *Rana pipiens* // Journal of Comparative Physiology. 1973. V. 87. № 3. P. 237–245. https://doi.org/ 10.1007/BF00696044
28. *Churchill T.A., Storey K.B.* Metabolic effects of dehydration on an aquatic frog, *Rana pipiens* // Journal of Experimental Biology. 1995. V. 198. № 1. P. 147–54. https://doi.org/ 10.1242/jeb.198.1.147

29. *Costanzo J.P., Lee Jr R.E.* Avoidance and tolerance of freezing in ectothermic vertebrates // Journal of Experimental Biology. 2013. V. 216. № 11. P. 1961–1967. https://doi.org/ 10.1242/jeb.070268
30. *Costanzo J.P., Amaral M.C.F., Rosendale A.J. et al.* Hibernation physiology, freezing adaptation and extreme freeze tolerance in a northern population of the wood frog // Journal of Experimental Biology. 2013. V. 216. № 18. P. 3461–3473. https://doi.org/ 10.1242/jeb.089342
31. *Costanzo J.P., do Amaral M.C.F., Rosendale A.J. et al.* Seasonality of freeze tolerance in a Subarctic population of the wood frog, *Rana sylvatica* // International Journal of Zoology. 2014. V. 750153. https://doi.org/ 10.1155/2014/750153
32. *Costanzo J.P., Lee Jr R.E.* Cryoprotection by urea in a terrestrially hibernating frog // Journal of Experimental Biology. 2005. V. 208. № 21. P. 4079–4089.
33. *Costanzo J.P., Reynolds A.M., do Amaral M.C.F. et al.* Cryoprotectants and extreme freeze tolerance in a Subarctic population of the wood frog // PLoS One. 2015. V. 10. № 2. e0117234. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117234
34. *de Amaral M., Carvajalino-Fernández J.M., Nicieza A.G. et al.* Urea and glucose modulation during freezing exposure in three temperate frogs reveals specific targets in relation to climate // Journal of Thermal Biology. 2024. V. 121. 103854. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103854
35. *do Amaral M.C.F.* Geographical variation of freeze tolerance in the wood frog, *Rana sylvatica*: the role of hepatic glycogen metabolism. Dissertation. Miami University. 2014. 85 p.
36. *do Amaral M.C.F., Lee Jr R.E., Costanzo J.P.* Enzymatic regulation of glycogenolysis in a Subarctic population of the wood frog: implications for extreme freeze tolerance // PLoS One. 2013. V. 8. № 11. e79169. https://doi.org/ 10.1371/journal.pone.0079169
37. *Donohoe P.H., Boutilier R.G.* The protective effects of metabolic rate depression in hypoxic cold submerged frogs // Respiration Physiology. 1998. V. 111. № 3. P. 325–336.
38. *Donohoe P.H., Boutilier R.G.* The use of extracellular lactate as an oxidative substrate in the oxygen-limited frog // Respiration Physiology. 1999. V. 116. № 2–3. P. 171–179. https://doi.org/ 10.1016/S0034-5687(99)00036-5
39. *Donohoe P.H., West T.G., Boutilier R.G.* Respiratory, metabolic and acid-base correlates of aerobic metabolic rate reduction in overwintering frogs // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. 1998. V. 274. P. 704–710. https://doi.org/ 10.1152/ajpregu.1998.274.3.R704
40. *Elmberg J.* Ovarian cyclicity and fecundity in boreal common frogs *Rana temporaria* L. along a climatic gradient // Functional Ecology. 1991. № 5. P. 340–350.
41. *Feder M.E., Burggren W.W.* Environmental physiology of the amphibians. University of Chicago Press. Chicago, 1992. 646 p.
42. *Feng Z., Wang Y., Liu H. et al.* Changes on relative fatness and some viscera of *Rana plancyi plancyi* before and after hibernation // Sichuan Journal of Zoology. 2003. V. 22. № 1. P. 29–30.
43. *Fitch K.L., Merrick A.W.* The glycogen content of ovarian, body cavity, and uterine eggs of the frog, *Rana pipiens* // Experimental Cell Research. 1958. V. 14. № 3. P. 644–646. https://doi.org/ 10.1016/0014-4827(58)90176-9
44. *Higgins S.A., Swanson D.L.* Urea is not a universal cryoprotectant among hibernating anurans: evidence from the freeze-tolerant boreal chorus frog (*Pseudacris maculata*) // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology. 2013. V. 164. № 2. P. 344–350.
45. *Iela L., Milone M., Filomena M. et al.* Role of lipids in the physiology of the testis of *Rana esculenta*: annual changes in the lipid and protein content of the liver, fat body, testis and plasma // Italian Journal of Zoology. 1979. V. 46. № 1–2. P. 11–16. https://doi.org/ 10.1080/11250007909440272
46. *Kato K.* Über das Verhalten des Glykogenes im Eierstocke der Frösche zu den verschiedenen Jahreszeiten // Pflügers Archiv European Journal of Physiology. 1910. V. 132. P. 545–579. https://doi.org/ 10.1007/BF01683638
47. *Koskela P., Pasanen S.* The reproductive biology of the female Common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Aquilo, Series Zoologica. 1975. V. 16. P. 1–12.
48. *Lee R.E., Costanzo J.P.* Biological ice nucleation and ice distribution in cold-hardy ectothermic animals // Annual Review of Physiology. 1998. V. 60. P. 55–72. https://doi.org/ 10.1146/annurev.physiol.60.1.55
49. *Loumbourdis N.S., Kyriakopoulou-Sklavounou P.* Reproductive and lipid cycles in the male frog *Rana ridibunda* in northern Greece // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. 1991. V. 99. P. 577–583. https://doi.org/10.1016/0300-9629(91)90133-w
50. *Ludwig G., Sinsch U., Pelster B.* Behavioural adaptations of *Rana temporaria* to cold climates // Journal of Thermal Biology. 2015. V. 49. P. 82–90. https://doi.org/ 10.1016/j.jtherbio.2015.02.004
51. *Mizell S.* Seasonal changes in energy reserves in the common frog, *Rana pipiens* // Journal of Cellular and Comparative Physiology. 1965. V. 66. № 2. P. 251–258. https://doi.org/10.1002/jcp.1030660212
52. *Niu Y., Cao W., Storey K.B. et al.* Metabolic characteristics of overwintering by the high-altitude dwelling Xizang plateau frog, *Nanorana parkeri* // Journal of Comparative Physiology B. 2020. V. 190. P. 433–444. https://doi.org/ 10.1007/s00360-020-01275-4
53. *Niu Y., Cao W., Wang J. et al.* Freeze tolerance and the underlying metabolite responses in the Xizang plateau frog, *Nanorana parkeri* // Journal of Comparative Physiology B. 2021. V. 191. P. 173–184. https://doi.org/ 10.1007/s00360-020-01314-0

54. *Niu Y., Wang J., Men S. et al.* Urea and plasma ice-nucleating proteins promoted the modest freeze tolerance in Pleske's high altitude frog *Nanorana pleskei* // Journal of Comparative Physiology B. 2018. V. 188. P. 599–610. https://doi.org/ 10.1007/s00360-018-1159-0
55. *Pasanen S., Karhapää M.* Can boreal common frog (*Rana temporaria* L.) survive in frost? // Annales Zoologici Fennici. 1997. V. 34. № 4. P. 247–250. https://doi.org/ 10.5281/zenodo.258407
56. *Pasanen S., Koskela P.* Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L. in northern Finland // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. 1974. V. 47. P. 635–654. https://doi.org/ 10.1016/0300-9629(74)90027-9
57. R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria. https://www.R-project.org.
58. *Schlaghecke R., Blüm V.* Seasonal variations in liver metabolism of the green frog *Rana esculenta* (L.) // Experientia. 1978. V. 34. P. 456–458. https://doi.org/ 10.1007/BF01935924
59. *Schmid W.D.* Survival of frogs in low temperatures // Science. 1982. V. 215. P. 697–698.
60. *Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al.* Biochemical response to freezing in the Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii* // Biology. 2021. V. 10. 1172. https://doi.org/10.3390/biology10111172
61. *Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al.* Metabolic response of the Siberian wood frog *Rana amurensis* to extreme hypoxia // Scientific Reports. 2020. V. 10. 14604.
62. *Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al.* Metabolomic analysis reveals that the moor frog *Rana arvalis* uses both glucose and glycerol as cryoprotectants // Animals. 2022. V. 12. 1286. https://doi.org/10.3390/ani12101286
63. *Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al.* Metabolomic profiles of Siberian wood frog *Rana amurensis* in hypoxia and upon reoxygenation // Biochemistry (Moscow). 2024а. V. 89. №12. P. 2133–2142.
64. *Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al.* Metabolic stability of the Pallas' spadefoot *Pelobates vespertinus* under extreme hypoxia // Journal of Comparative Physiology B. 2024б. V. 194. P. 855–867. https://doi.org/10.1007/s00360-024-01584-y
65. *Shekhovtsov S.V., Vorontsova Y.L., Slepneva I.A. et al.* The Impact of long-term hypoxia on the antioxidant defense system in the Siberian frog *Rana amurensis* // Biochemistry (Moscow). 2024в. V. 89. № 3. P. 441–450.
66. *Smith C.L.* Seasonal changes in blood sugar, fat body, liver glycogen, and gonads in the common frog, *Rana temporaria* // Journal of Experimental Biology. 1950. V. 26. P. 412–429.
67. *Stewart E.R., Reese S.A., Ultsch G.R.* The physiology of hibernation in Canadian leopard frogs (*Rana pipiens*) and bullfrogs (*Rana catesbeiana*) // Physiological and Biochemical Zoology. 2004. V. 77. P. 65–73. https://doi.org/10.1086/378921
68. *Storey K.B., Storey J.M.* Biochemical adaptation for freezing tolerance in the wood frog, *Rana sylvatica* // Journal of Comparative Physiology B. 1984. V. 155. P. 29–36. https://doi.org/10.1007/BF00688788
69. *Storey K.B., Storey J.M.* Freeze tolerance and intolerance as strategies of winter survival in terrestrially-hibernating amphibians // Comparative Biochemistry and Physiology. A, Comparative Physiology. 1986. V. 83. № 4. P. 613–617.
70. *Storey K.B., Storey J.M.* Molecular physiology of freeze tolerance in vertebrates // Physiological Reviews. 2017. V. 97. P. 623–665. https://doi.org/10.1152/physrev.00016.2016
71. *Storey K.B., Storey J.M.* Physiology, biochemistry, and molecular biology of vertebrate freeze tolerance: the wood frog // In: Life in the frozen state / Benson E., Fuller B., Lane N. (eds). CRC Press: Boca Raton, 2004. P. 243-274.
72. *Tarkhnishvili D.N., Gokhelashvili R.K.* The Amphibians of the Caucasus. Advances in Amphibian Researches in the Former Soviet Union. 4. Sofia – Moscow: Pensoft, 1999. 239 p.
73. *Tarnoky K., Nagy S.* Spectrophotometric determination of glycogen with *o*-toluidine // Clinica Chimica Acta. 1963. V. 8. P. 627–628. https://doi.org/ 10.1016/0009-8981(63)90116-5
74. *Tattersall G.J., Ultsch G.R.* Physiological ecology of aquatic overwintering in ranid frogs // Biological Reviews. 2008. V. 83. P. 119–140. https://doi.org/ 10.1111/j.1469-185X.2008.00035.x
75. *Ultsch G.R., Reese S.A., Stewart E.R.* Physiology of hibernation in *Rana pipiens*: metabolic rate, critical oxygen tension, and the effects of hypoxia on several plasma variables // Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology. 2004. V. 301A. P. 169–176. https://doi.org/10.1002/jez.a.20014
76. *Voituron Y., Barré H., Ramløv H. et al.* Freeze tolerance evolution among anurans: Frequency and timing of appearance // Cryobiology. 2009. V. 58. P. 241–247. https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2009.01.001
77. *Voituron Y., Joly P., Eugène M. et al.* Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. 2005. V. 288. P. 1563–1570. https://doi.org/10.1152/ajpregu.00711.2004
78. *Wertheimer E.* Stoffwechselregulationen: XI. Mitteilung. Über die Sonderstellung der Eizelle im Stoffverbrauch // Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. 1929. V. 221. № 1. P. 119–138. https://doi.org/10.1007/BF01793969
79. *Xiao X., Zheng D., Yang C. et al.* Survival and metabolic responses to freezing temperature in the northeast forest frog *Rana dybowskii* // Asiatic Herpetological Research. 2008. V. 11. P. 147–152.

80. *Yoldas T., Erismis U.C.* Response of Anatolian mountain frogs (*Rana macrocnemis* and *Rana holtzi*) to freezing, anoxia, and dehydration: glucose as a cryoprotectant // Cryobiology. 2021. V. 98. P. 96–102. https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2020.11.019
81. *Zamachowski W.* Changes in the weight of the body of the common frog *Rana temporaria* L. during the period of hibernation // Acta Biologica Cracoviensia. Series Zoologia. 1966. V. 9. P. 199–206.

REFERENCES

1. Berman D.I., Bulakhova N.A. The border at winterkill, or What prevents the common frog from spreading from Europe to Asia. *Priroda*. 2019. No. 7. P. 12–26. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S0032874X19070020
2. Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. Adaptive strategies of brown frogs (Amphibia, Anura, *Rana*) in relation to winter temperatures in the northern Palaearctic. *Zool. Zhurnal*. 2017. Vol. 96. No. 11. P. 1392–1403. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S0044513417110034
3. Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. et al. Pallas's spadefoot toad (*Pelobates vespertinus* (Pallas 1771), Amphibia, Pelobatidae) - the second amphibian species tolerating extreme hypoxia. *Zool. Zhurnal*. 2023. Vol. 102. No. 9. P. 1028–1045. (In Russ.) https://doi.org/10.31857/S0044513423090040
4. Berman D.I., Leirikh A.N., Meshcheryakova E.N. The Schrenck's Salamander (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae): The Second Amphibian with Record-High Resistance to Low Temperatures. *Dokl. Biol. Sci*. 2010. Vol. 431. No. 5. P. 714–717. (In Russ.) https://doi.org/10.31857/S08695652201043150714
5. Berman D.I., Leirikh A.N., Mikhailova E.I. On the hibernation of the Siberian salamander *Hynobius keyserlingi* in the Upper Kolyma region. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 1984. Vol. 20. No. 3. P. 323–327. (In Russ.)
6. Bulakhova N.A., Shishkina K.I. Variability of lymph volume in subcutaneous sinuses in the common frog (*Rana temporaria*). *Zool. Zhurnal*. 2024. Vol. 103. No. 5. P. 155–163. (In Russ.) https://doi.org/10.31857/S0044513424050045
7. Bulakhova N.A., Shishikina K.I., Semukhina A.S. Energy reserves and some related population characteristics of the common frog (*Rana temporaria*) from the opposite parts of the range. *Zool. Zhurnal*. 2025. Vol. 104. No. 3. P. 20–36. (In Russ.) https://doi.org/10.31857/S0044513425030034
8. Guzairova S.Kh., Naumov Yu.S., Solomonova T.N. et al. On the question of the content of ascorbic acid and glycogen in the organs of the Siberian frog. In: *Ecological and physiological adaptations of animals and humans to northern conditions*. Ed. by Solomonov N.G. Yakutsk: Publishing House of the Yakut Branch of the SB of the USSR Academy of Sciences. 1977. P. 93–95. (In Russ.)
9. Kutenkov A.P. Dynamics of liver, fat bodies and gonad sizes in common frogs (*Rana temporaria*) and moor frogs (*R. arvalis*). In: *Ecology of Terrestrial Vertebrates*. Ed. by Ivanter E. V. Petrozavodsk. 1991. P. 14–24. (In Russ.)
10. Severin S.E., Solovyeva G.A. *Praktikum po biohimii*. Moscow: MSU. 1989. 509 p. (In Russ.)
11. AmphibiaWeb. 2001. *Rana macrocnemis*: Iranian Long-Legged Frog <https://amphibiaweb.org/species/5084> University of California, Berkeley, CA, USA. Accessed Apr 21, 2026.
12. Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. et al. Overwintering and cold tolerance in the moor frog (*Rana arvalis*) across its range. *Can. J. Zool*. 2020. Vol. 98. No. 11. P. 705–714. https://doi.org/10.1139/cjz-2019-0179
13. Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. The Siberian wood frog survives for months underwater without oxygen. *Sci. Rep.* 2019. Vol. 9. 13594. https://doi.org/10.1038/s41598-018-31974-6
14. Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A. Extreme negative temperatures and body mass loss in the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae). *Dokl. Biol. Sci*. 2016a. Vol. 468. No. 1. P. 137–141. https://doi.org/10.1134/S001249661603011X
15. Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A. The Japanese tree frog (*Hyla japonica*), one of the most cold-resistant species of amphibians. *Dokl. Biol. Sci*. 2016b. Vol. 471. No. 1. P. 276–279. https://doi.org/10.1134/S0012496616060065
16. Bickler P.E., Buck L.T. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability. *Annu. Rev. Physiol*. 2007. Vol. 69. P. 145–170. https://doi.org/10.1146/ annurev.physiol.69.031905.162529
17. Bleibtreu M. Weitere Untersuchungen uber das Verhalten des Glykogens im Eierstock der *Rana fusca*. *Pflügers Arch*. 1911. Vol. 141. No. 4. P. 328–342. https://doi.org/10.1007/BF01689701
18. Bradford D.F. Winterkill oxygen relations and energy metabolism of a submerged dormant amphibian, *Rana muscosa*. *Ecology.* 1983. Vol. 64. P. 1171–1183. https://doi.org/10.1002/etc.425
19. Bradford D.F. Water and osmotic balance in overwintering tadpoles and frogs, *Rana muscosa*. *Physiol. Zool*. 1984. Vol. 57. No. 4. P. 474–480. https://doi.org/10.1086/physzool.57.4.30163349
20. Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Berman D.I. et al. Resistance of the Iranian long-legged wood frog (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) (Amphibia, Anura) to negative temperatures on land and to hypoxia in water during overwintering. *Herpetol. Notes.* 2020. Vol. 13. P. 1079–1086. https://doi.org/10.5281/zenodo.4009611
21. Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Berman D.I. Pallas' spadefoot *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia) tolerates extreme hypoxia. *Eur. Zool. J.* 2023. Vol. 90. No. 1. P. 431–442. https://doi.org/10.1080/11250003.2023.2157015

22. Bulakhova N., Shishikina K. Pre-hibernation energy reserves and their consumption during freezing in the moor frog *Rana arvalis* in Siberia. *Eur. Zool. J*. 2022. Vol. 89. No. 1. P. 556–567. https://doi.org/10.1080/24750263.2022.2060357
23. Byrne J.J., White R J. Cyclic changes in liver and muscle glycogen tissue lipid and blood glucose in a naturally occurring population of *Rana catesbeiana*. *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol*. 1975. Vol. 50. No. 4. P. 709–715. https://doi.org/10.1016/0300-9629(75)90133-4
24. Canal J., Delattre J., Girard M.L. Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux du serum: description d'une methode nephelemetrique. Part 1. Technique manuelle. *Ann. Biol. Clin*. 1972. Vol. 30. P. 325–332. https://doi.org/10.1186/1287-0071-30-4-325
25. Chen W., Guan T., Ren L. et al. Prehibernation energy storage in Heilongjiang brown frogs (*Rana amurensis*) from five populations in North China. *Asian Herpetol. Res*. 2015. Vol. 6. P. 45–50. https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.140036
26. Chen W., Wang X., Fan X. Do anurans living in higher altitudes have higher prehibernation energy storage? Investigations from a high-altitude frog. *Herpetol. J*. 2013. Vol. 23. No.1. P. 45–49. https://doi.org/10.33256/thj.23.1.45-49
27. Christiansen J., Penney D. Anaerobic glycolysis and lactic acid accumulation in cold submerged *Rana pipiens*. *J. Comp. Physiol*. 1973. Vol. 87. No. 3. P. 237–245. https://doi.org/10.1007/BF00696044
28. Churchill T.A., Storey K.B. Metabolic effects of dehydration on an aquatic frog, *Rana pipiens*. *J. Exp. Biol*. 1995. Vol. 198. No. 1. P. 147–154. https://doi.org/10.1242/jeb.198.1.147
29. Costanzo J.P., do Amaral M.C.F., Rosendale A.J. et al. Hibernation physiology, freezing adaptation and extreme freeze tolerance in a northern population of the wood frog. *J. Exp. Biol*. 2013. Vol. 216. No. 18. P. 3461– 3473. https://doi.org/10.1242/jeb.089342
30. Costanzo J.P., Lee Jr R.E. Cryoprotection by urea in a terrestrially hibernating frog. *J. Exp. Biol*. 2005. Vol. 208. No. 21. P. 4079–4089. https://doi.org/10.1242/jeb.208.21.4079
31. Costanzo J.P., Lee Jr R.E. Avoidance and tolerance of freezing in ectothermic vertebrates. *J. Exp. Biol*. 2013. Vol. 216. No. 11. P. 1961–1967. https://doi.org/10.1242/jeb.070268
32. Costanzo J.P., do Amaral M.C.F., Rosendale A.J. et al. Seasonality of freeze tolerance in a Subarctic population of the wood frog, *Rana sylvatica*. *Int. J. Zool*. 2014. 750153. https://doi.org/10.1155/2014/750153
33. Costanzo J.P., Reynolds A.M., do Amaral M.C.F. et al. Cryoprotectants and extreme freeze tolerance in a Subarctic population of the wood frog. *PLoS One*. 2015. Vol. 10. No. 2. e0117234. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117234
34. de Amaral M., Carvajalino-Fernández J.M., Nicieza A.G. et al. Urea and glucose modulation during freezing exposure in three temperate frogs reveals specific targets in relation to climate. *J. Therm. Biol*. 2024. Vol. 121. 103854. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103854
35. do Amaral M.C.F., Lee Jr R.E., Costanzo J.P. Enzymatic regulation of glycogenolysis in a Subarctic population of the wood frog: implications for extreme freeze tolerance. *PLoS One*. 2013. Vol. 8. No. 11. e79169. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079169
36. do Amaral M.C.F. *Geographical variation of freeze tolerance in the wood frog, Rana sylvatica: the role of hepatic glycogen metabolism*. Dissertation. Miami University. 2014. 85 p.
37. Donohoe P.H., West T.G., Boutilier R.G. Respiratory, metabolic and acid-base correlates of aerobic metabolic rate reduction in overwintering frogs. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol*. 1998. Vol. 274. P. 704–710. https://doi.org/10.1152/ajpregu.1998.274.3.R704
38. Donohoe P.H., Boutilier R.G. The protective effects of metabolic rate depression in hypoxic cold submerged frogs. *Respir. Physiol*. 1998. Vol. 111. No. 3. P. 325–336. https://doi.org/10.1016/S0034-5687(98)00083-8
39. Donohoe P.H., Boutilier R.G. The use of extracellular lactate as an oxidative substrate in the oxygen-limited frog. *Respir. Physiol*. 1999. Vol. 116. No. 2–3. P. 171–179. https://doi.org/10.1016/S0034-5687(99)00036-5
40. Elmberg J. Ovarian cyclicity and fecundity in boreal common frogs *Rana temporaria* L. along a climatic gradient. *Funct. Ecol*. 1991. No. 5. P. 340–350. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.1991.tb00190.x
41. Feder M.E., Burggren W.W. *Environmental physiology of the amphibians*. University of Chicago Press. Chicago. 1992. 646 p.
42. Feng Z., Wang Y., Liu H. et al. Changes on relative fatness and some viscera of *Rana plancyi plancyi* before and after hibernation. *Sichuan J. Zool*. 2003. Vol. 22. No. 1. P. 29–30.
43. Fitch K.L., Merrick A.W. The glycogen content of ovarian, body cavity, and uterine eggs of the frog, *Rana pipiens*. *Exp. Cell Res*. 1958. Vol. 14. No. 3. P. 644–646. https://doi.org/10.1016/0014-4827(58)90176-9
44. Higgins S.A., Swanson D.L. Urea is not a universal cryoprotectant among hibernating anurans: evidence from the freeze-tolerant boreal chorus frog (*Pseudacris maculata*). *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol*. 2013. Vol. 164. No. 2. P. 344–350. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.11.002
45. Iela L., Milone M., Filomena M. et al. Role of lipids in the physiology of the testis of *Rana esculenta*: Annual changes in the lipid and protein content of the liver, fat body, testis and plasma. *Ital. Jour. Zool*. 1979. Vol. 46. No. 1–2. P. 11–16. https://doi.org/10.1080/11250007909440272

46. Kato K. Über das Verhalten des Glykogenes im Eierstocke der Frösche zu den verschiedenen Jahreszeiten. *Pflug. Arch. Eur. J. Physiol*. 1910. Vol. 132. P. 545–579. https://doi.org/10.1007/BF01683638
47. Koskela P., Pasanen S. The reproductive biology of the female Common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland. *Aquilo. Zool*. 1975. Vol. 16. P. 1–12.
48. Lee R.E., Costanzo J.P. Biological ice nucleation and ice distribution in cold-hardy ectothermic animals. *Annu. Rev. Physiol*. 1998. Vol. 60. P. 55–72. https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.60.1.55
49. Loumbourdis N.S., Kyriakopoulou-Sklavounou P. Reproductive and lipid cycles in the male frog *Rana ridibunda* in northern Greece. *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1991. Vol. 99. P. 577–583. https://doi.org/10.1016/0300-9629(91)90133-w
50. Ludwig G., Sinsch U., Pelster B. Behavioural adaptations of *Rana temporaria* to cold climates. *J. Therm. Biol*. 2015. Vol. 49. P. 82–90. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.02.004
51. Mizell S. Seasonal changes in energy reserves in the common frog, *Rana pipiens*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 1965. Vol. 66. No. 2. P. 251–258. https://doi.org/10.1002/jcp.1030660212
52. Niu Y., Wang J., Men S. et al. Urea and plasma ice-nucleating proteins promoted the modest freeze tolerance in Pleske's high altitude frog *Nanorana pleskei*. *J. Comp. Physiol. B*. 2018. Vol. 188. P. 599–610. https://doi.org/10.1007/s00360-018-1159-0
53. Niu Y., Cao W., Storey K.B. et al. Metabolic characteristics of overwintering by the high altitude dwelling Xizang plateau frog, *Nanorana parkeri*. *J. Comp. Physiol. B*. 2020. Vol. 190. P. 433–444. https://doi.org/10.1007/s00360-020-01275-4
54. Niu Y., Cao W., Wang J. et al. Freeze tolerance and the underlying metabolite responses in the Xizang plateau frog, *Nanorana parkeri*. *J. Comp. Physiol. B*. 2021. Vol. 191. P. 173–184. https://doi.org/10.1007/s00360-020-01314-0
55. Pasanen S., Karhapää M. Can boreal common frog (*Rana temporaria* L.) survive in frost? *Annales Zool. Fenn*. 1997. Vol. 34. No. 4. P. 247–250. https://doi.org/10.5281/zenodo.258407
56. Pasanen S., Koskela P. Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L. in northern Finland. *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1974. Vol. 47. P. 635–654. https://doi.org/10.1016/0300-9629(74)90027-9
57. R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria. https://www.R-project.org.
58. Schlaghecke R., Blüm V. Seasonal variations in liver metabolism of the green frog *Rana esculenta* (L.). *Experientia*. 1978. Vol. 34. P. 456–458. https://doi.org/10.1007/BF01935924
59. Schmid W.D. Survival of frogs in low temperatures. *Science*. 1982. Vol. 215. P. 697–698. https://doi.org/10.1126/science.7058335
60. Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al. Metabolic response of the Siberian wood frog *Rana amurensis* to extreme hypoxia. *Sci. Rep*. 2020. Vol. 10. 14604. https://doi.org/10.1038/s41598-020-71616-4
61. Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al. Biochemical response to freezing in the Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii*. *Biology*. 2021. Vol. 10. 1172. https://doi.org/10.3390/biology10111172
62. Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al. Metabolomic analysis reveals that the moor frog *Rana arvalis* uses both glucose and glycerol as cryoprotectants. *Animals*. 2022. Vol. 12. 1286. https://doi.org/10.3390/ani12101286
63. Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al. Metabolomic profiles of Siberian wood frog *Rana amurensis* in hypoxia and upon reoxygenation. *Biochem. (Moscow)*. 2024а. Vol. 89. No. 12. P. 2133–2142. https://doi.org/10.1134/S0006297924120034
64. Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P. et al. Metabolic stability of the Pallas' spadefoot *Pelobates vespertinus* under extreme hypoxia. *J. Comp. Physiol. B*. 2024б. Vol. 194. P. 855–867. https://doi.org/10.1007/s00360-024-01584-y
65. Shekhovtsov S.V., Vorontsova Y.L., Slepneva I.A. et al. The Impact of Long-Term Hypoxia on the Antioxidant Defense System in the Siberian Frog *Rana amurensis*. *Biochem. (Moscow)*. 2024в. Vol. 89. No. 3. P. 441–450. https://doi.org/10.1134/S0006297924030052
66. Smith C.L. Seasonal changes in blood sugar, fat body, liver glycogen, and gonads in the common frog, *Rana temporaria*. *J. Exp. Biol*. 1950. Vol. 26. P. 412–429. https://doi.org/10.1242/JEB.26.4.412
67. Stewart E.R., Reese S.A., Ultsch G.R. The physiology of hibernation in Canadian leopard frogs (*Rana pipiens*) and bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Physiol. Biochem. Zool*. 2004. Vol. 77. P. 65–73. https://doi.org/10.1086/378921
68. Storey K.B., Storey J.M. Biochemical adaptation for freezing tolerance in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 1984. Vol. 155. P. 29–36. https://doi.org/10.1007/BF00688788
69. Storey K.B., Storey J.M. Freeze tolerance and intolerance as strategies of winter survival in terrestrially-hibernating amphibians. *Comp. Biochem. Physiol. A: Comp. Physiol*. 1986. Vol. 83. No. 4. P. 613–617. https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90699-7
70. Storey K.B., Storey J.M. Physiology, biochemistry, and molecular biology of vertebrate freeze tolerance: the wood frog. In: *Life in the frozen state*. Benson E., Fuller B., Lane N. (eds). CRC Press: Boca Raton. 2004. P. 243–274. https://doi.org/10.1201/9780203647073.ch7

71. Storey K.B., Storey J.M. Molecular physiology of freeze tolerance in vertebrates. *Physiol. Rev*. 2017. Vol. 97. P. 623–665. https://doi.org/10.1152/physrev.00016.2016
72. Tarkhnishvili D.N., Gokhelashvili R.K. *The Amphibians of the Caucasus. Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. Sofia - Moscow: Pensoft. 1999. Vol. 4. 239 p.
73. Tarnoky K., Nagy S. Spectrophotometric determination of glycogen with *o*-toluidine. *CCA*. 1963. Vol. 8. P. 627–628. https://doi.org/10.1016/0009-8981(63)90116-5
74. Tattersall G.J., Ultsch G.R. Physiological ecology of aquatic overwintering in ranid frogs. *Biol. Rev*. 2008. Vol. 83. P. 119–140. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00035.x
75. Ultsch G.R., Reese S.A., Stewart E.R. Physiology of hibernation in *Rana pipiens*: metabolic rate, critical oxygen tension, and the effects of hypoxia on several plasma variables. *J. Exp. Zool*. 2004. Vol. 301A. P. 169–176. https://doi.org/10.1002/jez.a.20014
76. Voituron Y., Barré H., Ramløv H. et al. Freeze tolerance evolution among anurans: Frequency and timing of appearance. *Cryobiology*. 2009. Vol. 58. P. 241–247. https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2009.01.001
77. Voituron Y., Joly P., Eugène M. et al. Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol*. 2005. Vol. 288. P. 1563–1570. https://doi.org/10.1152/ajpregu.00711.2004
78. Wertheimer E. Stoffwechselregulationen: XI. Mitteilung. Über die Sonderstellung der Eizelle im Stoffverbrauch. *Pflügers Arch*. 1929. Vol. 221. No. 1. P. 119–138. https://doi.org/10.1007/BF01793969
79. Xiao X., Zheng D., Yang C. et al. Survival and metabolic responses to freezing temperature in the northeast forest frog *Rana dybowskii*. *Asiat. Herpetol. Res*. 2008. Vol. 11. P. 147–152. https://doi.org/10.5301/ahr.2008.11.147
80. Yoldas T., Erismis U.C. Response of Anatolian mountain frogs (*Rana macrocnemis* and *Rana holtzi*) to freezing, anoxia, and dehydration: Glucose as a cryoprotectant. *Cryobiology*. 2021. Vol. 98. P. 96–102. https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2020.11.019
81. Zamachowski W. Changes in the weight of the body of the common frog *Rana temporaria* L. during the period of hibernation. *Acta Biol. Cracov. Serv. Zool*. 1966. Vol. 9. P. 199–206.

Сведения об авторах

Булахова Нина Антоновна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: sigma44@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-3000-6476

Шишикина Ксения Игоревна – младший научный сотрудник, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: korotkova.kseniya@bk.ru
https://orcid.org/0000-0002-6538-7766

About the authors

Nina A. Bulakhova – PhD in Biology, Leading Researcher, Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russian Federation
e-mail: sigma44@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-3000-6476

Ksenia I. Shishikina – Junior Researcher, Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russian Federation
e-mail: korotkova.kseniya@bk.ru
https://orcid.org/0000-0002-6538-7766

Поступила в редакцию 29.05.2026
После доработки 10.06.2026
Принята к публикации 17.06.2026

Received May 29, 2026
Revised June 10, 2026
Accepted June 17, 2026

УДК 598.132.4:591.9
DOI: 10.7868/S3034545626090037 Оригинальная статья

К репродуктивной характеристике средиземноморской черепахи (*Testudo graeca*, Testudinidae, Reptilia) на Северо-Востоке Кавказа (Дагестан, Россия)

У.А. Гичиханова[1,2,*], Л.Ф. Мазанаева[1]

[1]*Дагестанский государственный университет, Махачкала, Российская Федерация*
[2]*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация*
**e-mail: uzlipat92@mail.ru*

Аннотация. Представлены данные по репродуктивной биологии *Testudo graeca* в Дагестане. Исследования проведены в природных условиях. Длина панциря и масса половозрелых самок (n = 41) и самцов (n = 23) соответственно равна 214.17 ± 13.8 и 188.70 ± 11.8 мм, 2116.46 ± 28.49 и 1457.45 ± 26.64 г. Описано репродуктивное поведение, в том числе аномальное. Определены сроки спаривания, включая массовые. После периода спаривания получены кладки 19 самок в вольере, расположенном в пределах биотопа. Самки были взвешены и помечены, а после откладки яиц (гнездования) выпущены в природные условия. Описаны рытье гнездовой камеры и процесс откладки яиц. Число яиц в кладках варьирует от 6 до 8. Длина яиц 36.6–39.3 мм, ширина – 32.4–35.4 мм, вес – 23.4–25.3 г. Выявлена положительная корреляция массы тела самок с количеством и размером яиц в кладках. Самки делают кладки в мае и июне. Инкубация яиц длится от 85 до 95 дней. Вылупление из яиц черепашат происходит в конце августа и начале сентября. До весны следующего года сеголетки неактивны – не покидают гнездовые камеры или находятся возле них. Приведены сведения о вылуплении из яйца аномальной бицефальной особи.

Ключевые слова: *Testudo graeca*, Дагестан, сезонная активность, половой диморфизм, размножение, репродуктивное поведение, спаривание, кладка, яйца, инкубация, вылупление

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

Соблюдение этических стандартов. Исследование проводилось в соответствии с «Международными рекомендациями (этический кодекс) по проведению медико-биологических исследований с использованием животных», разработанным и опубликованным в 1985 году Советом международных научных организаций и «Европейской конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях» от 18 марта 1986 г. Протокол Комиссии по биоэтике № 4 от 24.05.2024 г.

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

Ссылка для цитирования: *Гичиханова У.А., Мазанаева Л.Ф.* К репродуктивной характеристике средиземноморской черепахи (*Testudo graeca*, Testudinidae, Reptilia) на Северо-Востоке Кавказа (Дагестан, Россия) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 9. С. 45–55. https://doi.org/10.7868/S3034545626090037

© Гичиханова У.А., Мазанаева Л.Ф., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626090037 Original Article

Reproductive Characteristics of the Mediterranean Tortoise (*Testudo graeca*, Testudinidae, Reptilia) in the Northeast Caucasus (Dagestan, Russia)

U.A. Gichikhanova[1,2,] *, L.F. Mazanaeva[1]

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

[2]*Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg, Russian Federation*

**e-mail: uzlipat92@mail.ru*

Abstract. Data on the reproductive biology of *Testudo graeca* in Dagestan are presented. The studies were conducted under natural conditions. The carapace length and weight of sexually mature females ($n = 41$) and males ($n = 23$) were 214.17 ± 13.8 and 188.70 ± 11.8 mm, 2116.46 ± 28.49 and 1457.45 ± 26.64 g, respectively. Reproductive behavior, including abnormal behavior, is described. Mating periods, including mass mating, were determined. After the mating period, clutches of 19 females were obtained in an enclosure located within the biotope. The females were weighed and marked, then released after egg laying (nesting). The digging of the nest chamber and the egg-laying process are described. The number of eggs in a clutch varies from 6 to 8. The length of the eggs was 36.6–39.3 mm, the width was 32.4–35.4 mm, and the weight was 23.4–25.3 g. A positive correlation was found between the body weight of females and the number and size of eggs in clutches. Females lay clutches in May and June. Incubation of the eggs lasts from 85 to 95 days. Hatching of the turtles occurs in late August and early September. The young of the year are inactive until the following spring, and do not leave the nesting chambers or remain near them. Information has been provided on the hatching of an abnormal bicephalic individual from an egg.

Keywords: *Testudo graeca*, Dagestan, seasonal activity, sexual dimorphism, reproduction, reproductive behavior, mating, clutch, eggs, incubation, hatching

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

Ethics declarations. The study was conducted in accordance with the "International Guidelines (Ethical Code) for Biomedical Research Involving Animals," developed and published in 1985 by the Council for International Organizations of Science, and the "European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experimental and other Scientific Purposes" of March 18, 1986. Protocol No. 4 of the Bioethics Commission of May 24, 2024.

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

For Citation: Gichikhanova U.A., Mazanaeva L.F. Reproductive Characteristics of the Mediterranean Tortoise (*Testudo graeca*, Testudinidae, Reptilia) in the Northeast Caucasus (Dagestan, Russia). *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 9, pp. 45–55. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626090037

ВВЕДЕНИЕ

Средиземноморская черепаха (*Testudo graeca* Linnaeus, 1758) – один из наиболее распространенных и в то же время уязвимых видов палеарктических черепах со сложной и дискуссионной подвидовой структурой. Ее ареал включает Северную Африку, Юго-западную Азии, Южную Европу и Кавказ (Escoriza et al., 2022; Uetz et al., 2026). В Красном списке МСОП (IUCN Red List of Threatened Species, 1996) ей присвоена категория Vulnerable species (VU) – уязвимый вид, сокращение численности которого происходит из-за сокращения площади ареала.

На Кавказе различают от двух до четырех подвидов и все они в настоящее время являются редкими и исчезающими (Agasyan, 2010; Ahmadov, 2013; Туниев, Островских, 2017; Лотиев, 2020; Мазанаева, Гичиханова, 2020; Iskandarov, Mammadov, 2023). В первом издании Красной книги Российской Федерации (Даревский, 2001) средиземноморская черепаха была отнесена к 1 категории, как вид с неуклонно сокращающейся численностью, отдельные популяции которого находятся

© Gichikhanova U.A., Mazanaeva L.F., 2026

на грани исчезновения. Во втором издании дагестанская популяция отнесена к той же категории со статусом: находящийся под угрозой исчезновения подвид *T. g. pallasi* (Мазанаева, 2021). В связи с хозяйственным и рекреационным освоением местообитаний черепахи на каспийском побережье Дагестана в последние годы наметилась тенденция ее вымирания (Мазанаева, Гичиханова, 2018).

В пределах видового ареала *T. graeca* населяет широкий спектр биотопов: от полупустынь до горных лесов средиземноморского типа, что обусловило значительную географическую изменчивость вида, включая и изменчивость в репродуктивной биологии. Знание и понимание особенностей размножения вида в регионах критически важно для разработки эффективных мер охраны. В Дагестане размножению *T. graeca* посвящено лишь несколько публикаций середины прошлого века, в которых приводятся сведения, полученные преимущественно при вскрытии черепах (Банников, 1951; Левинсон, 1977 и др.). В данном сообщении приведены наиболее полные сведения по репродуктивной биологии вида на каспийском побережье Дагестана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был получен прижизненными методами исследования в ходе полевых исследований и наблюдений в 2005–2020 гг., проведенных в естественных местообитаниях черепахи на побережье между устьями рек Гамриозень и Уллучай, впадающих в Каспий. Климат на исследуемой территории аридный средиземноморского типа с относительно теплой зимой (+2 °С...+8°С) и жарким летом (+25°С...+30°С), со среднегодовым количеством осадков 300–350 мм. В самый жаркий месяц (июль) температура достигает 38–39°С, а в холодный (январь) – около 0°С. Растительность представлена злаково-полынными, полынно-солянковыми, сухостепными, а в поймах рек луговыми и лугово-лесными ассоциациями. В основании береговых дюн представлены заросли древесно-кустарниковой растительности (*Rubus sanguineus*, *Rosa canina*, *Pyrus salicifolia*), в низинах – сообщества ситников (*Juncus acutus*, *J. littoralis*, *J. maritimus*).

За период многолетних полевых наблюдений были определены время выхода и ухода черепах в гибернацию и эстивацию, массовых спариваний, даты первых и последних кладок, сроки инкубации яиц в природных и лабораторных условиях. Весной фиксировали даты появления особей разного пола и возраста. Пол определяли по классическим критериям, используемым у видов рода *Testudo* (Bonnet et al., 2001; El Mouden et al., 2002). У особей, проявляющих активное репродуктивное поведение, проверяли наличие вторичных половых признаков: у самцов, в отличие от самок, пластрон имеет выраженную вогнутость, надхвостовой щиток более выпуклый и хвост длиннее. Эти признаки хорошо выражены у особей размером более 100 мм (Willemsen, Hailey, 2003; Kaddour et al., 2005, 2008). Для определения размера половозрелых самок ($n = 41$) и самцов ($n = 23$) измеряли срединную длину панциря (SCL) с помощью двустороннего механического штангенциркуля ШЦ-2-160 с точностью ±0.1 мм. Массу тела определяли на электронных весах Kitchen Scale C305 до 0.01 г. Фиксировали даты первых, массовых и последних спариваний. Изучали репродуктивное поведение самок и самцов, в том числе аномальное. Наблюдали процессы спаривания и откладки яиц в разных биотопах.

После завершения периода активного спаривания были пойманы 23 самки. Самок поместили в вольер, организованный в пределах биотопа в старом фундаменте недостроенного и заброшенного строения площадью 1 га. Перед этим черепах взвесили, промерили и пометили, нанеся насечки на краевые щитки и номера краской на карапакс. В вольере самок содержали с 20 мая по 10 июня 2019 г., здесь были проведены наблюдения за рытьем гнездовых камер и откладкой яиц. Из 23 самок в этот период яйца отложили 19 особей. После чего все самки были выпущены, а их кладки выкопаны для инкубирования в лабораторных условиях. В каждой из 19 кладок подсчитали число яиц, измерили длину, ширину и массу каждого яйца, взвешивая на электронных весах марки CBL 320 H (производитель – GAS, Южная Корея) с точностью до 0.001. Яйца инкубировали в термоэлектрическом инкубаторе Exo-Terra Hagen (производитель – Hagen, Канада) при температуре 28–32°С и влажности 70%. Вылупившихся черепашек сразу же взвешивали, а затем помещали на полчаса в небольшую емкость с водой (+35°С), погружая в воду лапы и хвост до уровня юбки карапакса. Такая манипуляция приводит к быстрой регидратации, т.е. очистке от остатков яйцевого субстрата и стимуляции первой дефекации. Через 1–2 дня, после втягивания желточного мешка, черепашек помещали в террариум. При обнаружении в биотопах самок, откладывающих яйца, процесс снимали на камеру зеркального фотоаппарата Canon (производитель – Canon Inc., Япония), место кладки метили и фиксировали дату и время. Сроки инкубации яиц определяли по наличию в месте кладки скорлупы яиц. Наблюдения за ювенильными особями проводили в известных местах их вылупления, после зимовки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По нашим наблюдениям, черепахи весной появляются в первой половине апреля при дневных температурах 14–16°С. По данным Банникова (1951), они активны с первой половины марта, однако наблюдения в этой части ареала им были проведены в мае–июне, а также в августе–сентябре. Весной первыми появляются самцы, затем самки и неполовозрелые особи. В первые недели активности они интенсивно питаются. В исследуемой популяции масса тела (г) половозрелых самок (n = 41) и самцов (n = 23) соответственно равна 2116 ± 28.49 (400–3450) и 1457 ± 26.64 (700–2300), а длина панциря (мм) – 214.17 ± 13.8 (184–249) и 188.7 ± 11.8 (152–204). В этой популяции черепахи достигают половой зрелости в возрасте 12–14 лет при длине панциря 160–180 мм (Банников, 1951). Репродуктивное поведение наблюдалось на протяжении всего периода сезонной активности, за исключением самого жаркого – с июля до середины августа, когда дневные температуры поднимались выше 30°С и черепахи впадали в эстивацию. В первой половине октября при снижении дневных температур до 10–12°С черепахи впадали в гибернацию. Первые спаривания нами отмечены в конце апреля при дневных температурах 16–18°С, последние спаривания – со второй половины августа до конца сентября при дневных температурах 18–22°С. Активный процесс спаривания происходил со второй половины мая до середины июня. Весной и осенью спаривания наблюдались на протяжении светового дня, а в начале и в конце лета они смещались на утро и вечер из-за высоких дневных температур.

В период массовой репродуктивной активности самцы в течение дня ищут и преследуют самок, что приводит к удлинению их суточной активности. Успех и продолжительность спаривания зависят от активности самцов и особенностей биотопа (наличия в нем убежищ). Довольно часто самку преследуют несколько самцов, которые ведут себя агрессивно: между ними происходят драки, при которых они наносят друг другу серьезные раны, кусая за конечности, шею и голову. Их турниры обычно слышны на расстоянии более 100 м. В этот период наблюдается аномальное репродуктивное поведение: самцы пытаются спариваться между собой, подобное наблюдается и у самок. По-видимому, это обусловлено всплеском гормонов.

При обычном репродуктивном поведении самцы, настигнув самку, наносят друг другу и ей удары передними краевыми щитками, пытаясь остановить самку и вытеснить соперника. Отгоняя друг друга, они поочередно спариваются с самкой. При этом она пытается убежать или скрыться в убежище. Самец, обнаружив самку в убежище, ударяет передними краевыми щитками о задний свод ее карапакса и хватает за конечности, принуждая покинуть убежище. При этом самка пытается убежать, а самец преследует ее. При неровном рельефе местности и наличии растительности это занимает около часа, а при отсутствии препятствий – 10–15 минут. Настигнув самку, самец наносит удары передними маргинальными щитками по ее карапаксу, забегает вперед и кусает за конечности, шею и голову, для подчинения и стимулирования к спариванию. В процессе спаривания он подступает к ней со стороны каудального щитка, держась вертикально к заднему своду карапакса с небольшим уклоном вперед и вытянутой головой. Стыковке клоак способствует выемка на его пластроне и длина хвоста. В процессе спаривания самец с раскрытым ртом как бы зависает в воздухе, издавая специфические звуки. Процесс копуляции занимает около одной минуты. Продолжительность и число спариваний зависит от времени, потраченного самцом на принуждение самки. Чем быстрее он достигает самку, тем дольше продолжается период спаривания. Разные пары спариваются от 4 до 20 раз. Утром спаривания длятся по времени дольше, чем днем, что, по-видимому, связано с более высокими дневными температурами. После спаривания черепахи уходят в убежища или закапываются. Они несколько дней лежат неподвижно в укрытиях, втянув в панцирь голову и конечности, затем начинают активно питаться, и продолжительность их суточной активности увеличивается.

По нашим наблюдениям, у самок нет миграции, связанной с откладкой яиц. Передвижения происходят в пределах их биотопов. Места кладок характеризуются наличием менее плотной почвы с относительной освещенностью (солнцем). Перед кладкой самка роет задними конечностями гнездовую камеру, отбрасывая поочередно в стороны землю в две кучки. Глубина такой камеры 10–22 см в зависимости от плотности почвы и длины конечностей самки. Кладки в плотной почве залегают более поверхностно, а в песчаной – глубже. При рытье гнездовой камеры самка время от времени проверяет ее глубину, погружая заднюю конечность. В нижней части гнездовая камера расширена, дно выпуклое с углублением по окружности. Процесс рытья в песчаной почве занимает 20–25 мин, а в плотной почве – около двух часов. Завершив рытье, самка несколько минут неподвижно лежит, свесив задние конечности в гнездовую камеру, затем начинает откладывать яйца. Поочередно появляясь в клоаке, яйца мягко соскальзывают по слегка согнутым конечностям самки в углубление, образованное по краю гнездовой камеры, при этом выделяется небольшое количество слизистого секрета. Самка последовательно



Рис. 1. Откладка яиц самкой на Каспийском побережье Дагестана, окр. пос. Зеленоморск Карабудахкентского района, 12.06.2008 г., фото Л.Ф. Мазанаевой

Fig. 1. A female laying eggs on the Caspian coast of Dagestan, near the village of Zelenomorsk, Karabudakhkent district, June 12, 2008, photo by L.F. Mazanaeva

Таблица 1. Характеристики самок *T. graeca* и их кладок на Каспийском побережье Дагестана

Table 1. Characteristics of *T. graeca* females and their clutches on the Caspian coast of Dagestan

n (колич. самок)	Характеристики самок		Число исследованных кладок	Число яиц в кладке	Характеристика яиц		
	SCL, мм	вес, г			вес, г	длина, мм	ширина, мм
3	244.5 ± 11.5	3045 ± 18	3	8	25.3 ± 5.2	39.2 ± 7.8	35.2 ± 6.4
3	212.4 ± 16.3	2139.5 ± 38	3	7	23.3 ± 4.8	38.5 ± 6.9	34.4 ± 6.1
13	198.7 ± 14.7	1813.5 ± 21	13	6	21.4 ± 3.8	36.6 ± 5.1	32.2 ± 4.2

Примечание. SCL – длина карапакса по прямой линии.

Note. SCL – straight line carapace length.

укладывает яйца в углубление, при этом между яйцами находится почва, которая защищает кладку от повреждений. Откладка яиц занимает 20–30 минут, а иногда и больше – до 2 часов. Яйца в период откладки имеют мягкую скорлупу. Между откладкой каждого последующего яйца проходит не более 1–2 мин. После завершения откладки самка некоторое время лежит неподвижно, затем задними конечностями засыпает кладку землей, после чего топчется на месте гнездовой камеры, утрамбовывая почву (рис. 1).

Обнаружить место кладки, не имеющей соответствующей метки, практически невозможно. Полученные данные по характеристике самок, их кладок и яиц представлены в табл. 1.

По нашим данным, инкубация яиц в террариуме длилась 85–95 дней, в природных гнездах в среднем 80–90 дней с момента откладки яиц

до обнаружения скорлупы. Вылупление черепашек происходит в конце августа и в начале сентября. Вылупившиеся особи, как правило, не выходят на поверхность, оставаясь в гнездовых камерах под землей или возле них до весны следующего года. У вылупившихся в террариуме черепашек длина панциря составляет в среднем 40 мм (35–45). При этом панцири у них округлые, напоминают форму яйца; карапакс и пластрон имеют одинаковую длину и ширину. Окраска панциря светло-желтая, темное пятно имеется лишь на пластроне в области желточного мешка. Расправление панциря, рассасывание желточного мешка и втягивание его остатков происходило в течение 3–4 часов после вылупления. В первое время панцири оставались мягкими и начинали твердеть через месяц после вылупления. Примерно в эти же сроки происходит вылупление черепашек в разных частях ареала *T. graeca* (Diaz-Paniagua et al., 1996; Kruger, 2007; Jasser-Hager, Winter 2007).

Выявленные нами аномалии рогового покрова панциря у некоторых черепашек, по-видимому, связаны с факторами, воздействующими при инкубации яиц. При инкубации кладки, которая была отложена самкой 25.06.2018 г. и состояла из семи яиц, в конце сентября из одного яйца вылупились сросшиеся черепашки (бицефалия) (Гордеев и др., 2024). Для ювенильных особей, самцов и самок, характерен быстрый рост до достижения половой зрелости, после чего происходит его замедление, как и у других видов рода *Testudo* (Lagarde et al., 2001). При этом у молоди *T. graeca* по ареалу половое созревание самок задерживается и происходит в среднем в возрасте 9 ± 1, а у самцов – 7 ± 1 лет (Andreu et al., 2000; Lagarde et al., 2001). Такой оптимизированный рост молоди позволяет быстро достичь порогового размера, выше которого минимизируются риски нападения хищников.

ОБСУЖДЕНИЕ

Самки в исследованной популяции крупнее самцов, как и у всех подвидов *T. graeca* и видов рода *Testudo*, что отличает их от большинства Testudinidae (Akveran, Ayas, 2019; Makridou et al., 2019). Объясняется это тем, что у ювенильных самок и самцов наблюдается быстрый рост до момента достижения половой зрелости, после чего происходит его замедление и самцы достигают половой зрелости при меньших размерах, чем самки. При этом наблюдаются вариации в возрасте и размерах достижения половой зрелости у обоих полов. Считается, что это является результатом отбора на плодовитость, так как у крупных самок больше места для вмещения и развития яиц, чем у мелких, и это способствует увеличению их годовой плодовитости. К тому же крупные размеры самок позволяют им избежать угрозы теплового стресса в период яйцекладки, который (стресс) возникает у преобладающего большинства видов и популяций *T. graeca* в мае и июне (Gibbons et al., 1982; Wilbur, Morin, 1988; Meek, Avery, 1988; Gibbons, Lovich, 1990). Относительно меньшие размеры тела половозрелых самцов связаны с более низкой тепловой инерцией их панциря (Хозацкий, 1965; Смирнов, Хунетдинова, 1989). Это позволяет им более эффектно осуществлять поведенческую терморегуляцию весной в начале сезона их активности при относительно низких температурах, а также осуществлять максимальную активность и мобильность при поиске самок в период спаривания, что способствует их репродуктивному успеху (Berry, Shine, 1980; Gibbons, Lovich, 1990; Diaz-Paniagua et al., 1995).

Нами проведено сравнение средних размерно-весовых показателей дагестанских самок и их кладок с таковыми из популяций по ареалу *T. graeca* (Hailey, Loumbourdis, 1988; Hichami et al., 2016; Akveran, Ayaş, 2019). Согласно нашим данным, дагестанские самки имеют более крупные размеры и отличаются бóльшим числом яиц в кладке и их более крупными размерами. Из-за отсутствия репрезентативных данных по репродуктивной характеристике *T. graeca* нам не удалось сравнить полученные нами сведения с данными из Закавказья. Для других популяций по всей области распространения вида выявлена положительная корреляция между размером самок, их кладок и параметрами яиц (Andreu, Villamor, 1986; Diaz-Paniagua et al., 1996), а также у других видов *Testudo* по ареалу (Swingland, Stubbs, 1985; Hailey, Loumbourdis, 1988). Исключением является загросская популяция из западного Ирана, в которой спаривания происходят на протяжении всего летнего периода, черепахи имеют значительно меньшие размеры, при этом масса яиц и их промеры превосходят таковые из других популяций по ареалу. Эти данные получены авторами по одной кладке. Для этой горной популяции характерны самые мелкие особи и их сезонная активность минимальная из-за природно-климатических условий региона (более высокие температуры и незначительное количество осадков). Здесь также было отмечено аномальное брачное поведение самцов (Sadeghi, Torki, 2012).

Полученные нами сведения по срокам откладки яиц и по количеству кладок у самки не совсем согласуются с данными Банникова (1951), который проводил свои исследования в этой же популяции. По его данным при вскрытии самок в мае и в первой половине июня у них были выражены три генерации яиц, которые находились на различных стадиях развития. Яйца первой генерации в мае были готовы к откладке, второй и третьей генераций находились на разных стадиях созревания и должны были быть

отложены в конце июня и в июле. По нашим же многолетним наблюдениям, в июле и в начале августа в этих биотопах наблюдаются высокие дневные температуры (до +35–40°C) и черепахи впадают в эстивацию. Весной и летом 2007 г. из-за экстремальной засухи не было вегетации и черепахи не размножались, подобное наблюдалось на юго-западе Испании (Díaz-Paniagua et al., 2006). Первые кладки самок в полевых условиях были нами отмечены в начале мая, последние – в конце июня. Период яйцекладки начинался преимущественно во второй половине мая и продолжался до середины июня. Эти кладки, по-видимому, являются результатом весенне-летнего и осеннего спаривания предыдущего года. Во второй половине августа Банников при вскрытии самок отмечал начальные стадии развития очередных трех генераций яиц, представляющих, по его мнению, три кладки следующего года. В конце сентября яйца первой генерации достигли двух третей (около 70%) своего размера. Таким образом, у самок на протяжении всего сезона активности происходит развитие и созревание яиц последующих кладок. При вскрытии самцов Банников же отмечал три периода увеличения семенников, которые в целом соответствуют периодам спаривания: в апреле–мае, первой половине июня и в сентябре. Эти данные согласуются с нашими данными и свидетельствуют об уходе самок в гибернацию с оплодотворенными яйцами.

По полученным нами в полевых условиях данным основной период яйцекладки самок приходится на вторую половину мая и первую половину июня, реже кладки наблюдались в начале мая и во второй половине июня в зависимости от погодных условий года. У нас нет сведений по числу кладок у одной самки, но учитывая литературные данные по срокам гнездования и числу кладок в других популяциях, можно предположить, что самки на каспийском побережье Дагестана успевают за сезон гнездования отложить лишь две кладки: первую – в мае, вторую – в июне. По-видимому, эти кладки происходят от весенне-летнего и осеннего спаривания предыдущего года. Согласно литературным данным, температура инкубации в значительной степени влияет на развитие эмбриона и скорость их роста, тем самым обусловливая продолжительность инкубационного периода. При повышении температуры окружающей среды оплодотворенные яйцеклетки переходят в состояние эмбриональной диапаузы, восстанавливая свое развитие при возникновении оптимальных условий среды обитания (Gutzke et al., 1987; Packard, Packard, 1988; Deeming, Ferguson, 1991). При высокой плотности в популяциях черепахи спариваются на протяжении периода их активности, что приводит к развитию у самок фолликулов на протяжении всего года. Осенние спаривания могут быть также связаны с консервацией спермы на случай неблагоприятной весны. Фактор, инициирующий и поддерживающий задержку развития, – гипоксия. Развитие задержанных эмбрионов запускается нормоксией. Низкое парциальное давление кислорода в яйцеводах черепахи и секрет, вырабатываемый яйцеводом, замедляет диффузию кислорода (Rafferty et al., 2013). Таким образом, способность изменять темпы развития в зависимости от сезона времени и места откладки яиц в сочетании с эмбриональной диапаузой дает возможность черепахам регулировать продолжительность периодов развития зародышей (Fordham et al., 2006). При этом сроки развития эмбрионов в яйце зависят от температурных условий гнездовых камер и от времени откладки яиц самкой (Diaz-Paniagua et al., 2006). В средиземноморской и в восточной частях ареала самки *T. graeca* откладывают яйца с апреля до конца июня с интервалом между кладками 20–30 дней. Самки за репродуктивный сезон делают до трех кладок. Эмбриональное развитие (инкубация яиц) длится от 65 до 110 дней в зависимости от температурных условий в биотопах. Высокие дневные температуры ускоряют развитие, а перегрев выше +35°C губителен для кладок. Низкие ночные температуры замедляют эмбриональное развитие. Вылупившиеся в конце августа – в сентябре черепашки ведут скрытный образ жизни до весны следующего года (Díaz-Paniagua et al., 2006; Sadeghi, Torki, 2012; Hailey, Loumbourdis, 1988; Kaddour et al., 2008; Hichami et al., 2016; Akveran, Ayaş, 2019**).**

Согласно исследованиям Банникова (1951), проведенным на каспийском побережье Дагестана, черепахи делают три кладки за период активности, последняя из которых приходится на июль. По нашим более чем 30-летним наблюдениям, в июле из-за высоких температур черепахи впадают в эстивацию и их активность восстанавливается лишь к середине августа. Учитывая продолжительность их сезонной активности и полученные нами данные по срокам кладок, они успевают сделать две кладки. Полученные нами данные по числу кладок согласуются с таковыми из средиземноморской части ареала вида. По-видимому, это связано со сходными природно-климатическими условиями каспийского побережья Дагестана, являющегося ксерофильным рефугиумом средиземноморских видов (Мазанаева, Туниев, 2012). Таким образом, мы считаем, что для самок дагестанской популяции *T. graeca* характерны две кладки. По сравнению со средиземноморскими популяциями кладки дагестанских самок отличаются относительно бóльшим числом, массой и размерами яиц. Для поддержания численности *T. graeca* в условиях нарастающей антропогенной нагрузки на каспийское побережье Дагестана крайне необходимо сохранить природные местообитания вида и поддержать численность половозрелых особей в популяциях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Банников А.Г.* Материалы к познанию биологии кавказских черепах // Известия Московского государственного педагогического института им. В.П. Потемкина. 1951. Т. 18. С. 129–167.
2. *Гордеев Д.А., Мазанаева Л.Ф., Гичиханова У.А.* Описание случаев осевой бифуркации средиземноморской черепахи – *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 по материалам полевых исследований и герпетологической коллекции ЗИН РАН // Современная герпетология. 2024. Т. 24. Вып. 1/2. С. 51–54.
3. *Даревский И.С.* Средиземноморская черепаха // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Астрель, 2001. С. 326–327.
4. *Левинсон С.В.* О биологии размножения греческой черепахи в Южном Дагестане // Четвертая всесоюзная Герпетологическая конференция. Вопросы Герпетологии. Ленинград. 1977. С. 131–132.
5. *Лотиев К.Ю.* Средиземноморская черепаха // Красная книга Чеченской Республики. Ростов-на-Дону: ООО «Южный издательский дом», 2020. С. 338–339.
6. *Мазанаева Л.Ф.* Средиземноморская черепаха Палласа *Testudo graeca pallasi* Chkhikvadze et Bakradze, 2002 // Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-ое издание. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология». 2021. С. 431–432.
7. *Мазанаева Л.Ф., Гичиханова У.А.* 2018. О сокращении ареала и численности средиземноморской черепахи (*Testudo graeca* Linnaeus, 1758) (Testudinidae, Reptilia) на Приморской низменности Дагестана и проблемы её охраны // Современная герпетология. 2018. Т. 18. Вып. 3/4. С. 135–145.
8. *Мазанаева Л.Ф., Гичиханова У.А.* Черепаха Палласа *Testudo graeca pallasi* (Chkhikvadze et Bakradze, 2002) // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М.А. 2020. С. 475–477.
9. *Мазанаева Л.Ф., Туниев Б.С.* Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Современная герпетология. 2012. Т. 11. Вып. 1/2. С. 55–76.
10. *Смирнов П.К., Хуснетдинова Р.М.* Некоторые термобиологические особенности панциря черепах // Вопросы герпетологии (Седьмая всесоюзная герпетологическая конференция. Авторефераты докладов, Киев, 26-29 сентября 1989). 1989. С. 288–289.
11. *Туниев Б.С., Островских С.В.* Черепаха Никольского (Средиземноморская черепаха) *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 // Красная книга Краснодарского края. Животные. Изд. 3-е. Краснодар. 2017. С. 487–488.
12. *Хозацкий Л.И.* Некоторые особенности теплообмена черепах // В кн.: Герпетология. Ташкент, «Наука» Узбекской ССР. 1965. С. 36–39.
13. *Agasyan L.A. Testudo graeca armeniaca*. Red Data Book of Armenia. 2010.
14. *Ahmadov S.B. Testudo graeca* Linnaeus, 1758. Red Book of the Republic of Azerbaijan. Bakı, 2013. P. 232–233.
15. *Akveran G.A., Ayas Z.* Egg characteristics of a Spur-thighed Tortoise, *Testudo graeca*, Linnaeus, 1758 population in Cappadocia, Central Anatolia // Herpetology Notes. 2019. V. 12. P. 667–673.
16. *Andreu A.C., Díaz-Paniagua C., Keller C.* La tortuga mora (*Testudo graeca* L.) en Doñana. Asociación Herpetológica Española, Monografias de Herpetologia, 5. 2000.
17. *Andreu A.C., Villamor M.C.* Reproduction of *Testudo g. graeca* in Doñana, SW Spain. in: Z. Rozek (ed.), Studies of Herpetology. Charles University, Prague. 1986. P. 589–592
18. *Berry J.F., Shine R.* Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). Oecologia, 44, 1980. P. 185–191.
19. *Bonnet X., Lagarde F., Henen B.T. et al.*. Sexual dimorphism in steppe tortoises: influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. Biol. J. Linn. Soc., 72, 2001. 357–372.
20. *Deeming D.C., Ferguson M.W.J.* Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds. In: Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. 1991. P. 147–171.
21. *Díaz-Paniagua C., Andreu A.C., Keller C.* Effects of temperature on hatching success in field incubating nests of spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*. Herpetological Journal, Vol. 16. 2006. P. 249–257.
22. *Díaz-Paniuagua C., Keller C., Andreu A.C.* Clutch frequency, egg and clutch characteristics, and nesting activity of spur-thighed tortoises, *Testudo g. graeca*, in south-western Spain // Can. J. Zool. 1996. 74, P. 560–564.
23. *Díaz-Paniuagua C., Keller C., Andreu A.C.* Annual variation of activity and daily distances moved in adult Spur-thighed Tortoises, *Testudo g. graeca*, in south-western Spain // Herpetologica, 51. 1995. P. 225–233.
24. *El Mouden E.H., Slimani T., Ben Kaddour K.* Croissance et dimorphisme sexuel chez la Tortue mauresque (*Testudo g. graeca* L. 1758) // Chelonii, 3. 2002. P. 325–330.
25. *Escoriza D., Díaz-Paniagua C., Andreu A., Ben Hassine J. Testudo graeca* Linnaeus 1758 (Western Subspecies Clade: *Testudo g. graeca*, *T. graeca cyrenaica*, *T. graeca marokkensis*, *T. graeca nabeulensis*, *T. graeca whitei*) – Mediterranean Spur–thighed Tortoise, Moorish Tortoise, Libyan Tortoise, Moroccan Tortoise, Tunisian Tortoise, Souss Valley Tortoise. In: Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., van Dijk, P.P., Stanford, C.B., Goode, E.V., Buhlmann, K.A., and Mittermeier, R.A. (Eds.). Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of

the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs 5(16). 2022. P. 117–118. www.iucn–tftsg.org/cbftt/
26. *Fordham D., Georges A., Corey B.* Compensation for inundation-induced embryonic diapause in a freshwater turtle: achieving predictability in the face of environmental stochasticity // Issue Functional Ecology. V. 20. Issue 4. 2006. P. 670–677.
27. *Gibbons J.W., Greene J.L., Patterson K.K.* Variation in reproductive patterns of freshwater turtles // Herpetologica, 35.: 1982. P. 86–89.
28. *Gibbons J.W., Lovich J.E.* Sexual dimorphism in turtles with emphasis of the slider turtle (*Trachemys scripta*). Herpetol. Monogr., 4. 1990. P. 1–29.
29. *Gutzke W.N., Packard G.C., Packard M.J., Boardman T.J.* Influence of the hydric and thermal environment on eggs and hatchlings of painted turtles (*Chrysemys picta*). Herpetologica 43. 1987. P. 393–404.
30. *Hailey A., Loumbourdis N.S.* Egg size and shape, clutch dynamics and reproductive effort in European tortoises // Can. J. Zool., 66. 1988. P. 1527–1536.
31. *Hichami N., Znari M., Naimi M., Namous S.* Clutch, egg and hatchling characteristics in the Souss Valley tortoises, *Testudo graeca soussensis* Pieh, 2001 (Testudines: Testudinidae) from an arid steppe-land of west-central Morocco // African Journal of Herpetology. 65 (1). 2016. P. 21–32. https://doi.org/10.1080/21564574.2015.1136701
32. *Iskandarov T., Mammadov A.F.* Azərbaycan respublikasinin "qirmizi kitab"inin redaksiya heyəti. Bakı, 2023. P. 124.
33. *Jasser-Hager I., Winter A.* Results of the tortoise incubation project for 2002 through 2007. Radiata 16. 2007. P. 2–41.
34. *Kaddour K.B., El Mouden E.H et al.* Dimorphisme sexuel et cine´tique de croissance et de maturation chez *Testudo graeca graeca*, dans les Jbilets Centrales, Maroc. Revue d'e´cologie (la Terre et la Vie). 2005. 60 (3): 265–278.
35. *Kaddour K.B., Mouden E.H.E., Slimani T. et al.* Sexual dimorphism in the Greek tortoise: a test of the body shape hypothesis. Chelonian Conservation and Biology 7. 2008. P. 21–27.
36. *Kruger E.* Near-natural incubation of *Testudo graeca soussensis* Pieh, 2000, eggs. Radiata 16 (3). 2007. 42–48.
37. *Lagard, F., Bonnet X., Henen B.T. et al.* Sexual size dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldi*): growth, maturity and individual variation // Can. J. Zool., 79. 2001. P. 1433–1441.
38. *Makridou K.N., Thoma C.T., Bakaloudis D.E., Vlachos C.G.* Sexual dimorphism of *Testudo* tortoises from anunstudied population in northeast Greece. Herpetology Notes, 12. 2019. P. 229–233.
39. *Meek R., Avery R.A.* Thermoregulation in chelonians // Herpetol. J., 1. 1988. P. 253–259.
40. *Packard G.C., Packard M.J.* The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. In Biology of the Reptilia. Vol. 16. Edited by C. Gans and R.B Huey. Alan R. Liss, Inc. New York. 1988. P. 523–605.
41. *Rafferty A.R., Evans R.G.T., Franciscus S., Richard D.R.* Limited oxygen availability in utero may constrain the evolution of live birth in reptiles // The Amer. Natur. V. 181. № 2. 2013. P. 245–253.
42. *Sadeghi R., Torki F.* Notes on reproduction and conservation of *Testudo graeca ibera* Pallas 1814 (Reptilia: Testudinidae) in Zagros, western Iran. Amphibian and Reptile Conservation 5. 2012. P. 98–104.
43. *Swingland I.R., Stubbs D.* Ecology of Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): Reproduction // J. Zool. Lond., 205. 1985. P. 595–610.
44. Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group. *Testudo graeca*. The IUCN Red List of Threatened Species 1996: e.T21646A9305693. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T21646A9305693.en
45. *Uetz P., Freed P, Aguilar R., Hosek J.* The Reptile Database. 2026. http://www.reptile-database.org
46. *Wilbur H.M., Morin P.J.* Life history evolution in turtles. Pp.387-437, in: Biology of the reptilia. Vol 16. Ecology B. Academic Press, New York, 1988.
47. *Willemsen R.E., Hailey A.A.* "Sexual dimorphism of body size and shell shape in European tortoises," J. Zool. Lond., 260, 2003. P. 353–365.

REFERENCE

1. Bannikov A.G. Materials for understanding the biology of Caucasian turtles // Bulletin of the Moscow State Pedagogical Institute named after V.P. Potemkin. 1951. Vol. 18. P. 129–167.
2. Gordeev D.A., Mazanaeva L.F., Gichikhanova U.A. Description of cases of axial bifurcation of the Mediterranean tortoise – *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 based on field studies and the herpetological collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences // Modern Herpetology. 2024. Vol. 24. Issue 1/2. P. 51–54.
3. Darevsky I.S. Mediterranean tortoise // Red Data Book of the Russian Federation. Animals. Moscow: Astrel, 2001. P. 326–327.
4. Levinson S.V. On the reproduction biology of the Greek tortoise in Southern Dagestan // Fourth All-Union Herpetological Conference. Issues of Herpetology. Leningrad. 1977. P. 131–132.
5. Lotiev K.Yu. Mediterranean tortoise // Red Data Book of the Chechen Republic. Rostov-on-Don: Southern Publishing House, 2020. P. 338–339.
6. Mazanaeva L.F. *Testudo graeca pallasi* Chkhikvadze et Bakradze, 2002 // Red Data Book of the Russian Federation, volume "Animals". 2nd edition. Moscow: FGBU "VNII Ecology". 2021. P. 431–432.

7. Mazanaeva L.F., Gichikhanova U.A. On the reduction of the range and population of the spur-thighed tortoise (Testudo graeca Linnaeus, 1758) (Testudinidae, Reptilia) in the Primorskaya Lowland of Dagestan and problems of its protection // Modern Herpetology. 2018. Vol. 18. Issue 3/4. P. 135–145.
8. Mazanaeva L.F., Gichikhanova U.A. *Testudo graeca pallasi* (Chkhikvadze et Bakradze, 2002) // Red Book of the Republic of Dagestan. Makhachkala: Printing House of IP Dzhamaludinov M.A. 2020. P. 475–477.
9. Mazanaeva L.F., Tuniyev B.S. Zoogeographical analysis of the herpetofauna of Dagestan // Modern herpetology. 2012. Vol. 11. Issue 1/2. P. 55–76.
10. Smirnov P.K., Khusnetdinova R.M. Some thermobiological features of the turtle shell // Questions of herpetology (Seventh All-Union Herpetological Conference. Abstracts of reports, Kyiv, September 26-29, 1989). 1989. P. 288–289.
11. Tuniyev B.S., Ostrovskikh S.V. *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 // Red Data Book of Krasnodar Krai. Animals. 3rd ed. Krasnodar. 2017. P. 487–488.
12. Khozatsky L.I. Some features of heat exchange in turtles // In the book: Herpetology. Tashkent, "Science" of the Uzbek SSR. 1965. P. 36–39.
13. Agasyan L.A. *Testudo graeca armeniaca*. Red Data Book of Armenia. 2010.
14. Ahmadov S.B. *Testudo graeca* Linnaeus, 1758. Red Book of the Republic of Azerbaijan. Bakı, 2013. P. 232–233.
15. Akveran G.A., Ayas Z. Egg characteristics of a Spur-thighed Tortoise, *Testudo graeca*, Linnaeus, 1758 population in Cappadocia, Central Anatolia // Herpetology Notes. 2019. V. 12. P. 667–673.
16. Andreu A.C., Díaz-Paniagua C., Keller C. La tortuga mora (*Testudo graeca* L.) en Doñana. Asociación Herpetológica Española, Monografias de Herpetologia, 5. 2000.
17. Andreu A.C., Villamor M.C. Reproduction of *Testudo g. graeca* in Doñana, SW Spain. in: Z. Rozek (ed.), Studies of Herpetology. Charles University, Prague. 1986. P. 589–592.
18. Berry J.F., Shine R. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). Oecologia, 44, 1980. P. 185–191.
19. Bonnet X., Lagarde F., Henen B.T. et al. Sexual dimorphism in steppe tortoises: influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. Biol. J. Linn. Soc., 72, 2001. 357–372.
20. Deeming D.C., Ferguson M.W.J. Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds. In: Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. 1991. P. 147–171.
21. Díaz-Paniagua C., Andreu A.C., Keller C. Effects of temperature on hatching success in field incubating nests of spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*. Herpetological Journal, Vol. 16. 2006. P. 249–257.
22. Díaz-Paniuagua C., Keller C., Andreu A.C. Clutch frequency, egg and clutch characteristics, and nesting activity of spur-thighed tortoises, *Testudo g. graeca*, in south-western Spain // Can. J. Zool., 74, 1996. P. 560–564.
23. Díaz-Paniuagua C., Keller C., Andreu A.C. Annual variation of activity and daily distances moved in adult Spur-thighed Tortoises, *Testudo g. graeca*, in south-western Spain // Herpetologica, 51. 1995. P. 225–233.
24. El Mouden E.H., Slimani T., Ben Kaddour K. Croissance et dimorphisme sexuel chez la Tortue mauresque (*Testudo g. graeca* L. 1758) // Chelonii, 3. 2002. P. 325–330.
25. Escoriza D., Díaz-Paniagua C., Andreu A., Ben Hassine J. *Testudo graeca* Linnaeus 1758 (Western Subspecies Clade: *Testudo g. graeca*, *T. graeca cyrenaica*, *T. graeca marokkensis*, *T. graeca nabeulensis*, *T. graeca whitei*) – Mediterranean Spur–thighed Tortoise, Moorish Tortoise, Libyan Tortoise, Moroccan Tortoise, Tunisian Tortoise, Souss Valley Tortoise. In: Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., van Dijk, P.P., Stanford, C.B., Goode, E.V., Buhlmann, K.A., and Mittermeier, R.A. (Eds.). Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs 5(16). 2022. P. 117.1–18. www.iucn–tftsg.org/cbftt/.
26. Fordham D., Georges A., Corey B. Compensation for inundation-induced embryonic diapause in a freshwater turtle: achieving predictability in the face of environmental stochasticity // Issue Functional Ecology. V. 20. Issue 4. 2006. P. 670–677.
27. Gibbons J.W., Greene J.L., Patterson K.K. Variation in reproductive patterns of freshwater turtles // Herpetologica, 35.: 1982. P. 86–89.
28. Gibbons J.W., Lovich J.E. Sexual dimorphism in turtles with emphasis of the slider turtle (Trachemys scripta). Herpetol. Monogr., 4. 1990. P. 1–29.
29. Gutzke W.N., Packard G.C., Packard M.J., Boardman T.J. Influence of the hydric and thermal environment on eggs and hatchlings of painted turtles (*Chrysemys picta*). Herpetologica 43. 1987. P. 393–404.
30. Hailey A., Loumbourdis N.S. Egg size and shape, clutch dynamics and reproductive effort in European tortoises // Can. J. Zool., 66. 1988. P. 1527–1536.
31. Hichami N., Znari M., Naimi M., Namous S. Clutch, egg and hatchling characteristics in the Souss Valley tortoises, *Testudo graeca soussensis* Pieh, 2001 (Testudines: Testudinidae) from an arid steppe-land of west-central Morocco // African Journal of Herpetology. 65 (1). 2016. P. 21–32.
32. Iskandarov T., Mammadov A.F. Azərbaycan respublikasinin "qirmizi kitab"inin redaksiya heyəti. Bakı, 2023. P. 124.
33. Jasser-Hager I., Winter A. Results of the tortoise incubation project for 2002 through 2007. Radiata 16. 2007. P. 2–41.

34. Kaddour K.B., El Mouden E.H., Slimani T. et al. Dimorphisme sexuel et cine´tique de croissance et de maturation chez *Testudo graeca graeca*, dans les Jbilets Centrales, Maroc. Revue d'e´cologie (la Terre et la Vie) 60 (3). 2005. 265–278.
35. Kaddour K.B., Mouden E.H.E., Slimani T. et al. Sexual dimorphism in the Greek tortoise: a test of the body shape hypothesis. Chelonian Conservation and Biology 7. 2008. P. 21–27.
36. Kruger E. Near-natural incubation of *Testudo graeca soussensis* Pieh, 2000, eggs. Radiata 16 (3). 2007. 42–48.
37. Lagard, F., Bonnet X., Henen B.T. et al. Sexual size dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldi*): growth, maturity and individual variation // Can. J. Zool., 79. 2001. P. 1433–1441.
38. Makridou K.N., Thoma C.T., Bakaloudis D.E., Vlachos C.G. Sexual dimorphism of *Testudo* tortoises from anunstudied population in northeast Greece. Herpetology Notes, 12. 2019. P. 229–233.
39. Meek R., Avery R.A. Thermoregulation in chelonians // Herpetol. J., 1. 1988. P. 253–259.
40. Packard G.C., Packard M.J. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. In Biology of the Reptilia. Vol. 16. Edited by C. Gans and R.B Huey. Alan R. Liss, Inc. New York. 1988. P. 523–605.
41. Rafferty A.R., Evans R.G.T., Franciscus S., Richard D.R. Limited oxygen availability in utero may constrain the evolution of live birth in reptiles // The Amer. Natur. V. 181. № 2. 2013. P. 245–253.
42. Sadeghi R., Torki F. Notes on reproduction and conservation of *Testudo graeca ibera* Pallas 1814 (Reptilia: Testudinidae) in Zagros, western Iran. Amphibian and Reptile Conservation 5. 2012. P. 98–104.
43. Swingland I.R., Stubbs D. Ecology of Mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): Reproduction // J. Zool. Lond., 205. 1985. P. 595–610.
44. Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group. Testudo graeca. The IUCN Red List of Threatened Species 1996: e.T21646A9305693. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T21646A9305693.en
45. Uetz P., Freed P, Aguilar R., Hosek J. The Reptile Database. 2026. http://www.reptile-database.org
46. Wilbur H.M., Morin P.J. Life history evolution in turtles. Pp.387-437, in: Biology of the reptilia. Vol 16. Ecology B. Academic Press, New York, 1988.
47. Willemsen R.E., Hailey A.A. "Sexual dimorphism of body size and shell shape in European tortoises," J. Zool. Lond., 260, 2003. P. 353–365.

Сведения об авторах

Гичиханова Узлипат Адилмирзаевна – младший научный сотрудник, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация; старший преподаватель, ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет», Махачкала, Российская Федерация
e-mail: uzlipat92@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-6919-2341

Мазанаева Людмила Фейзулаевна – кандидат биологических наук, доцент; заведующий кафедрой зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет», Махачкала, Российская Федерация
e-mail: mazanaev@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-8199-0936

About the authors

Uzlipat A. Gichikhanova – Junior Researcher, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation; Senior Lecturer, Dagestan State University, Makhachkala, Russian Federation
e-mail: uzlipat92@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-6919-2341

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

Поступила в редакцию 02.06.2026
После доработки 20.06.2026
Принята к публикации 22.06.2026

Received June 2, 2026
Revised June 20, 2026
Accepted June 22, 2026

УДК

DOI: 10.7868/S3034545626090045 Original Article

Species of the Genus *Anolis* Daudin, 1802 Demonstrate an Unusual Combination of Caudal Autotomy Cases for Squamata

D.A. Gordeev[1,2,*], N.B. Ananjeva[2]

[1]*Volgograd State University, Volgograd, Russian Federation*

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

**e-mail: dmitriy8484@bk.ru*

Abstract. *Anolis* Daudin, 1802 is a genus of recent squamate reptiles, previously referred to the family Iguanidae, but a number of nomenclatural revisions have elevated the status of eight main lineages to genus level within the family Dactyloidae Fitzinger, 1843 or combined them into the monotypic Anolidae Cocteau, 1836. They are predominantly arboreal; rarer are terrestrial and semi-aquatic. Like many other lizards, most anoles are capable of voluntarily losing their tails. An unusual process is noted in which the fracture planes of the vertebrae in some species, including anoles, gets lost with age. Our study was based on the herpetological collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (St. Petersburg): 89 anoles specimens representing 22 species were examined. According to the museum specimens we analyzed, autotomy in anoles is a general case. In most cases, the tail was broken off in the distal third. Like most lizards, anoles regenerate their previously shed tails. In two specimens from our sample, we can reliably identify autotomy of the intervertebral type. The nature of the observed damage is similar to intervertebral autotomy of Agamidae, capable of shedding their tails. Thus, the partial loss of fracture planes in *Anolis* during ontogenetic development, with the preservation of the ability to fracture the tail between the vertebrae, is an interesting case of a combination of two methods of autotomy. The combination of inter- and intravertebral autotomy observed in at least two species of anoles, *A. carolinensis* and *A. cybotes*, may suggest the following evolutionary sequence: intravertebral autotomy → intervertebral autotomy → absence of autotomy → restoration of the ability intervertebral autotomy in some reptile groups, such as snakes.

Keywords: Anoles, *Anolis*, caudal autotomy, evolution of autotomy

Funding. This research was conducted under partial financial support under the state theme 125012800908-0 of the Zoological Institute RAS.

Ethics declarations. The study was conducted on museum material preserved in alcohol.

Conflict of interests. The authors declare no competing interests.

Authors contribution. Concept of a review article – DAG; literature data analysis – DAG, NBA; writing the paper – DAG, NBA; prepare – DAG, NBA; working with a bibliography and figures – DAG, NBA.

Acknowledgements. We are grateful to Konstantin D. Milto, for help in examination specimens under their care and Ekaterina A. Nikolaeva for her assistance in conducting the X-ray study at the Core Facilities Centre “Taxon” of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences.

For Citation: Gordeev D.A., Ananjeva N.B. Species of the Genus *Anolis* Daudin, 1802 Demonstrate an Unusual Combination of Caudal Autotomy Cases for Squamata. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology.* 2026. Vol. 105, no. 9, pp. 56–65. https://doi.org/10.7868/S3034545626090045

© Gordeev D.A., Ananjeva N.B., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626090045 Оригинальная статья

Виды рода *Anolis* Daudin, 1802 демонстрируют необычное для Squamata сочетание случаев каудальной автотомии

Д.А. Гордеев[1,2,*], Н.Б. Ананьева[2]

[1]*Волгоградский государственный университет, Волгоград, Российская Федерация*

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

**e-mail: dmitriy8484@bk.ru*

Аннотация. *Anolis* Daudin, 1802 – род современных чешуйчатых рептилий, ранее относившихся к семейству Iguanidae, но в результате ряда номенклатурных ревизий статус восьми основных линий был повышен до уровня рода в семействе Dactyloidae Fitzinger, 1843 или объединен в монотипическое Anolidae Cocteau, 1836. Это преимущественно древесные виды; реже встречаются наземные и полуводные. Как и многие другие ящерицы, большинство анолисов способны добровольно терять хвост. Отмечается необычная особенность, при которой у некоторых видов, в том числе и у анолисов, с возрастом исчезают плоскости перелома позвонков. Наше исследование основано на герпетологической коллекции Зоологического института Российской академии наук (Санкт-Петербург): было изучено 89 экземпляров анолисов, представляющих 22 вида. Согласно проанализированным нами музейным образцам, автотомия у анолисов является распространенным явлением. В большинстве случаев хвост отбрасывается в дистальной трети. Как и большинство ящериц, анолисы регенерируют ранее отброшенный хвост. У двух экземпляров из нашей выборки мы можем достоверно идентифицировать автотомию межпозвонкового типа. Характер наблюдаемого повреждения аналогичен межпозвонковой автотомии у агамид, способных отбрасывать хвосты. Таким образом, частичная потеря плоскостей перелома у анолисов в процессе онтогенеза при сохранении способности к отбрасыванию хвоста между позвонками представляет собой интересный случай сочетания двух методов автотомии. Сочетание меж- и внутрипозвонковой автотомии, наблюдаемое по крайней мере у двух видов анолисов, *A. carolinensis* и *A. cybotes*, может указывать на следующую эволюционную последовательность: внутрипозвонковая автотомия → межпозвонковая автотомия → отсутствие автотомии → восстановление способности к интервертебральной автотомии у некоторых групп рептилий, таких как змеи.

Ключевые слова: анолис, *Anolis*, каудальная автотомия, эволюция автотомии

Финансирование. Данное исследование было проведено при частичной финансовой поддержке в рамках государственного задания 125012800908-0 Зоологического института РАН.

Соблюдение этических стандартов. Исследование проводилось на музейных экземплярах, фиксированных в спирте.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Вклад авторов. Концепция обзорной статьи – ДАГ; анализ данных литературы – ДАГ, НБА написание рукописи – ДАГ, НБА; редактирование – ДАГ, НБА; работа со списком литературы и рисунками – ДАГ, НБА.

Благодарности. Мы выражаем благодарность Константину Д. Мильто за помощь в исследовании образцов, находившихся под его опекой, и Екатерине А. Николаевой за содействие в проведении рентгеновского исследования в центре коллективного пользования “Таксон” Зоологического института РАН.

Ссылка для цитирования: *Гордеев Д.А., Ананьева Н.Б.* Виды рода *Anolis* Daudin, 1802 демонстрируют необычное для Squamata сочетание случаев каудальной автотомии. Зоологический журнал / *Russian Journal of Zoology*. 2026. Том 105. № 9. С. 56–65. (In Eng.) https://doi.org/10.7868/S3034545626090045

© Гордеев Д.А., Ананьева Н.Б., 2026

INTRODUCTION

Anoles, *Anolis* Daudin, 1802 is a genus of recent squamate reptiles, previously referred to the family Iguanidae (Harbour, 1937), but a number of nomenclatural revisions have elevated the status of eight main lineages to genus level within the family Dactyloidae Fitzinger, 1843 (Nicholson et al., 2012) or combined them into the monotypic Anolidae Cocteau 1836 (de Queiroz, 2022). *Anolis* sensu lato is the largest genus of recent reptiles, comprising 434 species (The Reptile Database, 2026). Representatives of this group are distributed in the New World: North, Central and South America and the islands of West Indies. They are predominantly arboreal; rarer are terrestrial and semi-aquatic (Losos, 2009; Savage, 2002; Howard et al., 1999).

Taxonomic diversity gets more complicated by ecological specialization: as a result of convergent evolution; anoles in the Greater Antilles have formed so called ecomorphs – groups of species with the same structural habitat (niche) that are morphologically and ethologically similar, but not necessary phylogenetically close related (Williams, 1972). Six ecomorphs are usually distinguished: crown-giant, grass-bush, trunk, trunk-crown, trunk-ground, and twig (Losos, 2009), differing in limb length, girdle size, skull size, and the number of subdigital plates (Sanger et al., 2008). Other remarkable features of anoles include a wide variation in coloration, including its random change, as well as the high rate of microevolutionary processes (Macedonia et al., 2003; Winchell et al., 2016).

Like many other lizards, most anoles are capable of voluntarily losing their tails (Bellairs, Bryant, 1985; Cox, 1969). This process is facilitated by the presence of autotomy planes in the postpygal vertebrae (autotomous vertebrae located behind the pygal, i.e., non-autotomous vertebrae) that pass through their centra and neural arches. Etheridge (1967) noted an unusual process in which the fracture planes of the vertebrae in some species (*Basiliscus*, *Uranoscodon*, and *Enyalioides* genera), also anoles get lost with age. It was suggested (Bellairs, Bryant, 1985) that this occurs due to the fusion of the vertebral margins. Thus, the autotomy plane is lost in the distal vertebrae, but may be preserved in the proximal postpygal vertebrae (embryonic development occurs in reverse order, i.e., in the anterior-posterior direction).

In early publications, differences in the shape of the scales on the intact and regenerated parts of the tail were interpreted as a "return to ancestors" – in accordance with the biogenetic law of Haeckel – Müller (Boulenger, 1888). Researchers rejected this assumption in the 20th century. Two years after Etheridge, histological and autoradiographic studies (Cox, 1969) showed that the ability to autotomy has been retained at any level distal to the first autotomy plane, at least in *Anolis carolinensis*.

That is why, the aim of our study was to reveal and study other species of anoles, which retain the ability to voluntarily autotomy the tail after ontogenetic loss of the autotomy planes.

MATERIALS AND METHODS

Our study was based on the herpetological collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (St. Petersburg: 89 anoles specimens representing 22 species were examined. Autotomy could not be reliably determined for 20 specimens, which were

Table 1. List of samples used in this study

Таблица 1. Список образцов, использованных в этом исследовании

Species	Catalogue number	Locality	*n*
A. acutus	5095	St. Croix, 1878	2
A. bimaculatus	8010	St. Kitts, Mus. Comp. Zool., 1890	1
A. biporcatus	7157	Yucatan, 1886, Leg.: Boucard	1
	7158	Yucatan, 1886, Leg.: Boucard	2
	20735	Costa Rica, 1900	1
A. capito	8883	Honduras, 1896, Schwüter	1
A. carolinensis	831	America sept. 1843 Dr. Cabanis	1
	832	South Carolina, 1857	1
	2787	North America, 1870, Leg.: Brandt	1
	2814	1870, Leg.: Erber	2
	2815	1870, Leg.: Erber	1
	4287	America, 1876, Leg.: Schilling	1
	6932	Cuba, 1886	1
	8000	Florida, USA, Mus. Caup. Zool., 1890	1
	18059	Texas, USA, Brazos County, 20.02.1960, Leg.: L.C. Moore	3

Таблица 1. Окончание / **Table 1.** End

Species	Catalogue number	Locality	*n*
A. chlorocyanus	827	Port-au-Prince, Haiti, 1828, Col.: Zaeger	1
	828	Port-au-Prince, Haiti, 1828, Col.: Zaeger	1
	830	Haiti, 1838, Leg.: Parreyss	1
A. conspersus	8002	Grand Cayman, 1890, Mus. Comp. Zool.	1
	8003	Grand Cayman, 1890, Mus. Comp. Zool.	1
A. cristatellus	837	1829, Leg.: Mertens	1
	841	Antilles, 1829, Leg.: Mertens	1
	842	Cuba 1829, Leg.: Mertens	1
	843	Antilles, 1829, Leg.: Mertens	1
	844	1829, Leg.: Mertens	1
	845	America, 1829, Leg.: Mertens	1
	846	America, 1829, Leg.: Mertens	1
	4022	St. Thomas Island, Virgin Islands, 1875, Leg.: Salmin	1
	4797	Lamana, West Indies, 1877, Leg.: Schelling	1
	5093	St. Thomas, Virgin Islands, 1878, Leg.: Reinhardt	2
	5094	St. Croix, Virgin Islands, 1878, Leg.: Reinhardt	2
	5105	St. Domingo, Dominican Republic, 1878, Leg.: Reinhardt	1
	9726	St. Thomas, Virgin Islands, 1893, Kaznakov	1
A. cupreus	794	Mexico, 1861, Strauch	1
A. cybotes	6809	Port-au-Prince, Haiti, 1828, Leg.: Jaeger	1
	6810	Port-au-Prince, Haiti, 1828, Leg.: Jaeger	1
	6811	Port-au-Prince, Haiti, 1828, Leg.: Jaeger	1
	6812	Port-au-Prince, Haiti, 1828, Leg.: Jaeger	2
A. distichus	6818	Port-au-Prince, Haiti, 1828, Leg.: Jaeger	1
	6819	Port-au-Prince, Haiti, 1828, Leg.: Jaeger	1
	5104	St. Domingo, Dominican Republic, 1878, Leg.: Reinhardt	1
A. equestris	6937	Cuba, 1886, Leg.: Boueard	1
	7139	Cuba, 1886, Leg.: Boueard	1
	17869	Cuba, Rio Santjago, 01.03.1965, Leg.: E. Guryanova	1
	21347	From breeding (Tula Exotarium), 1996	1
	22927	From breeding (Tula Exotarium), 2002	1
	25690	From breeding (Tula Exotarium), 2009	1
A. ferreus	8007	Maru Galarti Mus. Comp. Zool.	1
	8008	Maru Galarti Mus. Comp. Zool.	1
A. grahami	6935	Jamaica, 1886	1
	6936	Jamaica, 1886	2
A. gundlachi	847	Cuba	1
A. homolechis	7714	Cuba, 1889	1
A. chrysolepis	795	Puerto-Cabello, Venezuela, 1867	1
A. laeviventris	3362	Thuantepec, 1871	1
A. lineatus	836	From the Kunstkamera, St. Petersburg	1
	26150	Resser Antilles, 17.02.1978 D. Mend.	1
A. roquet	8020	Martinique Island, 1890	1
A. trinitatis	788	British Guyana, 1870, Leg.: Brandt	1
	8023	Trinidad, 1890, Leg.: Mus. Comp. Zool.	1

excluded from the analysis. Therefore, the final sample consisted of 69 specimens (21 species). The parameters (catalog numbers, locations, and sizes) are shown in Table 1. Lizards in which we assumed autotomy were X-rayed on their tails using a PRDU2021 X-ray unit at the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (https://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/) with the following settings: voltage 40 kV, current 100 mA, exposure time 6.0 seconds.

RESULTS AND DISCUSSION

Most of the anoles under our study (15 of 21 species, or 71.4%) showed the ability to autotomy, and only six species (28.6%) had intact tails (Table 2): *A. capito*, *A. chlorocyanus*, *A. homolechis*, *A. chrysolepis*, *A. laeviventris* and *A. trinitatis*. X-ray examination demonstrated an autotomy plane in their postpygal vertebrae, which allowed us to consider these species as capable of losing their tails. According to the museum specimens we analyzed, autotomy in anoles is a general case: 52.1% of specimens had shed tails. Despite the importance of the tail for arboreal forms, in our most representative samples: *A. carolinensis* (trunk-crown (Bourgeois et al., 2025) and *A. cristatellus* (trunk-ground (Losos, 2009), the number of specimens with autotomized tails is quite high, at 33.3% and 60.0% accordingly (Table 2). In most cases (21.7% in the sample or 41.7% of the number of autotomic specimens), the tail was broken off in the distal third.

Lovely et al. (2010) reported on the tendency to autotomy for at least five species of anoles on the islands of Puerto Rico and Vieques. According to these data, the frequencies of anoles with discarded and regenerated tails are 0.712 (*A. cristatellus*), 0.723 (*A. evermanni*), 0.537 (*A. gundlachi*), 0.574 (*A. krugi*), and 0.589 (*A. pulchellus*). These data indicate that this phenomenon is typical probably for most *Anolis*.

Like most lizards, anoles regenerate their previously shed tail: 31.9% of specimens (or 61.1% of autotomized specimens) contained a regenerate, while 20.3% did not. In our material, all *A. biporcatus*, *A. distichus*, and *A. ferreus* did not form a regenerate after autotomy, but we assume that this ability has not been lost. All specimens under our radiographic examination confirm the literature data (Bellairs, Bryant, 1985; Etheridge, 1967) that the autotomy planes in the proximal postpygal vertebrae are present, while they disappear in the distal ones. As we observed in *A. acutus* (fig. 1), specimen ZISP 5095.1 has 44 tail vertebrae, seven of which are pygal and do not have a fracture plane, and 37 (starting with the eighth) are post-pygal. Tail vertebrae from eight to 24 (total 17) have a fracture plane and are intravertebral, while vertebrae 25 to 44 (total 20) have lost their fracture planes during ontogenesis. Nevertheless, we observed regenerates whose cartilaginous tubes develop from vertebrae that have lost their autotomy plane (fig. 2, ZISP 5104).

In most cases, we had difficulty identifying them as the consequences of intervertebral autotomy, since we were not sure that it occurred after the loss of the fracture plane. However, in two specimens from our sample (ZISP 4287 and ZISP 6812.2), we can reliably identify autotomy of the intervertebral type. In the photographs of *A. carolinensis* and *A. cybotes* (fig. 3), exposed distal parts of the caudal vertebrae are visible, preceding the site of tail breakage (regenerates have not yet formed). The nature of the observed damage (exposed caudal vertebra) is similar to intervertebral autotomy (sometimes-called specialized pseudoautotomy) of Agamidae, capable of shedding their tails (Ananjeva et al., 2021; Gordeev et al., 2020). Subsequently, ablation of this part of the vertebra, formation of a blastema and regenerate occur (fig. 2).

For further discussion and understanding of the observed phenomena in anoles, it is necessary to clarify the terminology. The Belgian physiologist Leon Fredericq (Fredericq, 1891) first used the term caudal autotomy in relation to vertebrae with an autotomy plane. Arnold (1988), Cooper, Alfieri (1993) used it to describe intervertebral and intravertebral fractures. Mendelson (1991) limited autotomy to intraspinal fractures under the control of the nervous system, and used “tail breakage” for interspinal fractures. Slowinski, Savage (1995) and Savage, Slowinski (1996), reviewed of autotomy and regeneration phenomena in lizards, snakes, and Caudata and introduced the new concept of “urotomy”. They used it as a general term for describing all types of tail fractures and divided it two types: 1) autotomy, which is characteristic of species with intravertebral fractures, spontaneous separation, and regeneration of the tail (many lizards), and 2) pseudoautotomy, which is characteristic of species with a high frequency of tail loss, intervertebral fractures, and a lack of ability to spontaneously separate and regenerate the tail (snakes and some lizards). The authors divide the latter type of urotomy into non-specialized (forms that may have long tails but lack other modifications for tail fracture) and specialized (forms that have specific tail morphology to facilitate tail fracture). In this classification, representatives of the Agamidae family occupied an intermediate position and were cautiously classified as pseudo-autotomy (Savage, Slowinski, 1996). Later, based on an analysis of the frequencies of autotomy, the ability to shed the tail, and the formation of a regenerate in different evolutionary lines of agamids (Ananjeva et al., 2021), including *Manthyeus* (Ananjeva et al., 2022), the terminology was revised. Under the specialized pseudautotomy, which is characteristic of many agamas, it was proposed to understand the non-spontaneous method of tail shedding, which is observed with high frequency

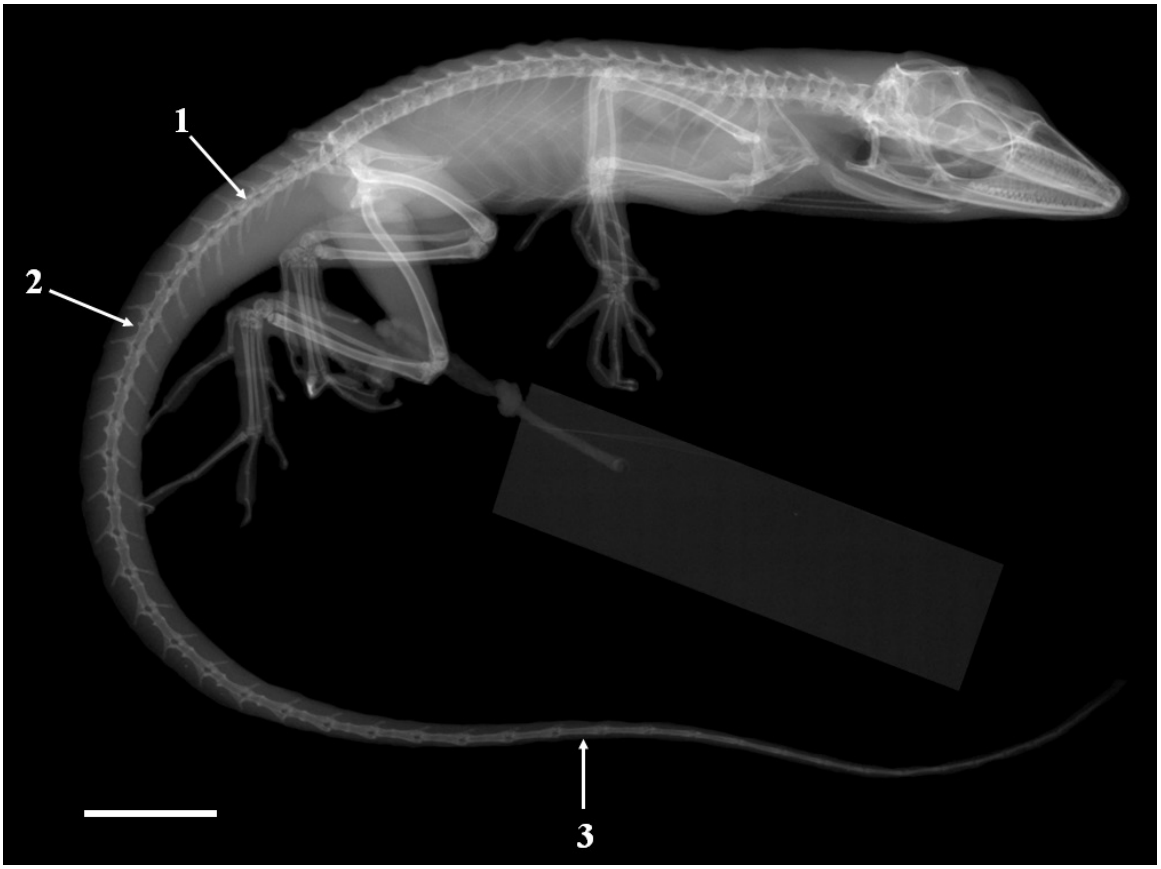


Fig. 1. Radiograph of *Anolis acutus* (ZISP 5095.1) with an intact tail, showing the presence of pygal caudal vertebrae (1), as well as vertebrae containing an autotomy plane (2) and those that lost their autotomy plane during ontogeny (3). Scale bar 10 mm

Рис. 1. Рентгенограмма *Anolis acutus* (ZISP 5095.1) с интактным хвостом, демонстрирующие наличие пигальных хвостовых позвонков (1), а также позвонков, содержащих плоскость автотомии (2), и позвонков, утративших плоскость автотомии в процессе онтогенеза (3). Масштабная линейка 10 мм

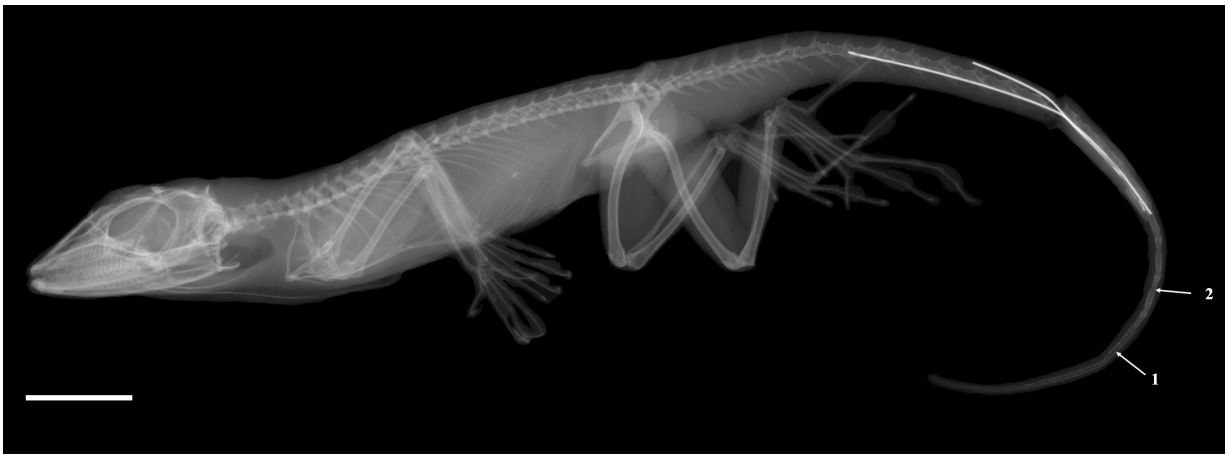


Fig. 2. X-ray of *Anolis distichus* (ZISP 5104) with post-autotomy regeneration, showing a cartilaginous tube (1) developing from a vertebra that has lost its autotomy plane (2). The straight white lines in the image represent the wire frame used during the restoration of the specimen. The scale bar is 10 mm

Рис. 2. Рентгенограмма *Anolis distichus* (ZISP 5104) с поставтотомной регенерацией, демонстрирующая хрящевую трубку (1), развивающуюся из позвонка, утратившего плоскость аутотомии (2). Прямые белые линии на изображении представляют собой проволочный каркас, использованный при восстановлении образца. Масштабная линейка составляет 10 мм

Table 2. Frequency of caudal autotomy of studied *Anolis* species

Таблица 2. Частота каудальной автотомии у изученных видов рода *Anolis*

Вид	*n*	A+				R+	R–	A–
		total	distal 1/3	middle	proximal 1/3			
A. acutus	2	1/ 50.0	1/ 50.0	–	–	1/ 100.0	–	1/ 50.0
A. bimaculatus	1	1/ 100.0	–	–	1/ 100.0	1/ 100.0	–	–
A. biporcatus	4	1/25.0	1/25.0	–	–	–	1/ 100.0	3/ 75.0
A. capito	1	–	–	–	–	–	–	1/ 100.0
A. carolinensis	12	4/ 33.3	1/ 8.3	2/ 16.7	1/ 8.3	1/ 25.0	3/ 75.0	8/ 66.7
A. chlorocyanus	3	–	–	–	–	–	–	3/ 100.0
A. conspersus	2	2/ 100.0	1/ 50.0	–	1/ 50.0	1/ 50.0	1/ 50.0	–
A. cristatellus	15	9/ 60.0	3/ 20.0	4/ 26.7	2/ 13.3	7/ 77.8	2/ 22.2	6/ 40.0
A. cupreus	1	1/ 100.0	–	1/ 100.0	–	1/ 100.0	–	–
A. cybotes	5	4/ 80.0	4/ 80.0	–	–	2/ 50.0	2/ 50.0	1/ 20.0
A. distichus	3	2/ 66.7	2/ 66.7	–	–	–	2/ 100.0	1/ 33.3
A. equestris	6	3/ 50.0	1/ 16.7	–	2/ 33.3	2/ 66.7	1/ 33.3	3/ 50.0
A. ferreus	2	2/ 100.0	–	–	2/ 100.0	–	2/ 100.0	–
A. grahami	3	2/ 66.7	–	–	2/ 66.7	2/ 100.0	–	1/ 33.3
A. gundlachi	1	1/ 100.0	–	–	1/ 100.0	1/ 100.0	–	–
A. homolechis	1	–	–	–	–	–	–	1/ 100.0
A. chrysolepis	1	–	–	–	–	–	–	1/ 100.0
A. laeviventris	1	–	–	–	–	–	–	1/ 100.0
A. lineatus	2	2/ 100.0	–	–	2/ 100.0	2/ 100.0	–	–
A. roquet	1	1/ 100.0	1/ 100.0	–	–	1/ 100.0	–	–
A. trinitatis	2	–	–	–	–	–	–	2/ 100.0
Σ	69	36/ 52.1	15/ 21.7	7/ 10.1	14/ 20.3	22/ 31.9	14/ 20.3	33/ 47.8

Notes. A+/A- – presence/absence of autotomy; R+/R- – presence/absence of regenerate; n – number of specimens in the series. The numerator shows the number of specimens, and the denominator shows the percentages. The percentage of autotomous specimens was calculated from the total number of specimens in the series, and the percentage of specimens with or without a regenerate was calculated from the total number of specimens with autotomy.

Примечания. A+/A- – наличие/отсутствие автотомии; R+/R- – наличие/отсутствие регенерата; n – количество экземпляров в серии. В числителе указано количество экземпляров, а в знаменателе – процентное соотношение. Процент экземпляров с автотомией рассчитывался от общего числа образцов в серии, а процент экземпляров с регенератом или без него – от общего числа экземпляров с автотомией.



Fig. 3. Photograph of *Anolis carolinensis*, ZISP 4287 (*a*) and *Anolis cybotes*, ZISP 6812.2 (*b*, *c*), with the distal parts of the caudal vertebrae (red arrows) exposed after autotomy. Scale bar 10 mm

Рис. 3. Фотографии *Anolis carolinensis*, ZISP 4287 (*a*), и *Anolis cybotes*, ZISP 6812.2 (*b*, *c*), с обнаженными дистальными частями хвостовых позвонков (красные стрелки) после автотомии. Масштабная линейка 10 мм

in natural populations, regardless of the ability to regenerate (as probably unrelated phenomena). Cases of involuntary tail loss were classified as non-specialized pseudautotomy. Thus, the partial loss of fracture planes in *Anolis* during ontogenetic development, with the preservation of the ability to fracture the tail between the vertebrae, is an interesting case of a combination of two methods of autotomy.

The healing of the resulting wound, accompanied by partial ablation of the last vertebra and subsequent formation of a regenerate, brings the process described here closer to what we observe, for example, in *Paralaudakia*, *Laudakia*, and *Manthyeus* (Agamidae). Recent reviews (Barr et al., 2020) on caudal autotomy have shown that abnormal regeneration (fractures) can occur in lepidosaurs regardless of their ability to perform autotomy or its type. The ability to regenerate the tail may be present even in species that do not exhibit a tendency to self-mutilate, such as *Caiman crocodylus* (Ramírez-Bravo et al., 2020). Therefore, although regeneration follows autotomy, they are two independent phenomena (Barr et al., 2020). To avoid confusion in terminology, we propose that the types of autotomy be referred to based on their location: intravertebral (intravertebral) and intervertebral (intervertebral). If self-mutilation occurs mechanically and is found in natural populations at low frequencies, it is called pseudoautotomy (from the Greek ψευδής, meaning “false”).

It is noteworthy that the iguanomorph lizards, having split into the acrodont and pleurodont clades (Zheng, Wiens, 2016), formed groups within them that retained the original intravertebral method of autotomy (many Iguanidae) or partially restricted it (e.g., *Basiliscus*, *Enyalioides*, *Uranoscodon*, and many *Anolis*) – Pleurodonta. The second clade, Acrodonta, is represented by the family Chamaeleonidae, which species has completely lost the ability to autotomize. The Agamidae family includes the autotomous Uromastycinae and Hydrosaurinae, as well as the “intervertebral” Leiolepidinae, Amphibolurinae, Agaminae, and some Draconinae. In his classic work, Arnold (1984) suggested the following scheme for the transformation of the ability to autotomy: intravertebral autotomy → lack of autotomy → intervertebral autotomy. However, the combination of inter- and intravertebral autotomy observed in at least two species of anoles, *A. carolinensis* and *A. cybotes*, may suggest the following evolutionary sequence: intravertebral autotomy → intervertebral autotomy → absence of autotomy → restoration of

the ability to intervertebral autotomy in some reptile groups, such as snakes.

CONCLUSIONS

1. At least in two species of *Anolis (A. carolinensis*, and *A. cybotes*) exhibit a combination of two types of autotomy – intravertebral and intervertebral accompanied by a partial loss of fracture planes during ontogenetic development.

2. The tail-drop after the loss of the autotomy plane probably occurs in a similar way to what we observe in agamids with an intervertebral type of autotomy.

3. The most likely sequence of evolutionary transformations of the ability to lose the tail in lizards is: intravertebral autotomy – intervertebral autotomy – absence of autotomy – restoration of the ability to intervertebral autotomy in some reptile groups, such as snakes.

REFERENCES

1. Ananjeva N.B., Gordeev D.A., Korost D.V. The review of the autotomy of agamid lizards with considerations about the types of autotomy and regeneration. *Journal of Developmental Biology*. 2021, vol. 9 no. 3. https://doi.org/10.3390/jdb9030032
2. Ananjeva N.B., Gordeev D.A., Nguyen T.T., Orlov N.L. Analysis of urotomy and regeneration in agamid lizards of the genus *Mantheyus* (Reptilia: Sauria: Agamidae: Draconinae) using X-ray methods and a computed microtomography. *Biology Bulletin*. 2022, vol. 49, no. 4, pp. 309–317. https://doi.org/10.1134/S1062359022040033
3. Arnold E.N. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *J. Nat. Hist*. 1984, vol. 18, pp. 127–169. https://doi.org/10.1080/00222938400770131
4. Arnold E.N. Caudal autotomy as a defense. In: Biology of the Reptilia; vol. 16, Ecology B. Eds. C. Gans, F. Billett. London, UK; New York, USA: Academic Press, 1988. P. 235–273.
5. Barr J.I., Somaweera R., Godfrey S.S. et al. When one tail isn't enough: abnormal caudal regeneration in lepidosaurs and its potential ecological impacts. *Biological Reviews*. 2020, vol. 95, no. 5, pp. 1479–1496. https://doi.org/10.1111/brv.12625
6. Bellairs A. d'A., Bryant S.V. Autotomy and Regeneration in Reptiles. In: Biology of the Reptilia; vol. 15, Development B. Eds. C. Gans, F. Billett. New York, Wiley and Sons, 1985. P. 303–410.
7. Boulenger G.A. On the scaling of the reproduced tail in lizards. *Proc. Zool. Soc. Lond*. 1888, vol. 1, pp. 351–353.
8. Bourgeois Y., Lailvaux S., Boissinot S. Urban life shapes genetic diversity in the green anole, *Anolis carolinensis*. *Mol Ecol*. 2025, vol. 34, no. 18. https://doi.org/10.1111/mec.70057
9. Cooper W.E. Jr., Alfieri K.J. Caudal autotomy in the eastern garter snake, *Thamnophis s. sirtalis*. *Amphibia-Reptilia*. 1993. vol. 14, no. 1, pp. 86–89.
10. Cox P.G. Some aspects of tail regeneration in the lizard, *Anolis carolinensis*. I. A description based on histology and autoradiography. *Journal of Experimental Zoology*. 1969, vol. 171, no. 2. P. 127–150. https://doi.org/10.1002/jez.1401710202
11. De Queiroz K. The correct name for the taxon ranked as a family containing the genus *Anolis* under rank-based nomenclature and the author of the name *Anolis loysiana*. *Herpetological Review*. 2022, vol. 53, no. 3, pp. 418–420.
12. Etheridge R. 1967. Lizard Caudal Vertebrae. *Copeia*. vol. 4, pp. 699–721. https://doi.org/10.2307/1441880
13. Fredericq L. Nouvelles recherches sur l'autotomie chez le crabbe. *Bulletin de la Classe des Sciences Académie Royale de Belgique*. 1891, vol. 46, pp.169–197.
14. Gordeev D.A., Ananjeva N.B., Korost D.V. Autotomy and regeneration in squamate reptiles (Squamata, Reptilia): defensive behavior strategies and morphological characteristics (using computer microtomography methods). *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci*. 2020, vol. 47, no. 4, pp. 389–398. https://doi.org/10.1134/S1062359020040068
15. Harbour T. Third list of antillean reptiles and amphibians. *Bull. Mus. Comp. Zoo*. 1937, vol. 82, pp. 377–387.
16. Howard A., Forester J., Ruder J. et al. Natural history of a terrestrial hispaniolan anole: *Anolis barbouri*. *Journal of Herpetology*. 1999, vol. 33, no. 4, pp. 702–706. https://doi.org/10.2307/1565590
17. Losos J.B. Lizards in an evolutionary tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles. 1st ed. University of California Press, 2009, 507 p.
18. Lovely K., Mahler D.L., Revell L. The rate and pattern of tail autotomy in five species of Puerto Rican anoles. *Evol. Ecol. Res*. 2010, vol. 12, pp. 67–88.
19. Macedonia J.M., Echternacht A.C., Walguarnery J.W. Color variation, habitat light, and background contrast in *Anolis carolinensis* along a geographical transect in Florida. *Journal of Herpetology*. 2003, vol. 37, no. 3, pp. 467–478. https://doi.org/10.1670/159-02a
20. Mendelson III J.R. 1991. Tail breakagein Coniophanes fissidens and other tropical colubrid snakes. M.S. Thesis, The University of Texas at Arlington, Arlington, Texas, USA.
21. Nicholson K.E., Crother B.I., Guyer C., Savage J.M. It is time for a new classification of *Anoles* (Squamata: Dactyloidae). Auckland, New Zealand, Magnolia Press, 2012. P. 108.

22. Ramirez-Bravo O.E., Solis J.M., Stephanie T. *Caiman crocodylus* (Spectacled caiman). A rare case of caudal secondary regeneration. *Herpetological Review*, 2020, 51, pp. 117–118.
23. Sanger T.J., Losos J.B., Gibson-Brown J.J. A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: a new system for the integration of evolution, development, and ecology. *J. Morphol*. 2008, vol. 269, no. 2, pp. 129–137. https://doi.org/10.1002/jmor.10563
24. Savage J.M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. University of Chicago Press, 934 p.
25. Savage J.M., Slowinski J.B. Evolution of coloration, urotomy and coral snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 1996, vol. 57, no. 2, pp. 129–194. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb01833.x
26. Slowinski J.B., Savage J.M. Urotomy in *Scaphiodontophis*: evidence for the multiple tail break hypothesis in snakes. *Herpetologica*. 1995, vol. 51, no. 3, pp. 338–341.
27. The Reptile Database / P. Uetz, P. Freed, F. Reyes, R. Aguilar, J. Kudera, J. Hošek. 2025. Available at: http://www.reptile-database.org (accessed January, 5, 2026).
28. Williams E.E. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: A trial analysis. *Evolutionary Biology*. 1972, vol. 6, pp. 47–89.
29. Winchell K.M., Reynolds R.G., Prado-Irwin S.R. et al. Phenotypic shifts in urban areas in the tropical lizard *Anolis cristatellus*. *Evolution*. 2016, vol. 70, no. 5, pp. 1009–1022. https://doi.org/10.1111/evo.12925
30. Zheng Y., Wiens J.J. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Mol. Phylogenet. Evol*. 2016, vol. 94, pp. 537–547. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.009

About the authors

Dmitry A. Gordeev – PhD in Biology, Associate Professor, Volgograd State University, Volgograd, Russian Federation; senior researcher of Division of Herpetology, Zoological Institute, RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: dmitriy8484@bk.ru
https://orcid.org/0000-0002-4346-7626

Natalia B. Ananjeva – Grand PhD in Biology, Head of Division of Herpetology, Zoological Institute, RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: natalia.ananjeva@zin.ru
https://orcid.org/0000-0003-2288-0961

Сведения об авторах

Дмитрий Анатольевич Гордеев – канд. биол. наук, доцент, Волгоградский государственный университет, Волгоград, Российская Федерация; старший научный сотрудник, лаборатория герпетологии, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: dmitriy8484@bk.ru
https://orcid.org/0000-0002-4346-7626

Наталия Борисовна Ананьева – д-р биол. наук, заведующая лабораторией герпетологии, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: natalia.ananjeva@zin.ru
https://orcid.org/0000-0003-2288-0961

Received June 09, 2026
Revised June 20, 2026
Accepted September 19, 2026

Поступила в редакцию 09.06.2026
После доработки 20.06.2026
Принята к публикации 19.09.2026

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.

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:

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),

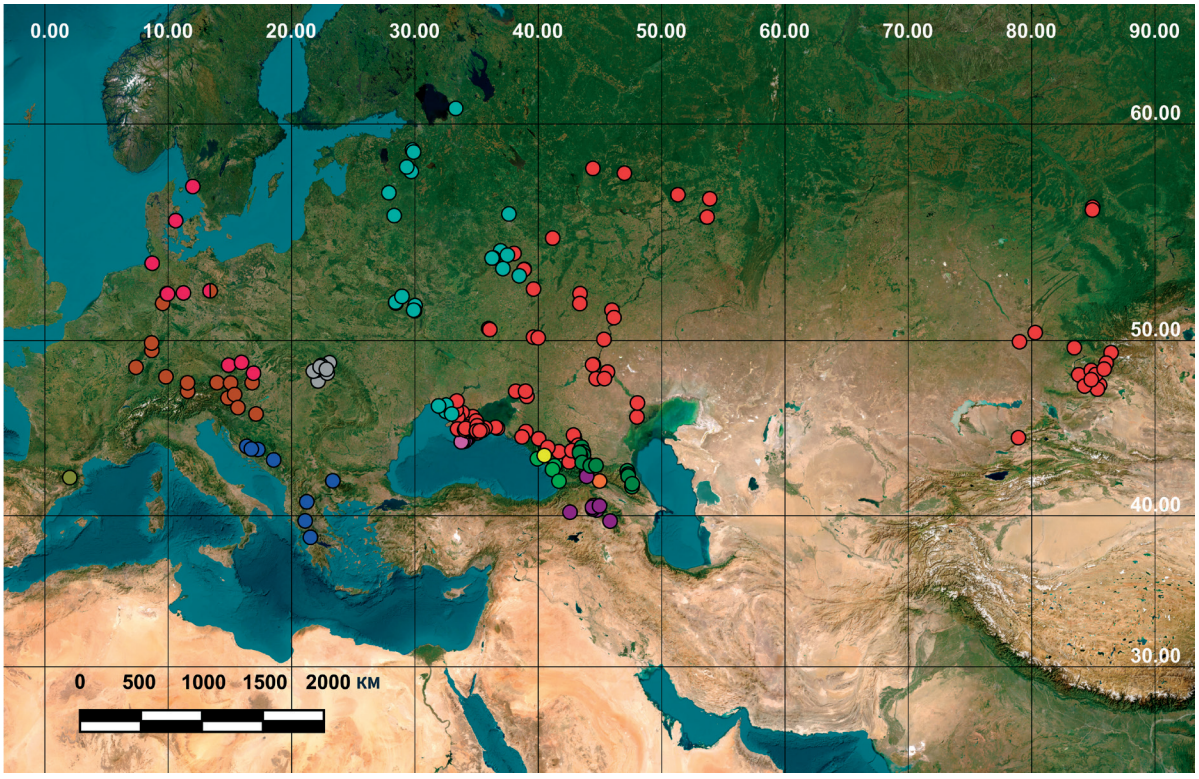


Рис. 1. Пункты сбора экземпляров *Lacerta agilis*, использованных для молекулярно-генетического анализа (весь ареал). Цветовое обозначение подвидов соответствует таковому на рис. 2–7 основного текста статьи. Детальная нумерация пунктов сбора представлена в: Приложение 1. Рис. 1 – Приложение 1. Рис. 5

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).

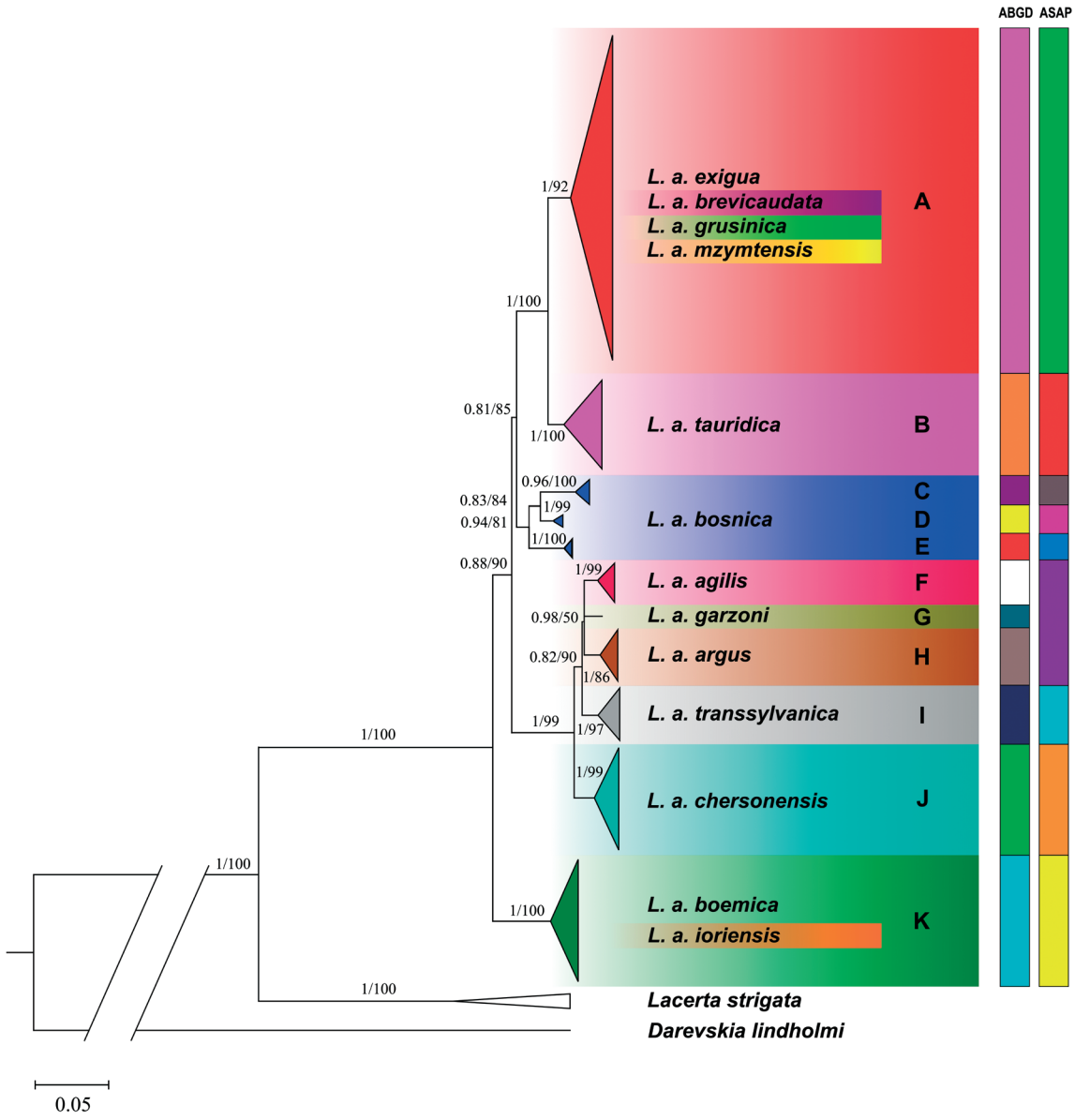


Рис. 2. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа гена *cytb* (1143 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстреп-поддержки (BA/BS). В двух столбцах разными цветами указаны выделенные молекулярные операционные таксономические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

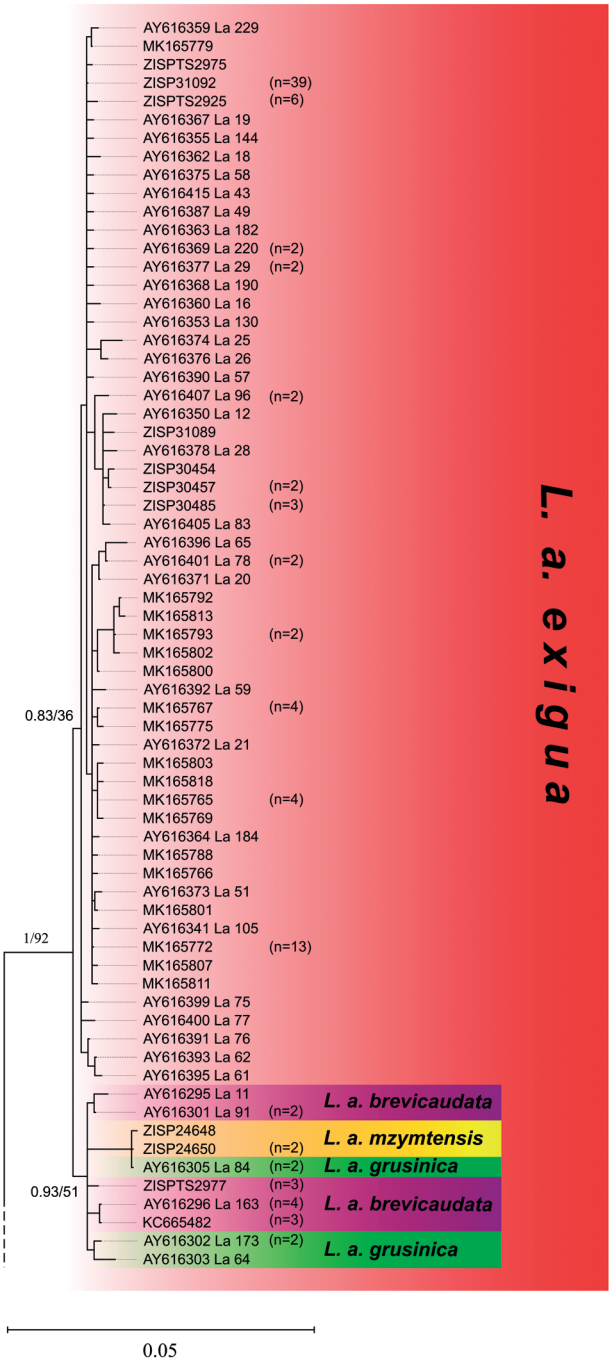


Рис. 3. Фрагмент дендрограммы филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа гена *cytb* (1143 п.н.) – клада A

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 A (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

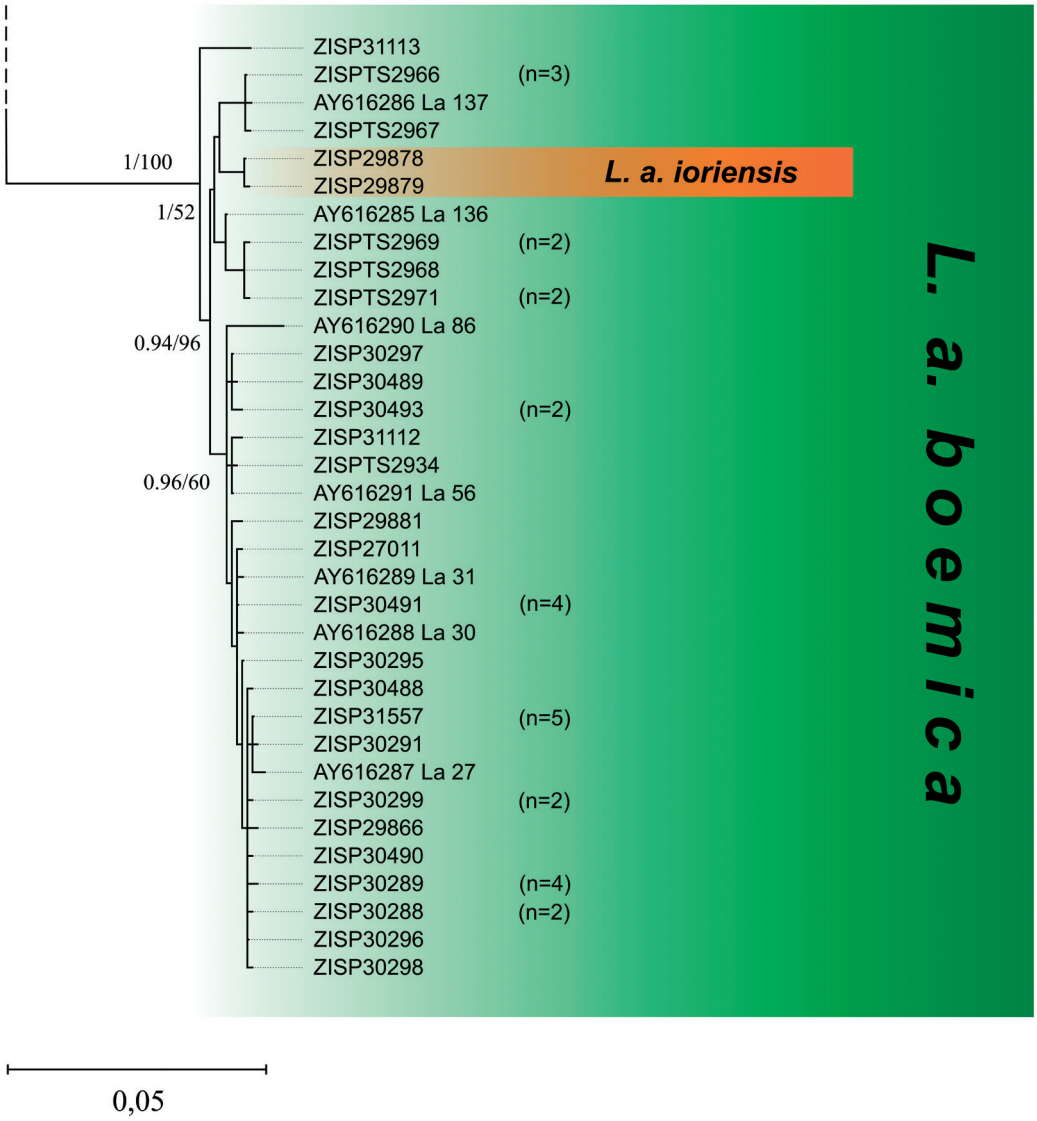


Рис. 4. Фрагмент дендрограммы филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа гена *cytb* (1143 п.н.) – клада K

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,

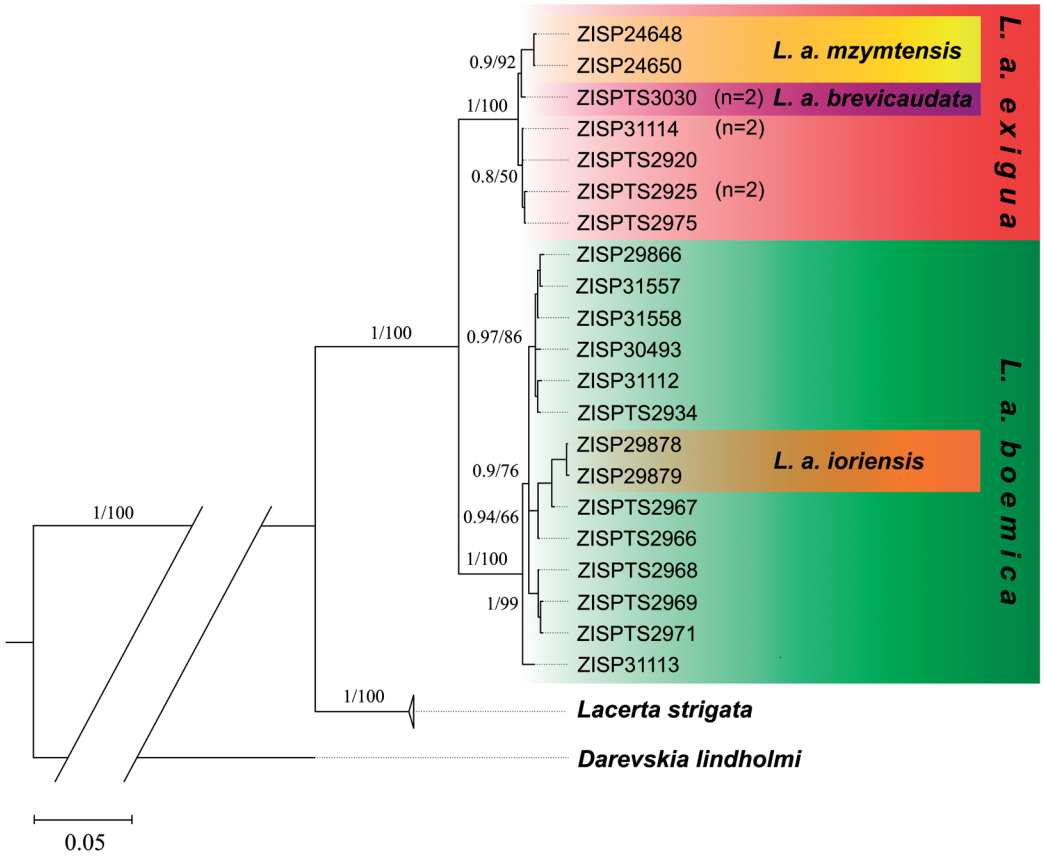


Рис. 5. Дендрограмма филогенетических отношений представителей *Lacerta agilis* по результатам анализа *cytb* + β-*fib* (1626 п.н.). В узлах указаны байесовы апостериорные вероятности и бутстрэп-поддержки (BA/BS)

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):

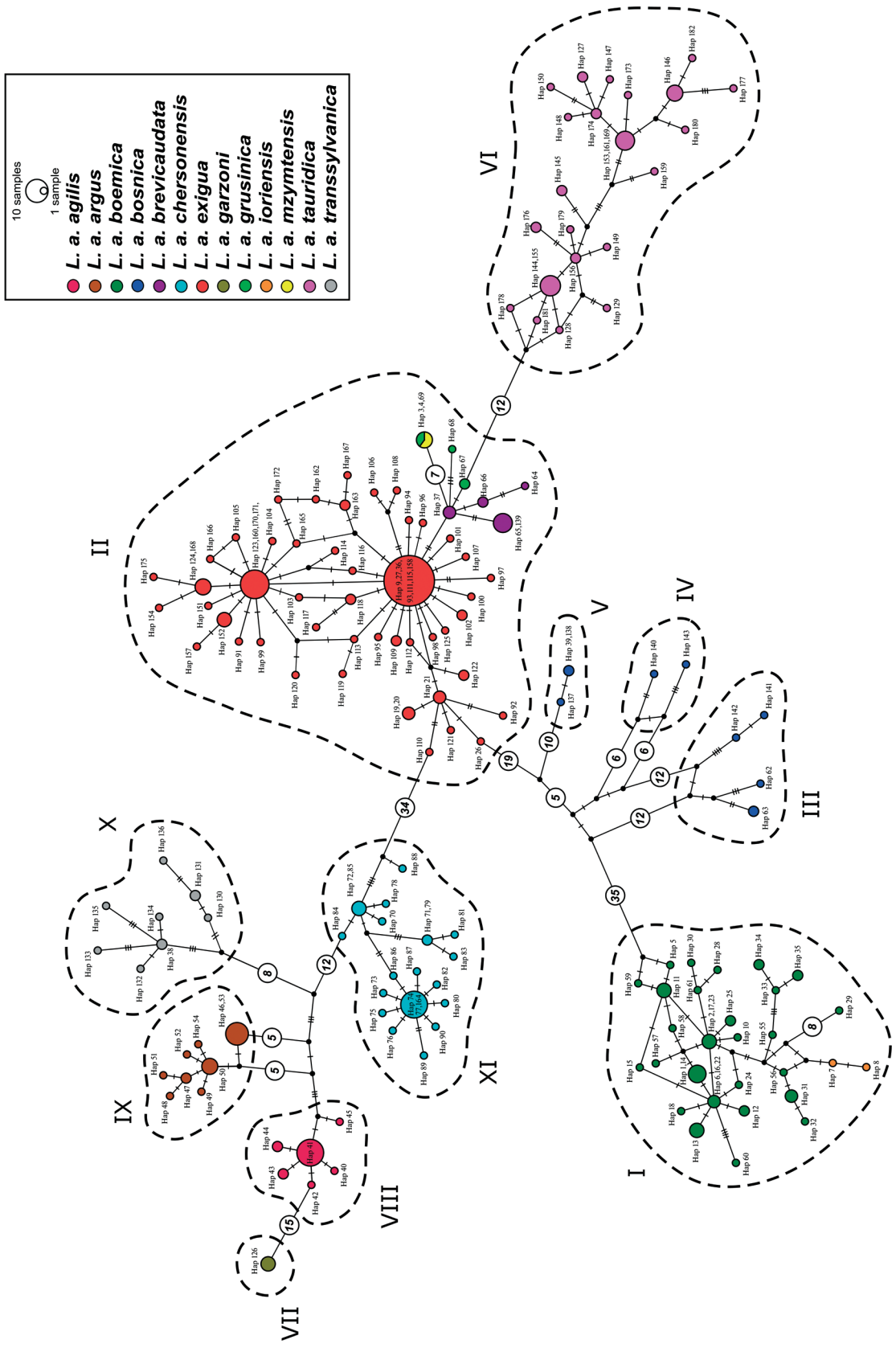


Рис. 6. Медианная сеть гаплотипов *cytb* представителей *Lacerta agilis* (1143 п.н.). Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип; размер значка пропорционален встречаемости в выборке. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки – нуклеотидные замены, черные кружки в узлах линий – предсказанные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

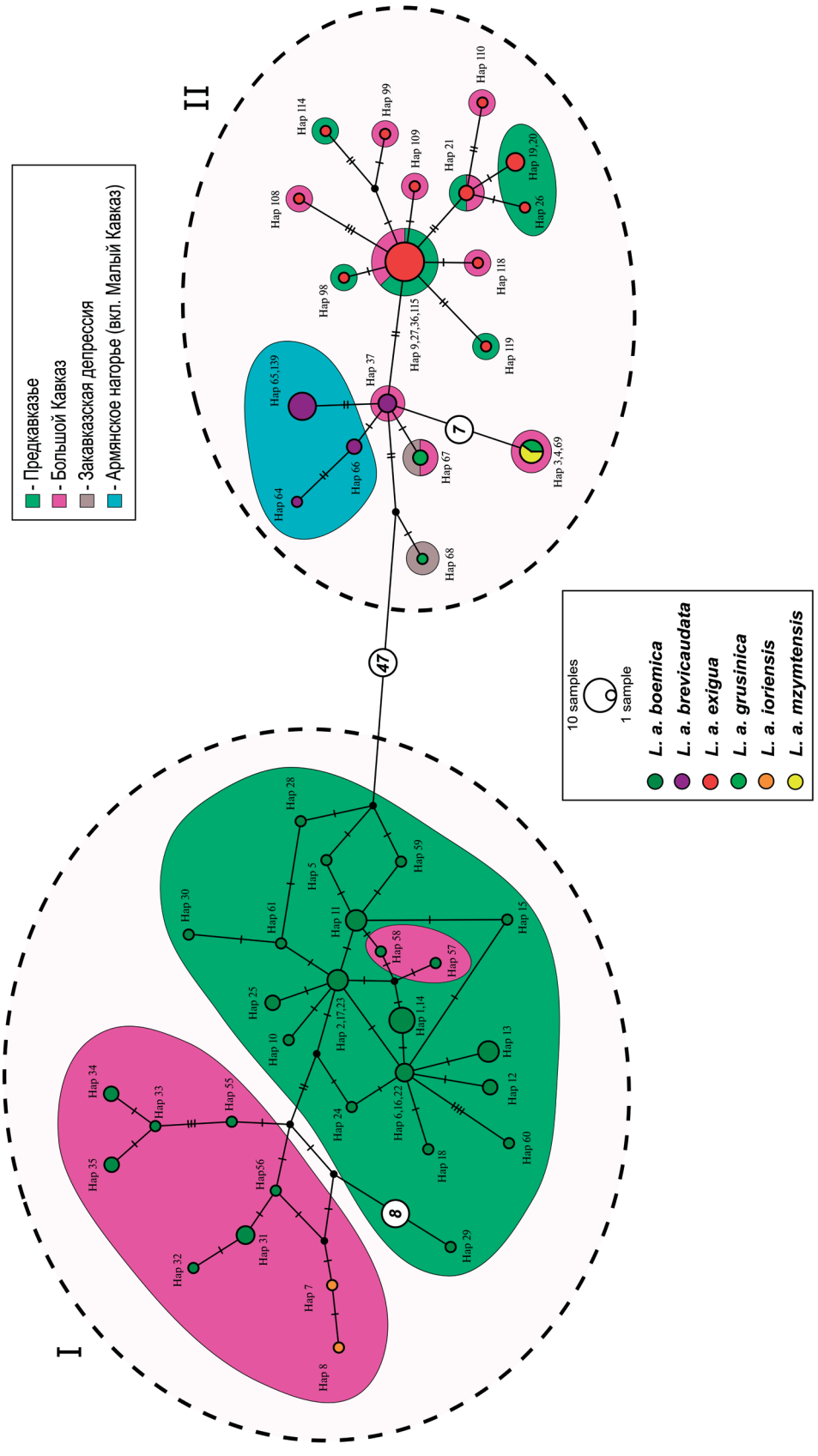


Рис. 7. Медианная сеть гаплотипов *cytb* представителей *Lacerta agilis* (1143 п.н.) с территории Кавказа. Каждый цветной кружок – уникальный гаплотип; размер значка пропорционален встречаемости в выборке. Соединительные линии – вероятные эволюционные связи, засечки – нуклеотидные замены, черные кружки 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. iloriensis*; *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. ioriensis* (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. ioriensis* 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): *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. Київ: 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. Київ, 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 contribuĢii 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

УДК 599.322.2; 574.38

DOI: 10.7868/S3034545626090060 Оригинальная статья / Original Article

Изменчивость размера генома у диплоидных и полиплоидных домовых гекконов рода *Hemidactylus* (Gekkonidae, Squamata)

С.Н. Литвинчук[1, 2, *], Н.Д. Аксенов[1], Л.Я. Боркин[3], Д.А. Мельников[3], Д.В. Скоринов[1]

[1]*Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация*

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

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

[*]*e-mail: litvinchukspartak@yandex.ru*

Аннотация. Изучение количества ядерной ДНК (размера генома) у домовых гекконов рода *Hemidactylus* показало, что размах изменчивости у особей с разной плоидностью (92% диплоидных, 7% триплоидных и 1% тетраплоидных особей) не перекрывался. Среди 10 диплоидных видов мы не выявили половых различий и географической изменчивости. Исключение составил *H. kushmorensis*, у которого выявлены две группы популяций с неперекрывающимися значениями размера генома (вероятно, криптические виды). У диплоидных видов мы выявили взаимосвязь между средним размером генома и максимальными значениями трех биоклиматических параметров: среднемесячной суточной амплитуды температур, максимальной температуры самого теплого месяца и средней температуры самого жаркого квартала в году. Вероятно, гекконы с бóльшими геномами лучше переносят резкие колебания температур, характерные для аридной и горной местности, чем виды с малыми геномами. Внутривидовая изменчивость по размеру генома у полиплоидных партеногенетических видов в среднем была выше, чем у большинства диплоидных бисексуальных видов. На острове Маргарита (Венесуэла) в Карибском море нами обнаружена популяция, представленная только триплоидными особями. Морфологически и по размеру генома они оказались близки к *H. garnotii*. Это – первая находка триплоидных гекконов в Венесуэле и в Южной Америке в целом. Все изученные нами особи *H. vietnamensis* из северного Вьетнама оказались триплоидными и имели размер генома, сходный с таковым у *H. garnotii*. Мы выявили двух тетраплоидных самцов на севере Вьетнама. Их появление, вероятно, связано с гибридизацией между триплоидными партеногенетическими самками *H. stejnegeri* и синтопическими диплоидными самцами *H. frenatus*. Это первая находка тетраплоидов среди гекконов и весьма редкое явление среди рептилий в целом.

Ключевые слова: количество ядерной ДНК, проточная ДНК-цитометрия, триплоидия, тетраплоидия, сетчатое видообразование, пресмыкающиеся

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 26-14-00226, https://rscf.ru/project/26-14-00226; С.Н. Литвинчук, Д.В. Скоринов), а также в рамках темы ЗИН РАН № 122031100282-2 (Л.Я. Боркин, Д.А. Мельников).

Соблюдение этических стандартов. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Экспериментальные процедуры проводились в соответствии с международными руководящими принципами биомедицинских исследований с использованием животных (Совет..., 1985). Соответствие международным этическим стандартам подтверждено Комиссией по этике экспериментов на животных Института цитологии РАН (идентификационный номер F18-00380; дата утверждения: 8 августа 2023 г., протокол № 14/23).

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

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Благодарности. В статье использованы полевые сборы И.С. Даревского (1924–2009) и лабораторные измерения Ю.М. Розанова (1938–2021), без которых эту работу невозможно было бы выполнить. Также мы очень благодарны А.О. Свинину, Л.Ф. Литвинчук, А.П. Лисачеву, Е.Л. Константинову, В.Л. Вершинину, Г.О. Мазепе, Д. Донаире за неоценимую помощь при проведении

© Литвинчук С.Н., Аксенов Н.Д., Боркин Л.Я., Мельников Д.А., Скоринов Д.В., 2026

полевых и лабораторных исследований, а также Г.А. Ладе, И.В. Доронину и Р.А. Назарову за ценные комментарии.

Ссылка для цитирования: *Литвинчук С.Н., Аксенов Н.Д., Боркин Л.Я., Мельников Д.А., Скоринов Д.В.* Изменчивость размера генома у диплоидных и полиплоидных домовых гекконов рода *Hemidactylus* (Gekkonidae, Squamata) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 9. С. 102–126. https://doi.org/10.7868/S3034545626090060

Genome Size Variation in Diploid and Polyploid House Geckos of the Genus *Hemidactylus* (Gekkonidae, Squamata)

S.N. Litvinchuk[1, 2, *], N.D. Aksenov[1], L.J. Borkin[3], D.A. Melnikov[3], D.V. Skorinov[1]

[1]*Institute of Cytology of the RAS, St. Petersburg, Russian Federation*

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

[3]*Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg, Russian Federation*

** e-mail: litvinchukspartak@yandex.ru*

Abstract. A study of nuclear DNA content (genome size) in house geckos of the genus *Hemidactylus* revealed that the range of variation among individuals with different ploidy (92% diploid, 7% triploid, and 1% tetraploid) did not overlap. Among ten diploid species studied, we found no sex differences or geographic variation. The exception was *H. kushmorensis*, represented by two groups of populations with non-overlapping genome size values (likely due to the presence of cryptic species). In diploid species, we found a correlation between mean genome size and maximum values of three bioclimatic parameters: mean diurnal range, the maximum temperature of warmest month and mean temperature of warmest quarter. House geckos with larger genomes likely tolerate increased temperature fluctuations typical of arid and mountainous environments better than species with smaller genomes. On average, intraspecific variability in genome size in triploid parthenogenetic species was higher than that in most diploid bisexual species. A population consisting entirely of triploid individuals was discovered on Margarita Island (Venezuela, Caribbean Sea). Morphologically and in genome size, the population was closely related to *H. garnotii*. This is the first record of triploid geckos in Venezuela and in South America as a whole. All *H. vietnamensis* individuals from northern Vietnam that we studied were triploid and had genome sizes similar to those of *H. garnotii*. We identified two tetraploid males in northern Vietnam. Their appearance is likely due to hybridization between triploid parthenogenetic females of *H. stejnegeri* and syntopic diploid males of *H. frenatus*. This is the first discovery of tetraploid geckos and a very rare occurrence among reptiles in general.

Keywords: nuclear DNA content, flow DNA cytometry, triploidy, tetraploidy, reticulated speciation, reptiles

Funding. This study was supported by the Russian Science Foundation (project No. 26-14-00226, https://rscf.ru/project/26-14-00226; S.N. Litvinchuk, D.V. Skorinov) and within the framework of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences topic No. 122031100282-2 (L.J. Borkin, D.A. Melnikov).

Ethics declarations. All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed. Experimental procedures were carried out in accordance with international guidelines for biomedical research using animals (Council..., 1985). Compliance with international ethical standards was confirmed by the Animal Experimentation Ethics Committee of the Institute of Cytology of the Russian Academy of Sciences (identification number F18-00380; approval date: August 8, 2023, protocol no. 14/23).

Conflict of interests. Authors of this paper declare that they have no conflict of interest.

Authors contribution. All authors made significant contributions to the concept and conduct of the study, and preparation of the paper.

Acknowledgements. This paper uses results of field research by I.S. Darevsky (1924–2009) and laboratory measurements by Yu.M. Rozanov (1938–2021), without which this study would not have been possible. We are also grateful to A.O. Svinin, L.F. Litvinchuk, A.P. Lisachev, E.L. Konstantinov, V.L. Vershinin,

© Litvinchuk S.N., Aksenov N.D., Borkin L.J., Melnikov D.A., Skorinov D.V., 2026

G.O. Mazepa, and D. Donaire for their invaluable assistance in conducting field and laboratory research, as well as to G.A. Lada, I.V. Doronin and R.A. Nazarov for their valuable comments.

For Citation: Litvinchuk S.N., Aksenov N.D., Borkin L.J., Melnikov D.A., Skorinov D.V. Genome Size Variation in Diploid and Polyploid House Geckos of the Genus *Hemidactylus* (Gekkonidae, Squamata). *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology.* 2026. Vol. 105, no. 9, pp. 101–126. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626090060

ВВЕДЕНИЕ

Полиплоидия, или дупликация всего генома, широко распространенное среди эукариотических организмов явление, при котором наблюдается увеличение набора хромосом, кратное гаплоидному (Albertin, Marullo, 2012; Mason, Pires, 2015; Dar, Rehman, 2017). Она сыграла значительную роль в ранней геномной эволюции растений и животных (Оно, 1973; McGrath, Lynch, 2012; Steinke et al., 2006; Zadesenets, Rubtsov, 2018; Байрамов и др., 2021; Bogart, 2021; Yu et al., 2024). Однако вклад полиплоидии в формирование современного геномного, экологического и видового разнообразия у животных традиционно недооценивается. Действительно, полиплоидия представляет собой важный путь геномной эволюции, демонстрирующий широкий спектр форм, геномных конфигураций и биологических последствий (Mezzasalma et al., 2023). Считается, что причиной такой распространенности полиплоидов является наличие новых генетических и геномных вариаций, позволяющих полиплоидным особям осваивать новые экологические ниши, вытесняя при этом своих диплоидных предков (Mason, Pires, 2015).

Полиплоидов можно разделить на две основные категории: авто- и аллополиплоиды. Аллополиплоиды имеют гибридное происхождение, т.е. являются результатом объединения геномов разных видов. Автополиплоиды могут возникать за счет увеличения числа собственных геномов вида в результате таких процессов, как дупликация генома вследствие нарушения деления половых клеток после митотической репликации, а также оплодотворения нередуцированных (т.е. диплоидных) гамет вследствие нарушения деления клеток после мейоза (Borkin et al., 1996).

Среди рептилий триплоидные линии были идентифицированы примерно у двух десятков видовых комплексов (Bogart, 1980; Kearney et al., 2009; Trifonov et al., 2015; Abdala et al., 2016; Литвинчук, 2025). Их происхождение обычно связывают с межвидовой гибридизацией и партеногенетическим размножением (Kearney et al., 2009). Иногда триплоидные партеногенетические самки скрещиваются с самцами диплоидных двуполых синтопических видов, что может привести к появлению тетраплоидных особей (Hardy, Cole, 1998; Lutes et al., 2011; Cole et al., 2014, 2017; Galoyan et al., 2025).

Домовые (или полупалые) гекконы рода *Hemidactylus* Oken, 1817 (семейство Gekkonidae Gray, 1825) представлены 199 видами (Uetz, 2026), из которых три вида – партеногенетические. Эти небольшие ящерицы обитают преимущественно в тропических и субтропических областях по всему миру, зачастую соседствуя с человеческими жилищами, где находят пищу и укрытия.

Нам известны лишь несколько статей, содержащих информацию о количестве ядерной ДНК (размере генома) у некоторых видов рода *Hemidactylus* (Soma et al., 1975; Olmo, 1976; De Smet, 1981; Colston et al., 2025). Однако представленные в них результаты были получены с использованием разных методов и поэтому плохо сопоставимы. Измерение размера генома в клетках позвоночных с помощью высокоточной (прецизионной) проточной ДНК-цитометрии (Розанов, Виноградов, 1998) позволяет точно идентифицировать полиплоидных особей, что чрезвычайно важно при изучении процессов гибридогенной сетчатой эволюции видов (Боркин, Даревский, 1980).

За более чем 40 лет у нас накопилось большое количество данных по размеру генома у ящериц (Боркин, Литвинчук, 2022), в том числе и у особей из разных популяций и видов рода *Hemidactylus*. В данной статье представлены наши данные по размеру генома и плоидности в популяциях домовых гекконов, полученные с помощью метода проточной ДНК-цитометрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1984–2026 гг. нами была изучена изменчивость размера генома у 179 особей из 70 местонахождений, на территории Вьетнама, Лаоса, Камбоджи, Таиланда, Индии, Непала, Сейшельских островов, Танзании, Египта, Кипра, Греции, Испании, Мексики, Кубы и Венесуэлы (табл. 1 и рис. 1). Определение видов производилось по признакам внешней морфологии. Деление рода *Hemidactylus* на комплексы видов осуществлялось согласно данным филогенетических работ (Carranza, Arnold, 2006; Bansal, Karanth, 2010; Bauer et al., 2010; Khandekar et al., 2023).

Измерение количества ядерной ДНК проводили методом проточной ДНК-цитометрии. Из аутотомированного ящерицей кончика хвоста брали образец крови и помещали его в раствор Версена

Таблица 1. Места сбора материала, координаты, высота, размер выборки и изменчивость размера генома (пг) у домовых гекконов рода *Hemidactylus*

Table 1. Localities, coordinates, altitude, sample size, and genome size variability (pg) in house geckos of the genus *Hemidactylus*

№	Таксон	Местонахождение	Координаты, градусы	Высота, м над ур. м.	Размер генома		
					n	Среднее ± σ (CV)	Размах
Комплекс *H. frenatus*							
1	*H. frenatus*	Патайя, Таиланд	12.950° с.ш. 100.900° в.д.	30	1	5.29	–
2	– // –	Фун Фин, Таиланд	9.083° с.ш. 99.200° в.д.	4	5	5.21 ± 0.06	5.14–5.29
3	– // –	Такуа Па, Таиланд	8.864° с.ш. 98.334° в.д.	22	1	5.29	–
4	– // –	Аонанг, Таиланд	8.025° с.ш. 98.820° в.д.	2	1	5.16	–
5	– // –	Квай река, Таиланд	14.577° с.ш. 98.744° в.д.	173	1	5.28	–
6	– // –	Фала, Таиланд	12.671° с.ш. 101.059° в.д.	16	1	5.33	–
7	– // –	Карон, Таиланд	7.831° с.ш. 98.296° в.д.	17	2	5.42 ± 0.04	5.39–5.45
8	– // –	Ката, Таиланд	7.828° с.ш. 98.297° в.д.	25	7	5.26 ± 0.02	5.24–5.29
9	– // –	Вьентьян, Лаос	17.962° с.ш. 102.606° в.д.	172	4	5.32 ± 0.02	5.30–5.34
10	– // –	Тхакхек, Лаос	17.420° с.ш. 104.857° в.д.	156	1	5.29	–
11	– // –	Сиемреап, Камбоджа	13.359° с.ш. 103.865° в.д.	213	1	5.31	–
12	– // –	Муйне, Вьетнам	10.952° с.ш. 108.250° в.д.	1	5	5.09 ± 0.16	4.90–5.24
13	– // –	Вьетнам (без локалитета)**	–	–	2	5.19 ± 0.20	5.04–5.33
14	– // –	Анс Ройяль, Сейшелы*	4.739° ю.ш. 55.517° в.д.	7	21	5.39 ± 0.07	5.28–5.53
15	– // –	Вальядолид, Мексика*	20.691° с.ш. 88.202° з.д.	23	1	5.36	–
16	– // –	Кампече, Мексика*	20.360° с.ш. 89.771° з.д.	56	1	5.37	–
		Общее для *H. frenatus*			55	5.31 ± 0.12 (2.3)	4.90–5.53
Комплекс *H. platyurus*							
17	*H. platyurus*	Патайя, Таиланд	12.950° с.ш. 100.900° в.д.	30	4	4.43 ± 0.07	4.39–4.53
18	– // –	Аонанг, Таиланд	8.025° с.ш. 98.820° в.д.	2	2	4.42 ± 0.10	4.35–4.49
19	– // –	Бат Чанг, Таиланд	12.716° с.ш. 101.031° в.д.	79	1	4.38	–
20	– // –	Фала, Таиланд	12.670° с.ш. 101.051° в.д.	9	3	4.43 ± 0.09	4.37–4.54

Таблица 1. Продолжение / **Table 1.** Continuation

№	Таксон	Местонахождение	Координаты, градусы	Высота, м над ур. м.	Размер генома		
					n	Среднее ± σ (CV)	Размах
21	– // –	Вьентьян, Лаос	17.962° с.ш. 102.606° в.д.	172	1	4.66	–
22	– // –	Тхакхек, Лаос	17.420° с.ш. 104.857° в.д.	156	1	4.72	–
23	– // –	Байон, Камбоджа	13.441° с.ш. 103.860° в.д.	46	1	4.52	–
24	– // –	Муйне, Вьетнам	10.952° с.ш. 108.250° в.д.	1	2	4.35 ± 0.04	4.32–4.38
		Общее для *H. platyurus*			15	4.45 ± 0.12 (2.6)	4.32–4.72
		Комплекс *H. flaviviridis*					
25	*H. flaviviridis*	Порт Галиб, Египет*	25.535° с.ш. 34.639° в.д.	6	1	5.31	–
26	– // –	Белдади, Непал	28.947° с.ш. 80.148° в.д.	234	1	5.39	–
27	– // –	Гаири, Непал	27.623° с.ш. 84.161° в.д.	172	2	5.20 ± 0.11	5.13–5.28
28	– // –	Дели, Индия	28.645° с.ш. 77.214° в.д.	224	1	5.34	–
29	– // –	Мандви, Индия	22.841° с.ш. 69.354° в.д.	4	1	5.28	–
30	– // –	Чамба, Индия	32.567° с.ш. 76.116° в.д.	824	1	5.28	–
31	– // –	Манджгран, Индия	32.184° с.ш. 76.219° в.д.	673	1	5.27	–
32	– // –	Дхар Канзи, Индия	31.247° с.ш. 76.732° в.д.	938	1	5.30	–
33	– // –	Касоли, Индия	30.899° с.ш. 77.012° в.д.	1480	1	5.31	–
34	– // –	Индия, Химачал-Прадеш (без локалитета)	–	–	2	5.24 ± 0.01	5.24–5.25
		Общее для *H. flaviviridis*			12	5.28 ± 0.06 (1.2)	5.13–5.39
		Комплекс *H. brookii*					
35	*H. kushmorensis*	Баират, Индия	27.443° с.ш. 76.242° в.д.	438	1	5.22	–
36	– // –	Ранакпур, Индия	25.139° с.ш. 73.468° в.д.	402	1	5.24	–
37	– // –	Морби, Индия	22.857° с.ш. 70.822° в.д.	62	1	5.20	–
38	– // –	Амрели, Индия	22.608° с.ш. 71.227° в.д.	82	2	5.21 ± 0.00	5.21–5.22
39	– // –	Дварка, Индия	22.252° с.ш. 68.967° в.д.	4	2	5.23 ± 0.01	5.22–5.23
		Общее для *H. kushmorensis*			7	5.22 ± 0.01 (0.3)	5.20–5.24
40	*H.* cf. *kushmorensis*	Чамба, Индия	32.567° с.ш. 76.116° в.д.	824	1	4.90	–

Таблица 1. Продолжение / **Table 1.** Continuation

№	Таксон	Местонахождение	Координаты, градусы	Высота, м над ур. м.	Размер генома		
					n	Среднее ± σ (CV)	Размах
41	– // –	Манджгран, Индия	32.184° с.ш. 76.219° в.д.	673	5	4.96 ± 0.02	4.93–4.98
42	– // –	Бир, Индия	32.047° с.ш. 76.708° в.д.	1454	3	4.95 ± 0.01	4.93–4.96
43	– // –	Надаун, Индия	31.789° с.ш. 76.345° в.д.	451	1	4.97	–
44	– // –	Джакри, Индия	31.399° с.ш. 77.585° в.д.	877	5	4.93 ± 0.03	4.88–4.95
45	– // –	Арки, Индия	31.152° с.ш. 76.966° в.д.	1143	2	4.92 ± 0.02	4.91–4.93
46	– // –	Нурси, Индия	31.396° с.ш. 77.607° в.д.	923	2	4.91 ± 0.00	4.91–4.91
47	– // –	Дели, Индия	28.633° с.ш. 77.250° в.д.	208	4	5.05 ± 0.03	5.02–5.08
48	– // –	Абу Роад, Индия	24.535° с.ш. 72.797° в.д.	254	1	5.00	–
49	– // –	Мандви, Индия	22.841° с.ш. 69.354° в.д.	4	1	5.07	–
50	– // –	Морби, Индия	22.857° с.ш. 70.822° в.д.	62	2	5.07 ± 0.05	5.02–5.14
51	– // –	Криши Кендра, Индия	30.672° с.ш. 76.889° в.д.	336	7	5.01 ± 0.05	4.96–5.09
52	– // –	Ревалсар, Индия	31.633° с.ш. 76.833° в.д.	1332	2	5.00 ± 0.00	4.99–5.00
		Общее для *H.* cf. *kushmorensis*			36	4.98 ± 0.06 (1.2)	4.88–5.14
53	*H.* cf. *parvimaculatus*	Рампур, Индия	28.812° с.ш. 79.024° в.д.	222	1	5.35	–
54	– // –	Гагригол, Индия	29.904° с.ш. 79.634° в.д.	1134	1	5.31	–
		Общее для *H.* cf. *parvimaculatus*			2	5.33 ± 0.03 (0.5)	5.31–5.35
55	*H. murrayi*	Донгорпур, Индия	15.545° с.ш. 73.774° в.д.	12	3	4.29 ± 0.00 (0.1)	4.28–4.29
		Комплекс *H. mabouia*					
56	*H. mercatorius*	Фаркуар атолл, Сейшелы	10.190° ю.ш. 51.160° в.д.	6	1	3.75	–
57	*H. mabouia*	Варадеро, Куба*	23.137° с.ш. 81.281° з.д.	7	13	4.76 ± 0.19	4.40–5.03
58	– // –	Топес де Коллантес, Куба*	21.907° с.ш. 80.017° з.д.	683	3	4.72 ± 0.22	4.47–4.86
59	– // –	Марумби, Танзания*	6.137° ю.ш. 39.425° в.д.	10	4	4.64 ± 0.05	4.60–4.71
		Общее для *H. mabouia*			20	4.73 ± 0.17 (3.7)	4.40–5.03
		Комплекс *H. turcicus*					
60	*H. turcicus*	Гениели, Кипр	35.233° с.ш. 33.303° в.д.	164	1	4.43	–

Таблица 1. Окончание / **Table 1.** End

№	Таксон	Местонахождение	Координаты, градусы	Высота, м над ур. м.	Размер генома		
					n	Среднее ± σ (CV)	Размах
61	– // –	Бенитсес, Греция	39.541° с.ш. 19.914° в.д.	12	3	4.35 ± 0.01	4.35–4.36
62	– // –	Фалираки, Греция	36.334° с.ш. 28.205° в.д.	7	1	4.46	–
63	– // –	Ла Муленета, Испания	36.563° с.ш. 5.237° з.д.	253	1	4.37	–
		Общее для *H. turcicus*			6	4.39 ± 0.05 (1.1)	4.35–4.46
Комплекс *H. platycephalus*							
64	*H. platycephalus*	Нунгви, Танзания	5.727° ю.ш. 39.292° в.д.	5	1	5.14	–
65	– // –	Марумби, Танзания	6.137° ю.ш. 39.425° в.д.	10	6	5.12 ± 0.03	5.08–5.16
		Общее для *H. platycephalus*			7	5.12 ± 0.03 (0.6)	5.08–5.16
Партеногенетические триплоидные виды							
66	*H.* cf. *garnotii*	Альтаграсиа, Венесуэла*	11.109° с.ш. 63.961° з.д.	6	8	6.40 ± 0.32 (5.1)	6.04–6.90
67	*H. garnotii*	Квай река, Таиланд	14.577° с.ш. 98.744° в.д.	173	1	6.01	–
68	– // –	Интанон, Таиланд	18.537° с.ш. 98.521° в.д.	1260	1	6.64	–
		Общее для *H. garnotii*			2	6.33 ± 0.45 (7.1)	6.01–6.64
69	*H. vietnamensis*	Мокчау, Вьетнам	20.849° с.ш. 104.636° в.д.	865	3	6.49 ± 0.02 (0.3)	6.47–6.51
Гибридные самцы (4*n*) между партеногенетическими триплоидными и диплоидными обоеполыми видами							
70	*H. stejnegeri* × *H. frenatus*	Ку Лау Бамун остров, Вьетнам	21.041° с.ш. 107.593° в.д.	17	2	8.65 ±0.03 (0.3)	8.63–8.67

Примечания. * Инвазивные популяции видов. ** Особи собраны И.С. Даревским в 1987 году в прибрежной части Вьетнама (дюны Куанг Фу и острова в Южно-Китайском море (Darevsky, 1990)).

Notes. * Invasive populations. ** The individuals were collected by I.S. Darevsky in 1987 in the coastal part of Vietnam (Quang Phu Sand Dunes and islands in the South China Sea (Darevsky, 1990)).

(фосфатный буфер, содержащий 0.7 мМ ЭДТА, pH = 7.3–7.7; Биолот, Санкт-Петербург, Россия). Клетки хранились при 4–6°C. Тестируемые клетки крови смешивались с клетками репера, в качестве которых были взяты сплиноциты самцов домовой мыши (*Mus musculus* Linnaeus, 1758 (лабораторная линия C57B1; цит. по: Bianchi et al. (1983) средний размер генома этого вида равен 6.80 пг)), или клетки крови травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) из Ленинградской области России (10.32 пг цит. по: Borkin et al. (2001)).

Проточную ДНК-цитометрию проводили, используя проточный цитометр CytoFLEX, Beckman Coulter, Inc., CA (ЭБ) и/или лабораторную модель проточного цитометра (ЭБ+ОМ), разработанную в Институте цитологии Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия; https://patents.google.com/patent/SU1056008A1/ru) на основе флуоресцентного микроскопа Люмам-И1 (Ломо, Санкт-Петербург, Россия) с ртутной лампой в качестве источника света. Общая концентрация клеток во взвеси составляла примерно 10^6 клеток/мл. К 500 мкл смеси клеток репера и 500 мкл смеси клеток тестируемого вида добавляли последовательно 5.5 мкл 0.3 М водного раствора $MgCl_2$, 5.5 мкл 1%-ного водного раствора Тритона X-100 и 5.5 мкл 1%-ного водного раствора бромистого этидия (ЭБ; для измерения на CytoFLEX) или вместо последнего компонента смесь из 2.5 мкл 1%-ного водного раствора оливомицина и 5.0 мкл 1%-ного водного раствора бромистого этидия (ЭБ+ОМ; для измерения на лабораторной модели проточного цитометра). Стандартная продолжительность

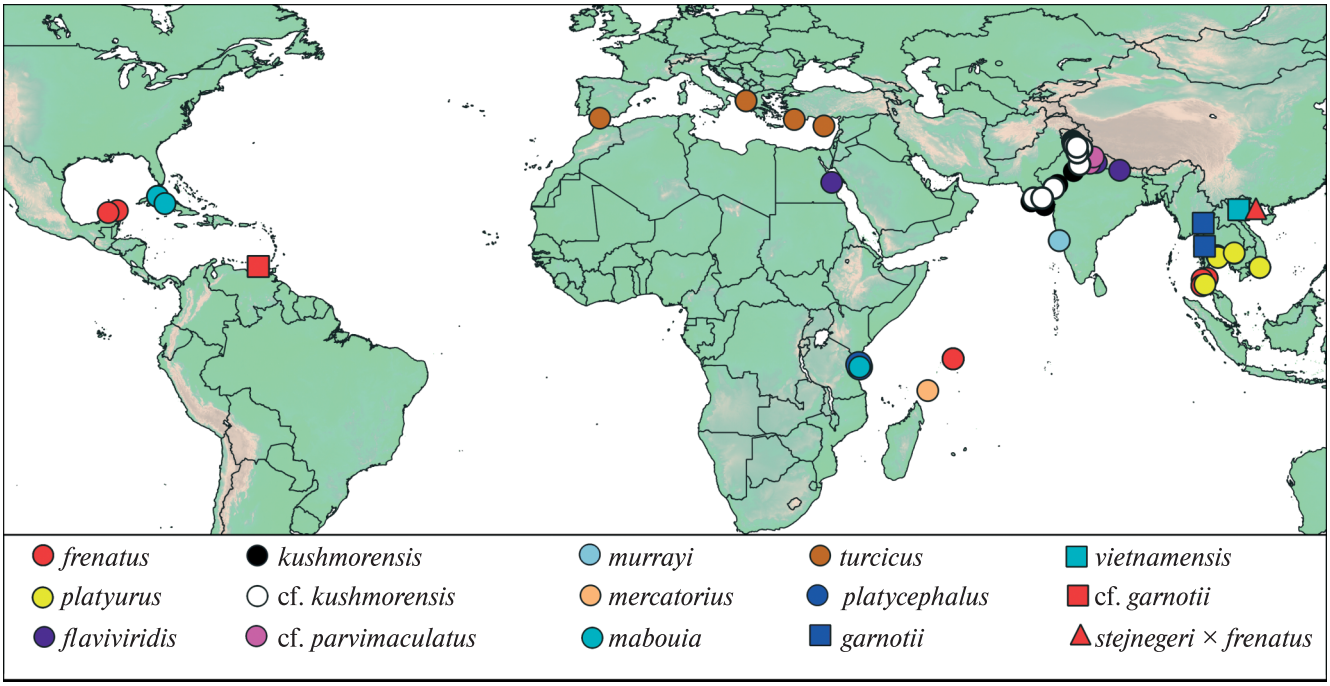


Рис. 1. Карта мест сбора выборок домовых гекконов рода *Hemidactylus*. Диплоидные популяции обозначены кружками, триплоидные – квадратами, а тетраплоидная – треугольником

Fig. 1. Localities of house geckos of the genus *Hemidactylus*. Diploid populations are indicated by circles, triploid populations by squares, and the tetraploid population by a triangle

окрашивания составляла от 10 до 60 мин при комнатной температуре (~21°C).

Размер генома в относительных единицах определяли для каждой особи как отношение среднего значения пика исследуемых клеток на ДНК-гистограмме к пику для вида-репера. Для анализа результатов измерений были использованы программы CytExpert 2.0 (Beckman Coulter) и BARS (Институт цитологии РАН). Из-за ГЦ-специфичности оливомицина значения размера генома, полученные при окрашивании ядер смесью этого красителя с бромистым этидием, всегда были завышены. Поэтому мы умножали их на экспериментально вычисленный коэффициент, который в среднем для ящериц этого рода был равен 0.884. Некоторые другие детали метода были описаны ранее (Borkin et al., 1996; Розанов, Виноградов, 1998).

Для оценки влияния климатических условий на размер генома среди популяций мы использовали 19 стандартных биоклиматических параметров (BIO1–19; пространственное разрешение 30 секунд; климатические данные за ~1950–2000 гг.) из базы данных WorldClim 2.1 (Fick, Hijmans, 2017). Площадь ареала видов мы вычисляли с помощью программы QGIS Desktop 3.12.1 по полигонам из базы данных «The IUCN Red List of Threatened Species» (https://www.iucnredlist.org/), а также по данным из ряда литературных источников (Lajmi et al., 2016; Weterings, 2018; Midtgaard, 2026; Uetz, 2026). Статистический анализ данных был проведен при помощи программы Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При изучении размера генома у домовых гекконов нами было выявлено 164 (92%) диплоидных, 13 (7%) триплоидных и 2 (1%) тетраплоидных особи (табл. 1). Размах изменчивости у особей с разной плоидностью не перекрывался (3.75–5.54, 6.01–6.90 и 8.63–8.67 пг соответственно; рис. 2). Среди диплоидных видов мы не выявили половых различий. Внутривидовой изменчивости также не отмечено (табл. 1). Исключение составил только *H. kushmorensis*, у которого выявлены 2 группы популяций (обозначены нами как *H. kushmorensis* и *H.* cf. *kusmorensis*) с неперекрывающимися значениями размера генома (табл. 1, рис. 2). Средние различия между этими формами составили 4.7%. Тогда как средние различия между популяциями внутри этих форм были намного ниже (в среднем 1.3%, $\sigma = 0.9$, размах 0–3.4, $n = 88$).

По количеству ядерной ДНК виды рода *Hemidactylus* можно условно разделить на две основные группы. Первая из них включает *H. platyurus* (Schneider, 1797), *H. turcicus* (Linnaeus, 1758), *H. murrayi* Gleadow, 1887 и *H. mercatorius* Gray, 1842

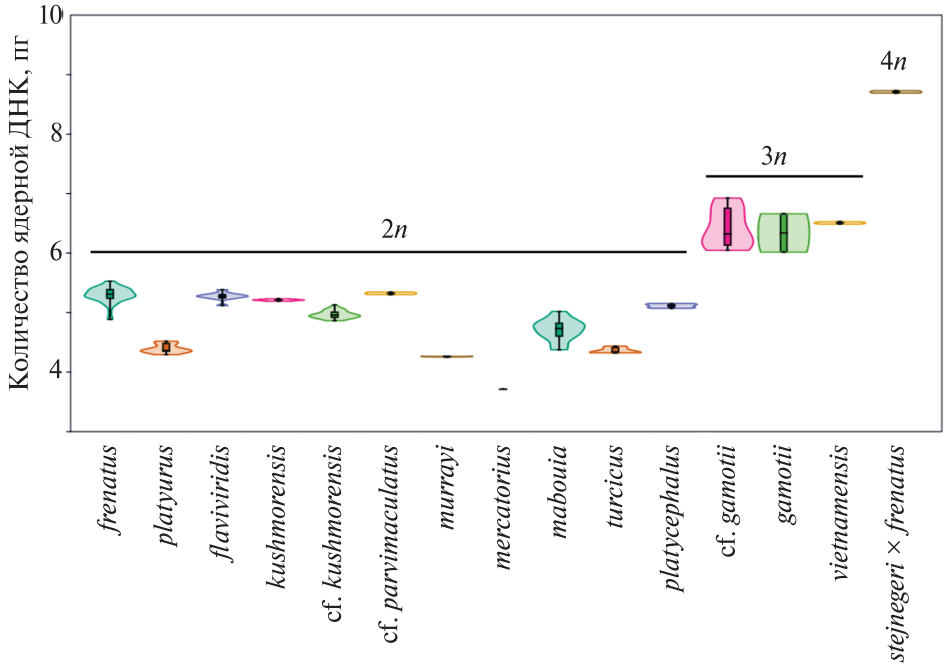


Рис. 2. Изменчивость (виолин-плоты) количества ядерной ДНК у различных видов домовых гекконов рода *Hemidactylus*

Fig. 2. Variability (violin plots) of the nuclear DNA content in various species of house geckos of the genus *Hemidactylus*

с меньшими геномами (в среднем менее 4.7 пг). Во вторую группу попали виды с бóльшими геномами. Это – *H. frenatus* Duméril et Bibron, 1836, *H. flaviviridis* Rüppell, 1835, *H. kushmorensis* Murray, 1884, *H. parvimaculatus* Deraniyagala, 1953, *H. platycephalus* Peters, 1854 и *H. mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818). Распределение видов по этим группам не связано с их филогенетическими взаимоотношениями. Например, среди комплексов *H. mabouia* и *H. brookii*, представленных в нашем исследовании несколькими видами, часть видов оказалась в группе с бóльшими геномами (*H. mabouia*, *H. kushmorensis*, *H.* cf. *kushmorensis* и *H.* cf. *parvimaculatus*), а другая – с меньшими (*H. mercatorius* и *H. murrayi*).

У диплоидных видов достоверная корреляция была отмечена между средним размером генома и максимальными значениями трех биоклиматических параметров: среднемесячной суточной амплитудой температур (BIO2; $r^2 = 0.529$, df = 1.90, $p = 0.011$; Рис. 3), максимальной температурой самого теплого месяца (BIO5; $r^2 = 0.468$, df = 1.90, $p = 0.020$) и средней температурой самого жаркого квартала в году (BIO10; $r^2 = 0.426$, df = 1.90, $p = 0.030$). С остальными биоклиматическими параметрами связи не выявлено. Корреляция между средним размером генома и площадью ареала ($r^2 = 0.011$, df = 1.80, $p = 0.777$), а также наиболее северной и южной границами ареала ($r^2 = 0.152$,

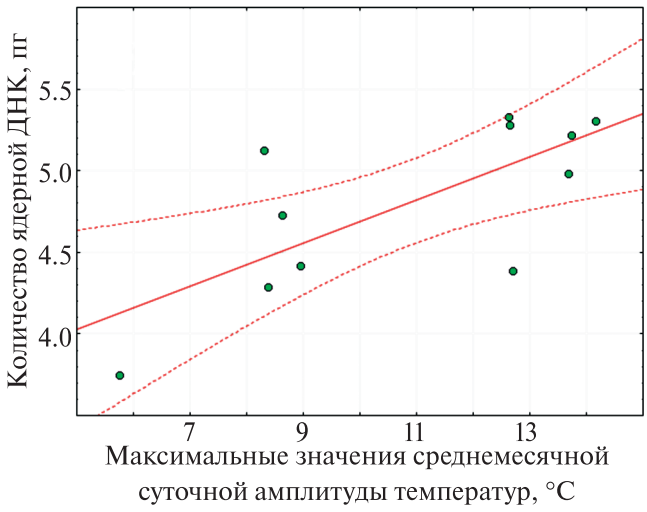


Рис. 3. Взаимосвязь между средним количеством ядерной ДНК и максимальными значениями среднемесячной суточной амплитуды температур у диплоидных видов домовых гекконов рода *Hemidactylus*

Fig. 3. The relationship between the average of nuclear DNA content and maximum values of the mean diurnal range in diploid species of house geckos of the genus *Hemidactylus*

Таблица 2. Средние значения некоторых переменных у диплоидных видов домовых гекконов рода *Hemidactylus*

Table 2. Mean values of some variables in diploid species of house geckos of the genus *Hemidactylus*

Вид	Переменные							
	РГ	BIO2	BIO5	BIO10	НВ	ПА	СГ	ЮГ
frenatus	5.31	14.16	37.00	29.55	213	10299683	32.47	−22.7
platyurus	4.45	8.94	34.60	29.55	172	4981879	29.3	−10.36
flaviviridis	5.28	12.64	40.10	32.53	1480	3670492	35.15	9.9
kushmorensis	5.22	13.73	39.90	31.85	438	976708	33.87	20.97
cf. *kushmorensis*	4.98	13.68	40.00	32.55	1454	–	–	–
parvimaculatus	5.33	12.63	39.40	31.45	1134	1998700	22.9	−21.39
murrayi	4.29	8.37	33.50	28.85	12	175281	22.43	8.86
mercatorius	3.75	5.76	30.50	27.47	6	592102	−9.19	−25.6
mabouia	4.73	8.63	32.20	27.93	683	19833357	29.02	−34.98
turcicus	4.39	12.69	37.00	28.53	253	6626600	45.94	15.68
platycephalus	5.12	8.30	32.30	28.08	10	1757233	4.3	−24.97

Примечания. РГ – размер генома (пг), BIO2 – максимальные значения среднемесячной суточной амплитуды температур (°C), BIO5 – максимальные значения наибольшей температуры самого теплого месяца (°C), BIO10 – максимальные значения средней температуры самого жаркого квартала в году (°C), НВ – наибольшая высота, где нами был обнаружен этот вид (м над ур. м.), ПА – площадь ареала (тыс. км^2), СГ и ЮГ – координаты наиболее северной и южной границ ареала соответственно (градусы северной широты). Для ПА, СГ и ЮГ были объединены данные по криптическим формам *H. kushmorensis* и *H.* cf. *kushmorensis*.

Notes. РГ – average genome size (pg), BIO2 – maximum values of the mean diurnal range (°C), BIO5 – the maximum temperature of warmest month (°C), BIO10 – the mean temperature of warmest quarter (°C), НВ – highest altitude where we found the species (m above sea level), ПА – range area (thousands of sq. km), СГ и ЮГ – coordinates of the northernmost and southernmost boundaries of the range, respectively (degrees north). Variables ПА, СГ, and ЮГ for which data were combined for the cryptic forms of *H. kushmorensis* and *H.* cf. *kushmorensis*.

df = 1.80, $p = 0.265$ и $r^2 = 0.001$, df = 1.80, $p = 0.925$ соответственно) нами также не найдена.

Анализ взаимосвязи между средним количеством ядерной ДНК у изученных нами диплоидных видов и максимальной высотой, на которой эти виды были собраны, не выявил достоверную корреляцию ($r^2 = 0.301$, df = 1.90, $p = 0.080$). Однако виды с бóльшими геномами были отмечены наиболее высоко в горах: *H. flaviviridis* (до 1480 м над ур. м.), *H.* cf. *kushmorensis* (1454 м), *H.* cf. *parvimaculatus* (1134 м), *H. mabouia* (683 м), *H. kushmorensis* (438 м) и *H. frenatus* (213 м). А все виды из группы с малыми геномами встречались только на высотах до 253 м над ур. м. (табл. 2). Полиплоидные виды были отмечены как в горах (до 1260 м над ур. м.), так и в низинных районах.

Изучение триплоидных партеногенетических видов показало, что среднее количество ядерной ДНК (6.33–6.49 пг; табл. 1) примерно соответствует среднему диплоидному размеру генома, например, у диплоидного вида *H. platyurus* (вероятно, один из их ближайших родственников (Mezzasalma, 2024)), умноженному на 1.5 (6.68 пг). Среднее количество ядерной ДНК у тетраплоидных особей (предположительно гибриды между триплоидным *H. stejnegeri* Ota et Hikida, 1989 и диплоидным *H. frenatus*; 8.65 пг) приблизительно равно среднему размеру генома у изученных нами триплоидных особей плюс половина среднего количества ядерной ДНК диплоидного *H. frenatus* (6.41+2.66 = 9.07 пг).

Внутривидовая изменчивость по размеру генома у партеногенетических видов (триплоидные популяции; среднее CV = 4.2 ± 3.5%, размах 0.3–7.1%) в среднем была выше, чем у диплоидных бисексуальных видов (1.4 ± 1.2%, размах 0.1–3.7%; табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение с данными других авторов

Сравнение полученных нами результатов с данными других авторов показало, что использование разных методов измерения количества ядерной ДНК может давать различающиеся результаты. Так, Сома с соавторами (Soma et al., 1975) определяли размер генома в клетках крови у самки *H. mabouia* из Сан-Паулу (Бразилия) с использованием реакции Фельгена (Feulgen, Rossenbeck, 1924). Эти авторы установили, что количество ядерной ДНК у этого вида равно 3.75 пг. Эти значения оказались заметно ниже оценок, полученных нами в данной работе (среднее 4.73 пг; табл. 1). Большая разница между результатами может быть объяснена

различиями в оценке количества ДНК у реперных видов. Так, указанные авторы считали, что размер генома в клетках человека равен 5.99 пг, а крысы *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) – 5.7 пг. Мы в нашей работе для реперного вида *Mus musculus* использовали данные по размеру генома, взятые из статьи Бьянки с соавторами (Bianchi et al., 1983). В ней размер генома человека определен как 7.30 пг, а крысы – 6.74 пг, что в среднем на 16.7% выше, чем оценки у Сомы с соавторами (Soma et al., 1975). Если применить эту поправку к данным по количеству ядерной ДНК у *H. mabouia* из Сан-Паулу, то размер генома будет равен 4.50 пг, что достаточно близко к нашим результатам.

Позднее Ольмо (Olmo, 1976) измерял количество ядерной ДНК в эритроцитах у одной особи *H. frenatus* и одной особи *H. brookii* Gray, 1845 (локалитеты не указаны) с использованием реакции Фельгена (Feulgen, Rossenbeck, 1924). Размер генома у *H. frenatus* был оценен им в 6.04 пг, а *H. brookii* в 6.34 пг. Эти значения заметно выше результатов, полученных нами для *H. frenatus* (в среднем 5.31 пг). Другой вид (*H. brookii*) нами не был изучен. В качестве реперного вида в работе Ольмо (Olmo, 1976) были использованы клетки крови ящерицы «*Lacerta s. sicula*», ныне *Podarcis siculus* (Rafinesque, 1810), средний размер генома которой был оценен в 4.4 пг. Согласно нашим данным, среднее количество ДНК у *P. siculus* равно 3.67 ± 0.05 пг (размах 3.59–3.72, $n = 5$), что на 18.1% ниже оценки Ольмо (Olmo, 1976). Если применить эту поправку, то размер генома *H. frenatus* будет равен 4.95 пг, что несколько ниже наших подсчетов.

Де-Смет (De Smet, 1981) опубликовал данные для пяти, как он полагал, видов домовых гекконов, каждый из которых был представлен лишь одной особью. Это отражало господствовавшие тогда представления о стабильности (отсутствии изменчивости) размера генома в пределах вида. Полученные этим автором с помощью реакции Фельгена (Feulgen, Rossenbeck, 1924) значения были различными: «*H. brookii angulatus*» – 5.9 пг и «*H. leightoni*» – 4.3 пг. Однако сейчас оба этих таксона относят к одному и тому же виду *H. angulatus* Hallowell, 1854, у которого, таким образом, количество ядерной ДНК заметно варьировало. Кроме того, Де-Смет (De Smet, 1981) привел данные еще для трех видов: *H. brookii* – 5.8 пг, *H. leschenaultii* Duméril et Bibron, 1836–3.9 пг и *H. frenatus* – 3.2 пг.

В нашем распоряжении из изученных Де-Сметом (De Smet, 1981) видов был только *H. frenatus*, чей размер генома оказался заметно крупнее (5.31 пг; табл. 1). Эта разница может быть объяснена различиями в оценке количества ядерной ДНК у реперных видов. Так, Де-Смет (De Smet, 1981) считал, что размер генома в клетках человека равен 6.0 пг, а мы – 7.30 пг (см. обсуждение выше), что в среднем на 19.6% выше. Если применить эту поправку к данным Де-Смета (De Smet, 1981), то размер генома у *H. frenatus* будет равен 3.83 пг, что тем не менее все равно заметно ниже наших данных (5.30 пг). При этом по данным Шейни с соавторами (Shaney et al., 2014), оценки размера генома, полученные с помощью метода Фельгена (Feulgen, Rossenbeck, 1924), обычно гораздо менее точны, чем таковые, полученные с помощью проточной ДНК-цитометрии.

Недавно Колстон с соавторами (Colston et al., 2025) представили данные по секвенированию ядерного генома у трех видов домовых гекконов (*H. brookii*, *H. flaviviridis* и *H. macropholis* Boulenger, 1896), оценив их размер гаплоидного генома в 2.0, 2.3 и 2.0 Гб соответственно. Если использовать формулу, предложенную Долезел с соавторами (Dolezel et al., 2003), то диплоидный размер генома у этих видов должен быть равен 3.91, 4.50 и 3.91 пг соответственно. Из этих трех видов нами был изучен только *H. flaviviridis*. Оценка количества ядерной ДНК у этого вида, выполненная Колстон с соавторами (Colston et al., 2025), заметно (на 16.0% ниже) отличается от наших результатов (4.50 против 5.28 пг). Такая разница между нашими результатами проточной ДНК-цитометрии и данными секвенирования обусловлена тем, что оценочное количество ядерной ДНК у использованных в нашем исследовании реперных видов может быть завышено. Например, мы принимаем, что средний размер генома у *Mus musculus* равен 6.8 пг (Bianchi et al., 1983). Однако по данным полногеномного секвенирования количество ядерной ДНК у этого вида составляет 2.5–3.0 Гб ($2n = 4.89$–5.28 пг; NCBI номера GCA_029237265.1 и GCA_964188545.1).

Размер гаплоидного генома у других реперных видов равен:

– у человека, *Homo sapiens* Linnaeus, 1758 2.9–3.1 Гб (5.67–6.06 пг; GCA_042027545.1 и GCA_024586135.1),

– у крысы, *Rattus norvegicus* – 2.8–2.9 Гб (5.48–5.67 пг; GCA_036323735.1 и GCA_021556685.1),

– у травяной лягушки, *Rana temporaria* – 3.7–4.3 Гб (7.24–8.41 пг; GCA_905171725.1 и GCA_009802015.1),

– у итальянской руинной ящерицы, *Podarcis siculus* – 1.4–1.6 Гб (2.74–3.13 пг; GCA_034642415.1 и GCA_964188175.1).

Таким образом, наши оценки количества ядерной ДНК у реперных видов оказались на 16–33% выше, чем при анализе секвенированных геномов. Однако, учитывая сложности при учете количества повторяющихся последовательностей и дупликаций при полногеномном секвенировании (Rhie et

al., 2021), оценки размера генома, полученные при секвенировании, могут быть заниженными.

Важно также отметить, что использование в проточной ДНК-цитометрии бромистого этидия в качестве красителя и единых оценок размера генома у реперных видов позволяет избежать сложностей, которые возникают при сопоставлении результатов, полученных другими методами. Наши исследования подтвердили, что метод проточной ДНК-цитометрии позволяет надежно определить плоидность у каждой из изученных особей. Такие же результаты ранее нами были получены при изучении диплоидно-полиплоидных комплексов у скальных ящериц и некоторых групп амфибий (Borkin et al., 2004; Litvinchuk et al., 2010; Biriuk et al., 2016; Литвинчук и др., 2016, 2018, 2024).

Экологические корреляты размера генома

Хотя сейчас общепринято, что межвидовая вариабельность размера генома является фундаментальной биологической характеристикой, но ее эволюционные причины служат предметом продолжающихся дискуссий (Blommaert, 2020). Вариации размера генома имеют важные последствия для приспособляемости организмов и могут подвергаться отбору (Lertzman-Lepofsky et al., 2019). Внешние условия, несомненно, влияют на изменчивость количества ядерной ДНК. Однако корреляции между экологическими факторами и размером генома не образуют единой универсальной тенденции и могут различаться в разных группах животных (Hardie, Hebert, 2004; Liedtke et al., 2018; Chen et al., 2021; Saha et al., 2023). Так, считается, что более крупные геномы могут быть более адаптивными при нестабильных внешних условиях (Vinogradov, 2000), а мелкие обеспечивают более высокую скорость развития при очень коротких вегетационных периодах (Zeng et al., 2014).

В нашем исследовании мы выявили корреляцию количества ядерной ДНК у диплоидных видов с амплитудой колебаний температур (рис. 3), а также температурой самого теплого месяца и самого жаркого квартала в году. Вероятно, гекконы с бóльшими геномами лучше переносят резкие колебания температур, характерные для аридной и горной местностей, чем виды с малыми геномами. Нам не удалось обнаружить корреляции между размером генома и географическими координатами границ ареалов (табл. 2), хотя ранее такая корреляция, например, была отмечена у хвостатых земноводных (Литвинчук и др., 2001; Litvinchuk et al., 2007; Литвинчук, Боркин, 2009). У изученных домовых гекконов нами также не обнаружено зависимости размера генома от степени влажности климата, хотя ранее у представителей разных групп животных возможная связь между количеством ядерной ДНК, температурой и влажностью среды обитания была отмечена неоднократно (Xia, 1995; Gregory et al., 2013; Canapa et al., 2020; Randhawa, Pawar, 2022). Кроме того, нами не была выявлена связь между количеством ядерной ДНК и площадью ареала. Важно отметить, что два вида с наименьшими геномами (*H. murrayi* и *H. mercatorius*) имели и самые маленькие ареалы (рис. 4). Ранее корреляция между количеством ядерной ДНК и размерами ареалов была отмечена, например, в таких группах, как хвостатые земноводные и птицы (Grzywacz, Skórka, 2021; Rios-Carlos et al., 2024).

Систематика и размер генома

Ранее нами на примере амфибий было показано, что близкородственные виды животных могут хорошо различаться по размеру генома, что важно, например, при идентификации криптических видов (Боркин и др., 2004; Скоринов и др., 2008; Dufresnes et al., 2019, 2025). Использование данных по размеру генома, полученных с помощью проточной ДНК-цитометрии, в некоторых таксономически сложных комплексах рептилий может быть полезным инструментом при изучении и идентификации морфологически сходных видов.

Так, среди домовых гекконов систематика комплекса *H. brookii* долгое время была предметом дискуссий. *H. brookii* был впервые описан на основе экземпляров, собранных на острове Борнео и в Австралии. Без учета описания этого вида позднее был описан другой сходный вид *H. kushmorensis* Murray, 1884 с территории нынешнего Пакистана. Еще один близкий вид *H. murrayi* Gleadow, 1887 был описан из Гуджарата (запад Индии). Буланже (Boulenger, 1898) синонимизировал последние два вида с *H. brookii*. Позднее с острова Цейлон (ныне Шри-Ланка) был описан подвид *H. brookii parvimaculatus* Deraniyagala, 1953. Ладжми с соавторами (Lajmi et al., 2016) на основе молекулярно-филогенетических данных установили, что *H. kushmorensis*, *H. murrayi* и *H. parvimaculatus* являются самостоятельными видами, причем *H. kushmorensis*, скорее всего, представлен несколькими филогенетическими линиями (вероятно, криптическими видами).

Согласно результатам нашего исследования, *H. kushmorensis*, *H. murrayi* и *H.* cf. *parvimaculatus* заметно отличаются друг от друга по размеру генома (табл. 1, рис. 2). Изучение вариабельности количества ядерной ДНК среди популяций *H. kushmorensis* выявило наличие двух форм (*H. kushmorensis* и *H.* cf. *kushmorensis*), пределы изменчивости размера генома у которых не перекрывались (табл. 1). Эти данные могут свидетельствовать в пользу того, что этот вид представлен как минимум двумя криптическими видами.

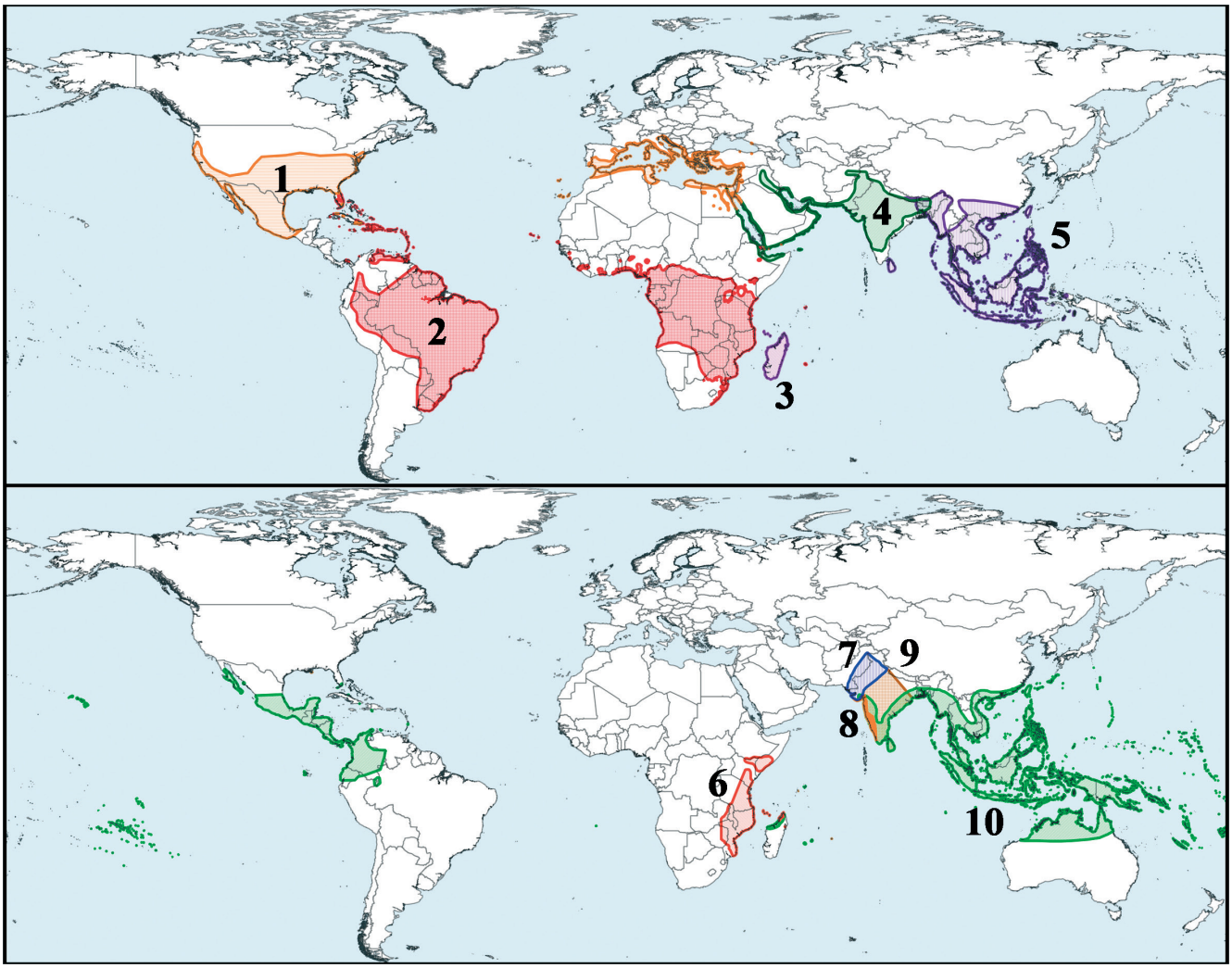


Рис. 4. Ареалы диплоидных видов домовых гекконов рода *Hemidactylus*: 1 – *H. turcicus*, 2 – *H. mabouia*, 3 – *H. mercatorius*, 4 – *H. flaviviridis*, 5 – *H. platyurus*, 6 – *H. platycephalus*, 7 – *H. kushmorensis* (обе формы вместе), 8 – *H. murrayi*, 9 – *H. parvimaculatus*, 10 – *H. frenatus*

Fig. 4. Distributional ranges of diploid species of house geckos of the genus *Hemidactylus*. 1 – *H. turcicus*, 2 – *H. mabouia*, 3 – *H. mercatorius*, 4 – *H. flaviviridis*, 5 – *H. platyurus*, 6 – *H. platycephalus*, 7 – *H. kushmorensis* (both forms together), 8 – *H – murrayi*, 9 – *H. parvimaculatus*, 10 – *H. frenatus*

Таксономически сложным считается и комплекс *H. mabouia*. Широко распространенный вид *H. mabouia* исходно населял Африку южнее Сахары, но с людьми он широко расселился по островам Карибского бассейна, по территории Америки (от США до Аргентины), островам Зеленого Мыса (Кабо-Верде), Сейшелам, Мадейре, Сан-Томе и Принсипи (Howell et al., 2021; Midtgaard, 2026). Другой вид этого комплекса *H. mercatorius* – эндемик Мадагаскара и южных Сейшельских островов (Sanchez et al., 2012; Harris et al., 2024). Его таксономический статус активно обсуждался в последние десятилетия. Изучение молекулярно-генетических признаков показало, что *H. mabouia* – сложный комплекс, в котором *H. mercatorius* формирует отдельную филогенетическую линию (Rocha et al., 2010; Agarwal et al., 2021; Pinho et al., 2023; Harris et al., 2024). Изучение кариологии также выявило заметные различиям между кариотипами *H. mabouia* и *H. mercatorius* (Mezzasalma, 2024). Наши данные показали, что эти виды хорошо отличаются друг от друга по размеру генома (табл. 1, рис. 2).

Гекконы комплекса *H. mabouia*, вероятно, были интродуцированы на остров Занзибар (= Унгуджа) у побережья Танзании в Индийском океане (Midtgaard, 2026). Однако источник этой интродукции и таксономический статус этой популяции долгое время оставались неизвестными. Так,



Рис. 5. Особенности внешней морфологии некоторых видов домовых гекконов рода *Hemidactylus*. Общий внешний вид (15), фолидоз спины (6–10), щиткование нижней челюсти (1–5), передней части хвоста (11–14) и стопы (16–19). 1 – *H. frenatus* (река Квай, Таиланд); 2, 6 и 16 – *H. frenatus* (Анс Ройяль, Сейшельские острова); 3, 7, 12 и 17 – *H. garnotii* (река Квай, Таиланд); 4, 8, 9, 13, 15 и 18 – *H.* cf. *garnotii* (Альтаграсиа, Венесуэла); 5, 10, 14 и 19 – *H. mabouia* (Вардеро, Куба); 11 – *H. frenatus* (Фала, Таиланд)

Fig. 5. Peculiarities of external morphology of some species of house geckos of the genus *Hemidactylus*. Dorsal view (15), dorsal pholidosis (6–10), scutellation of the lower jaw (1–5), anterior part of the tail (11–14), and plantar view of the hind foot (16–19). 1 – *H. frenatus* (Kwai River, Thailand); 2, 6, and 16 – *H. frenatus* (Anse Royale, Seychelles); 3, 7, 12, and 17 – *H. garnotii* (Kwai River, Thailand); 4, 8, 9, 13, 15, and 18 – *H.* cf. *garnotii* (Altagracia, Venezuela); 5, 10, 14, and 19 – *H. mabouia* (Vardero, Cuba); 11 – *H. frenatus* (Fala, Thailand)

Ловеридж (Loveridge, 1957) считал, что здесь живут оба вида этого комплекса (*H. mabouia* и *H. mercatorius*). Однако недавнее изучение маркеров митохондриальной ДНК показало наличие здесь только гаплотипов, характерных для *H. mabouia* из восточной Африки (Pinho et al., 2023; Harris et al., 2024). Наше изучение также выявило здесь только особей с размером генома, характерным для *H. mabouia* (табл. 1).

Остров Маэ – самый большой среди Сейшельских островов. В 1990-х годах на остров были завезены сразу два вида домовых гекконов: *H. mabouia* и *H. frenatus* (Matyot, 2001). Молекулярно-генетическое исследование *H. mabouia* показало, что особи с этого острова наиболее близки к популяциям из южной и восточной Африки, а также с Коморских островов и острова Реюньон (Pinho et al., 2023; Harris et al., 2024). Популяция *H. frenatus* с острова Маэ оказалась наиболее близка к таковым с Маскаренских островов, откуда, видимо, этот вид и был завезен ((Rocha et al., 2010); часть образцов перепутана с *Gehyra mutilata* (Wiegmann, 1834)). Сравнение размера генома *H. frenatus* с острова Маэ с другими изученными нами популяциями этого вида (Юго-Восточная Азия и Мексика) однозначно показало их большое сходство. Однако важно отметить, что при изучении внешней морфологии у нескольких особей *H. frenatus* с острова Маэ на спине были выявлены многочисленные бугорки, нехарактерные для этого вида, но обычные для *H. mabouia* (рис. 5). Возможно, их наличие может указывать на существование здесь гибридизации между *H. mabouia* и *H. frenatus*.

Три- и тетраплоидия среди домовых гекконов

Среди наземных позвоночных могут быть встречены как автополиплоидные, так и аллополиплоидные виды (Литвинчук и др., 2016; Chen et al., 2025). Однако среди рептилий автополиплоидные виды пока не отмечены (Литвинчук, 2025). Теория сетчатого (= гибридогенного) видообразования объясняет происхождение аллополиплоидных видов у животных (Боркин, Даревский, 1980). Согласно ей, появление диплоидных партеногенетических линий в результате естественной межвидовой гибридизации между близкородственными обоеполыми видами – это первый этап сетчатого видообразования. Второй этап – это возникновение аллотриплоидных форм как результат гибридизации материнских диплоидных партеногенетических и отцовских обоеполых видов. На третьем этапе триплоидные самки спариваются с самцами диплоидных обоеполых видов и, в конце концов, дают начало новому обоеполому тетраплоидному виду (Боркин, Даревский, 1980).

Среди видов рода *Hemidactylus* известны только три вида (*H. garnotii* Duméril et Bibron, 1836, *H. vietnamensis* Darevsky, Kupriyanova et Roshchin, 1984 и *H. stejnegeri*), преимущественно представленных партеногенетическими самками (Stöck et al., 2021). Популяции *H. garnotii* могут быть как диплоидными, так и триплоидными (Ota et al., 1996). Смешанные популяции, состоящие из диплоидных и триплоидных особей этого вида, пока не найдены. Большинство изученных с помощью кариологии популяций были триплоидными (Kluge, Eckardt, 1969; Moritz et al., 1993; Ota et al., 1994). Две особи из Таиланда, изученные нами с помощью проточной ДНК-цитометрии, также оказались триплоидными (табл. 1). Предполагается, что *H. garnotii* имеет гибридное происхождение (Mezzasalma, 2024), но его родительские виды пока не выявлены. Согласно данным по секвенированию митохондриальной ДНК, его материнским родительским видом должен быть диплоидный вид из комплекса *H. platyurus* (Carranza, Arnold, 2006; Bansal, Karanth, 2010; Bauer et al., 2010). Отцовский родительский вид пока не известен. *H. garnotii* является нативным для южной Азии, Новой Гвинеи и некоторых тихоокеанских островов. Помимо этого, он интродуцирован в Колумбию, Багамы, Коста-Рику, Новую Зеландию и США (Kluge, Eckardt, 1969; Vasquez-Restrepo et al., 2018; Henao-Osorio et al., 2021).

До недавнего времени считалось, что остров Маргарита (Венесуэла) в Карибском море населен только *H. mabouia* (Rivas Fuenmayor et al., 2005; Ugueto, Rivas, 2010). Однако нами (Litvinchuk et al., 2025) в 2023 году был обнаружен здесь другой вид домовых гекконов, который был предварительно идентифицирован по признакам внешней морфологии как *H. garnotii*. Однако окраска брюшка у изученных нами взрослых особей не была желтой, что характерно для особей этого вида из Юго-Восточной Азии. Изучение размера генома показало, что данная популяция представлена только триплоидными особями. Количество ядерной ДНК у них было примерно такое же, как у *H. garnotii* из Таиланда (табл. 1, рис. 2). Это первая находка триплоидных гекконов в Венесуэле и в Южной Америке в целом. Ранее в Америке плоидность особей *H. garnotii* определялась только для популяций из Флориды и Гавайских островов в США (Kluge, Eckardt, 1969).

Необходимо отметить, что в популяции с острова Маргарита встречаются особи с нехарактерными для *H. garnotii* признаками фолидоза. Например, среди них имелись особи с многочисленными бугорками на спине (рис. 5). Они характерны для *H. mabouia*, но не встречаются у *H. garnotii*. Это может указывать на гибридизацию этих двух

видов. Ранее было показано, что партеногенетические самки *H. garnotii* могут спариваться с самцами других видов домовых гекконов (например, с *H. frenatus* (Dame, Petren, 2006)).

Еще одним партеногенетическим видом рода считается *H. vietnamensis*. Все ранее изученные особи были представлены триплоидными самками (Darevsky et al., 1984). Таксономический статус этого вида спорный, так как по признакам внешней морфологии он не выходит за рамки изменчивости *H. garnotii* (Ota et al., 1994). Единственное его отличие от *H. garnotii* заключается в некоторых особенностях строения кариотипа (Darevsky et al., 1984). *H. vietnamensis* был описан из национального парка Кукфыонг в северном Вьетнаме (20.24°с.ш., 105.72°в.д.). Некоторые авторы (Бобров, Семенов, 2008) считают, что этот вид гекконов встречается по всей территории этой страны. Однако в последнее время во Вьетнаме были сделаны несколько находок, которые были отнесены авторами к *H. garnotii* (Nguyen et al., 2011; Pham et al., 2018). Нами были изучены три особи, собранные И.С. Даревским в окрестностях города Мокчау на севере Вьетнама и определенные им как *H. vietnamensis*. Все они оказались триплоидными и имели размер генома, сходный с таковым у *H. garnotii* из Таиланда (табл. 1, рис. 2).

Неожиданной оказалась наша находка двух тетраплоидных самцов домовых гекконов на севере Вьетнама (табл. 1). Они были собраны И.С. Даревским в 1987 году и определены им как *H. stejnegeri* (популяции этого вида представлены только триплоидными особями (Ota, Hikida, 1989, 1989a; Ota et al., 1989, 1993)). Информация о местах сбора этих тетраплоидных самцов была запутанной. В сопроводительной записке к одной из этих особей было указано, что место ее сбора «Тхом» (вероятно, остров Тхом (= Hon Thom) на юге Вьетнама; 9.959°С, 104.016°В). Место поимки второй особи указано не было. Однако, согласно записям в дневниках И.С. Даревского, 11–13.04.1987 на острове Тхом им были собраны только особи *H. frenatus*. Правда, позднее он (Darevsky, 1990) уточнил, что на этом острове был им также найден и другой диплоидный вид *H. bowringii* (Gray, 1845). Однако ни для фауны этого острова, ни для всего южного Вьетнама *H. stejnegeri* никогда не упоминался (Бобров, Семенов, 2008). Зато этот вид известен с острова Ку Лау Бамун (= Ku Lao Ba Mun) в Тонкинском (= Бакбо) заливе на севере Вьетнама, где его 20.03.1987 г. обнаружил и собрал И.С. Даревский (Darevsky, 1990; Ota et al., 1993).

По-видимому, именно здесь и были пойманы два этих тетраплоидных самца. Ранее они были изучены Ота с соавторами (Ota et al., 1993), которые, описав их кариотипы, сделали пояснение о плохом качестве полученных препаратов, что не позволило их детально изучить. Препараты хромосом были получены из высушенных на воздухе клеток крови и костного мозга. Около 70% клеток демонстрировали кариотипы, по-видимому, сходные с кариотипами партеногенетических самок *H. stejnegeri* по общему числу хромосом (56) и наличию 13 двуплечих макрохромосом. Однако были и клетки, которые имели около 40 (примерно 25%) или 85 хромосом (5%). Именно наличие кариотипов с 85 хромосомами может свидетельствовать о тетраплоидности этих особей, что согласуется с нашими данными по размеру генома, а не о триплоидности, как предполагали сами авторы (Ota et al., 1993).

Тетраплоидия изредка встречается среди природных популяций рептилий. Такие находки известны среди представителей только трех родов из трех семейств (Galoyan et al., 2025; Литвинчук, 2025). Так, среди скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1999 (семейство Lacertidae Bonaparte, 1831) на Кавказе гибридные партеногенетические диплоидные виды, скрещиваясь с родительскими обоеполыми видами, иногда могут давать начало сначала триплоидному, а затем и тетраплоидному потомству (Arakelyan et al., 2023). У североамериканских ящериц рода *Aspidoscelis* Fitzinger, 1843 (семейство Teiidae Gray, 1827) партеногенетические триплоидные виды, скрещиваясь с родительскими обоеполыми видами, могут давать начало тетраплоидному потомству обоих полов (Lowe et al., 1970; Hardy, Cole, 1998). Восточноазиатские агамы-бабочки рода *Leiolepis* Cuvier, 1829 (семейство Agamidae Spix, 1825) представлены гибридными партеногенетическими триплоидными видами, которые при скрещивании с обоеполыми родительскими видами иногда могут давать стерильное тетраплоидное потомство (Galoyan et al., 2025).

Таким образом, выявленные нами тетраплоидные гекконы, найденные на одном из северовьетнамских островов, являются первым случаем природной тетраплоидии среди гекконов мира в целом. Эта находка позволяет нам добавить семейство Gekkonidae Gray, 1825 к трем предыдущим семействам, в которых были найдены тетраплоиды. Вероятно, наша находка связана с гибридизацией между триплоидными партеногенетическими самками *H. stejnegeri* и диплоидными самцами *H. frenatus*, которые также встречаются на этом острове (Darevsky, 1990).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Байрамов А.В., Ермакова Г.В., Кучерявый А.В., Зарайский А.Г.* Геномные дупликации как основа эволюционного успеха позвоночных // Онтогенез. 2021. Т. 52. № 3. С. 170–194. https://doi.org/10.31857/S0475145021030022
2. *Бобров В.В., Семенов Д.В.* Ящерицы Вьетнама. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 226 с.
3. *Боркин Л.Я., Даревский И.С.* Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. 1980. Т. 16. № 4. С. 485–507.
4. *Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н.* Памяти Юрия Михайловича Розанова (1938–2021) // Совр. герпетол. 2022. Т. 22. Вып. 3/4. С. 166–182.
5. *Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В.* О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 8. С. 936–960.
6. *Литвинчук С.Н.* Природная полиплоидия у рептилий // Совр. герпетол. 2025. Т. 25. № 3/4. С. 184–187.
7. *Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я.* Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: Европейский дом, 2009. 592+24 с.
8. *Литвинчук С.Н., Аксенов Н.Д., Боркин Л.Я. и др.* Изменчивость размера генома у диплоидных и полиплоидных скальных ящериц рода *Darevskia* (Lacertidae, Squamata) // Зоол. журн. 2024. Т. 40. 103. № 11. С. 60–74. https://doi.org/10.31857/S0044513424110032
9. *Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Мазепа Г.А., Розанов Ю.М.* Размер генома и распространение диплоидных и полиплоидных зеленых жаб рода *Bufotes* в Узбекистане и Туркменистане // Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты. Посвящается 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2018. С. 88–101.
10. *Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В. и др.* Природная полиплоидия у амфибий // Вестн. Санкт-Петербург. гос. универ. Сер. 3. Биол. 2016. № 3. С. 77–86. https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.314
11. *Литвинчук С.Н., Скоринов Д.В., Пасынкова Р.А. и др.* Полиплоидное видообразование у азиатских зеленых жаб рода *Bufotes* (Bufonidae) // Изв. высш. учебн. завед. Поволж. рег. Естеств. науки. Пенза. 2019. № 1 (25). С. 80–93. https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-9
12. *Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я. и др.* Размер генома и проблемы систематики хвостатых земноводных (на примере Salamandridae и Hynobiidae) // Вопросы герпетологии. Пущино – Москва. 2001. С. 168–170.
13. *Скоринов Д.В., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М.* Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у тритонов группы *Lissotriton vulgaris* // Вопросы герпетологии. Пущино-на-Оке – Санкт-Петербург. 2008. С. 375–383.
14. *Оно С.* Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир. 1973. 227 с.
15. *Розанов Ю.М., Виноградов А.Е.* Прецизионная ДНК-цитометрия: исследование индивидуальной вариабельности размера генома животных // Цитология. 1998. Т. 40. № 8/9. С. 792–799.
16. *Abdala C.S., Baldo D., Juárez R.A., Espinoza R.E.* The first parthenogenetic pleurodont iguanian: a new all-female *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from Western Argentina // Copeia. 2016. V. 104. P. 487–497. https://doi.org/10.1643/CH-15-381
17. *Agarwal I., Ceríaco L.M.P., Metallinou M. et al.* How the African house gecko (*Hemidactylus mabouia*) conquered the world // Roy Soc Open Sci. 2021. V. 8. P. 210749. https://doi.org/10.1098/rsos.210749
18. *Albertin W., Marullo P.* Polyploidy in fungi: evolution after whole-genome duplication // Proc Roy Soc. B. 2012. V. 279. P. 2497–2509. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0434
19. *Arakelyan M., Spangenberg V., Petrosyan V. et al.* Evolution of parthenogenetic reproduction in Caucasian rock lizards: A review // Curr Zool. 2023. V. 69. P. 128–135. https://doi.org/10.1093/cz/zoac036
20. *Bansal R., Karanth K.P.* Molecular phylogeny of *Hemidactylus* geckos (Squamata: Gekkonidae) of the Indian subcontinent reveals a unique Indian radiation and an Indian origin of Asian house geckos // Mol Phylogen Evol. 2010. V. 57. P. 459–465. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.06.008
21. *Bauer A.M., Jackman T.R., Greenbaum E. et al.* South Asia supports a major endemic radiation of *Hemidactylus* geckos // Mol Phylogen Evol. 2010. V. 57. P. 343–352. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.06.014
22. *Bianchi N.O., Redi C., Garagna C. et al.* Evolution of the genome size in *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) // J. Mol. Evol. 1983. V. 19. P. 362–370. https://doi.org/10.1007/BF02101640
23. *Biriuk O.V., Shabanov D.A., Korshunov A.V. et al.* Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in north-eastern Ukraine // J Zool Syst Evol Res. 2016. V. 54. № 3. P. 215–225. https://doi.org/10.1111/jzs.12132
24. *Blommaert J.* Genome size evolution: towards new model systems for old questions // Proc Roy Soc. B. 2020. V. 287. P. 20201441. https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1441
25. *Bogart J.P.* Evolutionary implications of polyploidy in amphibians and reptiles. Lewis W.H. (ed.). Polyploidy: Biological Relevance. New York and London: Plenum Press. 1980. P. 341–378.

26. *Bogart J.P.* Gynogenetic diploids, tetraploids, or octoploids, and a path to polyploidy in anuran amphibians // Genome. 2021. V. 64. P. 1053–1065.
27. *Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M. et al.* Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine // Russ J Herpetol. 2004. V. 11. № 3. P. 194–213.
28. *Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M.* Spontaneous triploidy in the crested newt, *Triturus cristatus* (Salamandridae) // Russ J Herpetol. 1996. V. 3. P. 152–156.
29. *Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Milto K.D.* Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry // Amphibia-Reptilia. 2001. V. 22. № 4. P. 387–396.
30. *Boulenger G.A.* A list of reptiles and batrachians from Ombaai, East Indian archipelago // Ann Mag Nat Hist. 1898. V. 7. № 1. P. 122–124.
31. *Canapa A., Biscotti M.A., Barucca M. et al.* Shedding light upon the complex net of genome size, genome composition and environment in chordates // Eur Zool J. 2020. V. 87. № 1. P. 192–202. https://doi.org/10.1080/24750263.2020.1747558
32. *Carranza S., Arnold E.N.* Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences // Mol Phylogen Evol. 2006. V. 38. P. 531–545. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.012
33. *Chen C., Jin L., Jiang Y., Liao W.* Effects of life histories on genome size variation in Squamata // Asian Herpetol Res. 2021. V. 12. P. 289–294. https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.210018
34. *Chen Q., Zhu W., Chang L. et al.* Every gain comes with loss: ecological and physiological shifts associated with polyploidization in a pygmy frog // Mol Biol Evol. 2025. V. 42. № 2. Article msaf037. P. 1–19. https://doi.org/10.1093/molbev/msaf037
35. *Cole C.J., Taylor H.L., Baumann D.P., Baumann P.* "Neaves" whiptail lizard: the first known tetraploid parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae) // Breviora. 2014. V. 539. P. 1–19. https://doi.org/10.3099/MCZ17.1
36. *Cole C.J., Taylor H.L., Neaves W.B. et al.* The second known tetraploid species of parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae): description, reproduction, comparisons with ancestral taxa, and origins of multiple clones // Bull Mus Comp Zool. 2017. V. 161. P. 285–321. https://doi.org/10.3099/MCZ37.1
37. *Colston T.J., Pirro S., Pyron R.A.,* The complete genome sequences of 101 species of reptiles // Biodivers Genomes. 2025. V. 2025. P. 10.56179/001c.129597. https://doi.org/10.56179/001c.129597
38. *Dame E.A., Petren K.* Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific island geckos (*Hemidactylus*) // Animal Behav. 2006. V. 71. P. 1165–1173. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.10.009
39. *Dar T.-Ul.-H., Rehman R.-Ul.* (eds.), Polyploidy: Recent Trends and Future Perspectives. Springer. 2017. 104 p. https://doi.org/10.1007/978-81-322-3772-3
40. *Darevsky I.S.* Notes on the reptiles (Squamata) of some offshore islands along the coast of Vietnam // Peters G., Hütterer R. (eds.). Vertebrates in the Tropics. Bonn: Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum. 1990. P. 125–129.
41. *Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Roshchin V.V.* A new all-female triploid species of gecko and karyological data on the bisexual *Hemidactylus frenatus* from Vietnam // J Herpetol. 1984. V. 18, № 3. P. 277–284. https://doi.org/10.2307/1564081
42. *De Smet W.H.O.* The nuclear Feulgen-DNA content of the vertebrates (especially reptiles), as measured by fluorescence cytophotometry, with notes on the cell and the chromosome size // Acta Zool Pathol Antverpiensia. 1981. № 75. P. 119–167.
43. *Dolezel J., Bartos J., Voglmayr H., Greilhuber J.* Nuclear DNA content and genome size of trout and human // Cytometry A. 2003. V. 51. № 2. P. 127–128. https://doi.org/10.1002/cyto.a.10013
44. *Dufresnes C., Jablonski D., Ambu J. et al.* Speciation and historical invasions of the Asian black-spined toad (*Duttaphrynus melanostictus*) // Nat Comm. 2025. V. 16. Article 298. P. 1–14. https://doi.org/10.1038/s41467-024-54933-4
45. *Dufresnes C., Mazepa G., Jablonski D. et al.* Fifteen shades of green: The evolution of *Bufotes* toads revisited // Mol Phylogen Evol. 2019. V. 141. Article 106615. P. 1–25. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106615
46. *Feulgen R., Rossenbeck H.* Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nukleinsäure vom Typus der Thymonukleinsäure und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten // Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie. 1924. V. 135. P. 203–248.
47. *Fick S.E., Hijmans R.J.* WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // Int J Climatol. 2017. V. 37. № 12. P. 4302–4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086
48. *Galoyan E., Nazarov R., Altmanová M. et al.* Natural repeated backcrosses lead to triploidy and tetraploidy in parthenogenetic butterfly lizards (*Leiolepis*: Agamidae) // Sci Reports. 2025. V. 15. P. 3094. https://doi.org/10.1038/s41598-024-83300-y
49. *Gregory T.R., Nathwani P., Bonnett T.R., Huber D.P.W.* Sizing up arthropod genomes: an evaluation of the impact of environmental variation on genome size estimates by flow cytometry and the use of qPCR as a method of estimation // Genome. 2013. V. 56. № 9. P. 505–510. https://doi.org/10.1139/gen-2013-0044

50. *Grzywacz B., Skórka P.* Genome size versus geographic range size in birds // PeerJ. 2021. V. 9. P. e10868. https://doi.org/10.7717/peerj.10868
51. *Hardie D.C., Hebert P.D.N.* Genome-size evolution in fishes // Can J Fish Aquat Sci. 2004. V. 61. P. 1636–1646. https://doi.org/10.1139/f04-106
52. *Hardy L.M., Cole C.J.* Morphology of a sterile, tetraploid, hybrid whiptail lizard (Squamata: Teiidae: *Cnemidophorus*) // Amer Mus Novit. 1998. V. 3228. P. 1–16.
53. *Harris D.J., Sanchez M., Rocha S.* Origins and taxonomic status of *Hemidactylus* geckos on the Îles Éparses of the Western Indian Ocean // Herpetozoa. 2024. V. 37. P. 181–187.
54. *Henao-Osorio J.J., Pereira-Ramírez A.M., Cardona-Giraldo A. et al.* On the distribution of three exotic geckos of genus *Hemidactylus* Gray, 1825 (Squamata, Gekkonidae), and an unusual record of the native lizard *Gymnophthalmus speciosus* (Hallowell, 1861) outside its elevational range in Colombia // Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. 2021. V. 45. № 175. P. 462–473. https://doi.org/10.18257/raccefyn.1356
55. *Howell K., Msuya C.A., Ngalason W. et al. Hemidactylus mabouia*, common tropical house gecko // In: The IUCN Red List of Threatened Species. 2021: e.T196915A2477783, p. 1–9.
56. *Kearney M., Fujita M.K., Ridenour J.* Lost sex in the reptiles: Constraints and correlations. I. // Schön I., Martens K., Dijk P. (eds). Lost Sex. Springer. 2009. P. 447–474.
57. *Khandekar A., Thackeray T., Mariappan R. et al.* A remarkable new species of gecko (Squamata: Gekkonidae: *Hemidactylus*) from scrublands at the southern tip of India // Vertebr Zool. 2023. V. 73. P. 433–450. https://doi.org/10.3897/vz.73.e101871
58. *Kluge A.G., Eckardt M.J. Hemidactylus garnotii* Duméril and Bibron, a triploid all-female species of gekkonid lizard // Copeia. 1969. V. 1969. № 4. P. 651–664.
59. *Lajmi A., Giri V.B., Karanth K.P.* Molecular data in conjunction with morphology help resolve the *Hemidactylus brookii* complex (Squamata: Gekkonidae) // Organisms Divers Evol. 2016. V. 16. P. 659–677. https://doi.org/10.1007/s13127-016-0271-9
60. *Lertzman-Lepofsky G., Mooers A.Ø., Greenberg D.A.* Ecological constraints associated with genome size across salamander lineages // Proc. Roy Soc B. 2019. V. 286. P. 20191780. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1780
61. *Liedtke H.C., Gower D.J., Wilkinson M., Gomez-Mestre I.* Macroevolutionary shift in the size of amphibian genomes and the role of life history and climate // Nat Ecol Evol. 2018. V. 2. P. 1792–1799. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0674-4
62. *Litvinchuk S.N., Ibrogimova P.K., Anisimov N.V., Svinin A.O.* Origin of populations of the cane toad *Rhinella marina* and its parasitic tick *Amblyomma dissimile* on Margarita Island (Venezuela) // Russ J Herpetol. 2025. V. 32. № 2. P. 96–107. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2025-32-2-96-107
63. *Litvinchuk S.N., Kazakov V.I., Pasynkova R.A. et al.* Tetraploid green toad species (*Bufo pewzowi*) from the Altay Mountains: the first record for Russia // Russ J Herpetol. 2010. V. 17. № 4. P. 290–298.
64. *Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J.* Correlations of geographic distribution and temperature of embryonic development with the nuclear DNA content in the Salamandridae (Urodela, Amphibia) // Genome. 2007. V. 50. № 4. P. 333–342. https://doi.org/10.1139/g07-010
65. *Loveridge A.* Checklist of the reptiles and amphibians of East Africa (Uganda, Kenya, Tanganyika, Zanzibar) // Bull Mus Comp Zool. 1957. V. 117. P. 153–362.
66. *Lowe C.H., Wright J.W., Cole C.J., Bezy R.L.* Natural hybridization between the teiid lizards *Cnemidophorus sonorae* (parthenogenetic) and *Cnemidophorus tigris* (bisexual) // Syst Zool. 1970. V. 19. P. 114–127. https://doi.org/10.2307/2412449
67. *Lutes A.A., Baumann D.P., Neaves W.B., Baumann P.* Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species // Proc Natl Acad Sci USA. 2011. V. 108. № 24. P. 9910–9915. https://doi.org/10.1073/pnas.1102811108
68. *Mason A.S., Pires J.C.* Unreduced gametes: meiotic mishap or evolutionary mechanism? // Trends Genet. 2015. V. 31. № 1. P. 5–10. https://doi.org/10.1016/j.tig.2014.09.011
69. *Matyot P.* New records for some vertebrates in Seyshelles // Phelsuma. 2001. V. 9. P. 71–74.
70. *McGrath C.L., Lynch M.* Evolutionary significance of whole-genome duplication // Soltis P.S., Soltis D.E. (eds.), Polyploidy and Genome Evolution. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 2012. P. 1–20.
71. *Mezzasalma M.* First cytogenetic analysis of *Hemidactylus mercatorius* Gray, 1842 provides insights on interspecific chromosomal diversification in the genus *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) // Life. 2024. V. 14. P. 181. https://doi.org/10.3390/life14020181
72. *Mezzasalma M., Brunelli E., Odierna G., Guarino F.M.* Evolutionary and genomic diversity of true polyploidy in tetrapods // Animals. 2023. V. 13. P. 1033. https://doi.org/10.3390/ani13061033
73. *Midtgaard R.* RepFocus – A Survey of the Reptiles of the World. 2026. www.repfocus.dk. Accessed April 11, 2026.
74. *Moritz C., Case T.J., Bolger D.T., Donnellan S.* Genetic diversity and the history of Pacific island house geckos (*Hemidactylus* and *Lepidodactylus*) // Biol J Linn Soc. 1993. V. 48. P. 113–133. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1993.tb00882.x
75. *Nguyen T.Q., Stenke R., Nguyen H.X., Ziegler T.* The terrestrial reptile fauna of the Biosphere Reserve Cat Ba Archipelago, Hai Phong, Vietnam // Bonner Zool Monogr. 2011. № 57. P. 99–115.

76. *Olmo E.* Genome size in some reptiles // J Exp Zool. 1976. V. 195. P. 305–310. https://doi.org/10.1002/jez.1401950215
77. *Ota H., Hikida T.* A new triploid *Hemidactylus* (Gekkonidae: Sauria) from Taiwan, with comments on morphological and karyological variation in the *H. garnotii-vietnamensis* complex // J Herpetol. 1989. V. 23. № 1. P. 50–60.
78. *Ota H., Hikida T.* A record of a triploid gecko, *Hemidactylus stejnegeri*, from the northern Philippines // Jap. J. Herpetol. 1989a. V. 13. № 2. P. 35–39.
79. *Ota H., Hikida T., Lue K.-Y.* Polyclony in a triploid gecko, *Hemidactylus stejnegeri*, from Taiwan, with notes on its bearing on the chromosomal diversity of the *H. garnotii-vietnamensis* complex (Sauria: Gekkonidae) // Genetica. 1989. V. 79. P. 183–189. https://doi.org/10.1007/BF00121511
80. *Ota H., Hikida T., Matsui M. et al.* Discovery of a diploid population of the *Hemidactylus garnotii-vietnamensis* complex (Reptilia: Gekkonidae) // Genetica. 1996. V. 97. P. 81–85. https://doi.org/10.1007/BF00132584
81. *Ota H., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A. et al.* Geographic variation in the parthenogenetic lizard, *Hemidactylus stejnegeri* Ota & Hikida 1989 (Gekkonidae Reptilia), with comments on recently discovered male phenotypes // Tropic Zool. 1993. V. 6. № 1. P. 125–142. https://doi.org/10.1080/03946975.1993.10539214
82. *Ota H., Lau M.W., Boqadek A.* Taxonomic status of the Hong Kong populations of the *Hemidactylus garnotii-vietnamensis* complex (Gekkonidae: Reptilia) // Zool Stud. 1994. V. 34. № 2. P. 126–130.
83. *Pham A.V., Tu H.V., Nguyen T.V. et al.* New records and an updated list of lizards from Son La Province, Vietnam // Herpetol Notes. 2018. V. 11. P. 209–216.
84. *Pinho C.J., Cardoso L., Rocha S., Vasconcelos R.* Aliens on boats? The eastern and western expansion of the African house gecko // Genes. 2023. V. 14. P. 381. https://doi.org/10.3390/genes14020381
85. *Randhawa S.S., Pawar R.* Fish genomes and their evolution under the influence of ecology // Ecol Complex. 2022. V. 49. P. 100980. https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2022.100980
86. *Rhie A., McCarthy S.A., Fedrigo O. et al.* Towards complete and error-free genome assemblies of all vertebrate species // Nature. 2021. V. 592. P. 737–746. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03451-0
87. *Rios-Carlos H., Segovia-Ramírez M.G., Fujita M.K., Rovito S.M.* Genomic gigantism is not associated with reduced selection efficiency in Neotropical salamanders // J Mol Evol. 2024. V. 92. P. 371–380. https://doi.org/10.1007/s00239-024-10177-w
88. *Rivas Fuenmayor G., Ugueto G.N., Bauer A.M. et al.* Expansion and natural history of a successful colonizing gecko in Venezuela (Reptilia: Gekkonidae: *Hemidactylus mabouia*) and the discovery of *H. frenatus* in Venezuela // Herpetol Rev. 2005. V. 36. № 2. P. 121–125.
89. *Rocha S., Carretero M.A., Harris D.J.* On the diversity, colonization patterns and status of *Hemidactylus* spp. (Reptilia: Gekkonidae) from the Western Indian Ocean islands // Herpetol J. 2010. V. 20. P. 83–89.
90. *Saha A., Bellucci A., Fratini S. et al.* Ecological factors and parity mode correlate with genome size variation in squamate reptiles // BMC Ecol Evol. 2023. V. 23. P. 69. https://doi.org/10.1186/s12862-023-02180-4
91. *Sanchez M., Rocha S., Probst J.-M.* Un nouveau gecko nocturne naturalisé sur l'île de La Réunion: *Hemidactylus mercatorius* Gray, 1842 (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) // Bull Soc Herpetol France. 2012. V. 142-143. P. 89–106.
92. *Shaney K.J., Card D.C., Schield D.R. et al.* Squamate reptile genomics and evolution // Gopalakrishnakone P., Calvete J. (eds). Toxinology. Dordrecht: Springer. 2014. P. 1–18.
93. *Soma M., Beçak M.L., Beçak W.* Estudo comparativo do conteúdo de DNA em 12 espécies de lacertílios // Ciência e Cultura. 1975. V. 27. № 12. P. 1.324–1.327.
94. *Steinke D., Hoegg S., Brinkmann H., Meyer A.* Three rounds (1R/2R/3R) of genome duplications and the evolution of the glycolytic pathway in vertebrates // BMC Biol. 2006. V. 4. P. 16. https://doi.org/10.1186/1741-7007-4-16
95. *Stöck M., Dedukh D., Reifová R. et al.* Sex chromosomes in meiotic, hemiclonal, clonal and polyploid hybrid vertebrates: along the 'extended speciation continuum' // Phil Trans Roy Soc B. 2021. V. 376. P. 20200103. https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0103
96. *Trifonov V.A., Paoletti A., Caputo Barucchi V. et al.* Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae) // PLoS ONE. 2015. V. 10. P. e0132380. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132380
97. *Ugueto G.N., Rivas G.A.* Amphibians and Reptiles of Margarita, Coche and Cubagua, Chimaira, Frankfurt am Main. 2010. 350 p.
98. *Uetz P.* (ed.) The Reptile Database. 2026. http://www.reptile-database.org. Accessed April 11, 2026.
99. *Vasquez-Restrepo J.D., Lapwong Y.* Confirming the presence of a fourth species of non-native house gecko of the genus *Hemidactylus* Oken, 1817 (Squamata, Gekkonidae) in Colombia // Check List. 2018. V. 14. № 4. P. 665–669. https://doi.org/10.15560/14.4.665
100. *Vinogradov A.E.* Larger genomes for molluskan land pioneers // Genome. 2000. V. 43. № 1. P. 211–212.
101. *Weterings R., Vetter K.C.* Invasive house geckos (*Hemidactylus* spp.): their current, potential and future distribution // Curr Zool. 2018. V. 64. № 5. P. 559–573. https://doi.org/10.1093/cz/zox052

102. *Xia X.* Body temperature, rate of biosynthesis, and evolution of genome size // Mol Biol Evol. 1995. V. 12. № 5. P. 834–842. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040260
103. *Yu D., Ren Y., Uesaka M. et al.* Hagfish genome elucidates vertebrate whole-genome duplication events and their evolutionary consequences // Nat Ecol Evol. 2024. V. 8. P. 519–535. https://doi.org/10.1038/s41559-023-02299-z
104. *Zadesenets K.S., Rubtsov N.B.* Genome duplication in animal evolution // Russ J Genet. 2018. V. 54. № 10. P. 1125–1136. https://doi.org/10.1134/S1022795418090168
105. *Zeng C., Gomez-Mestre I., Wiens J.J.* Evolution of rapid development in spadefoot toads is unrelated to arid environments // PLoS ONE. 2014. V. 9. № 5. P. e96637. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096637

REFERENCES

1. Bayramov A.V., Ermakova G.V., Kucheryavyy A.V., Zaraisky A.G. Genome duplications as the basis of vertebrates' evolutionary success. *Ontogenez*. 2021, vol. 52, no. 3, pp. 170–194. (In Russ.) https://doi.org/10.31857/S0475145021030022
2. Bobrov V.V., Semenov D.V. *Lizards of Vietnam*. Moscov: KMK. 2008. 226 p. (In Russ.).
3. Borkin L.J., Darevsky I.S. Retinal (hybridogenic) speciation in vertebrates. *Zh Obshch Biol.* 1980, vol. 16, no. 4, pp. 485–507 (In Russ.).
4. Borkin L.J., Litvinchuk S.N. In memory of Yuri Mikhailovich Rozanov (1938 – 2021). *Curr Stud Herpetol.* 2022, vol. 22, no. 3/4, pp. 166–182 (In Russ.).
5. Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Skorinov D.V. On cryptic species (from the example of amphibians). *Zool Zh*. 2004, vol. 83, no. 8, pp. 936–960 (In Russ.).
6. Litvinchuk S.N. Natural polyploidy in reptiles. *Curr Stud Herpetol.* 2025, vol. 25, no. 3–4, pp. 184–187. (In Russ.) https://doi.org/10.18500/1814-6090-2025-25-3-4-184-187
7. Litvinchuk S.N., Borkin L.J. *Evolution, Systematics and Distribution of Crested Newts (Triturus cristatus complex) in the Territory of Russia and Adjacent Countries*. St. Petersburg: "Evropeyskiy dom". 2009. 592+24 p. (In Russ.).
8. Litvinchuk S.N., Aksyonov N.D., Borkin L.J. et al. Genome size variation in diploid and polyploid mountain lizards of the genus *Darevskia* (Lacertidae, Squamata). *Zool Zh*. 2024, vol. 103, no. 11, pp. 60–74 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S0044513424110032
9. Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Mazepa G.A., Rosanov J.M. Genome size and distribution of diploid and polyploidy green toads of the genus *Bufotes* in Uzbekistan and Turkmenistan. In: *Herpetological and Ornithological Research: Current Aspects. Dedicated to the 100th Anniversary of A. K. Rustamov (1917–2005)*. Moscow: KMK Scientific Press. 2018. Pp. 88–101 (In Russ.).
10. Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Skorinov D.V. et al. Natural polyploidy in amphibians. *Vest St. Petersb St Univ., Ser. 3, Biol.* 2016, no. 3, pp. 77–86. (In Russ.) https://doi.org/ 10.21638/11701/spbu03.2016.314
11. Litvinchuk S.N., Skorinov D.V., Pasynkova R.A. et al. Polyploid speciation in Asian green toads of the genus *Bufotes* (Bufonidae). *Univ Proc., Volga Reg., Nat Sci*. 2019, vol. 1, no. 25, pp. 80–93. (In Russ.) https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-9
12. Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J. et al. Genome size and some problems of urodelan systematics (Salamandridae and Hynobiidae). In: Ananjeva N. B. et al. (Eds.), *The Problems of Herpetology*. Pushchino-Moscow. 2001. Pp. 168–170 (In Russ.).
13. Skorinov D.V., Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M. Genetic differentiation, genome size and morphological variation in newts of the *Lissotriton vulgaris* group. In: Ananjeva N. B. et al. (Eds.), *The Problems of Herpetology*, St. Petersburg. 2008. Pp. 363–371 (in Russ.).
14. Ohno S. *Genetic Mechanisms of Progressive Evolution*. Moscow: Mir. 1973. 227 p. (In Russ.)
15. Rozanov Yu.M., Vinogradov A.E. Precise DNA cytometry: investigation of individual variability in animal genome size. *Tsitologiya*. 1998, vol. 40, no. 8/9, pp. 792–799 (In Russ.).
16. Abdala C.S., Baldo D., Juárez R.A., Espinoza R.E. The first parthenogenetic pleurodont iguanian: a new all-female *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from Western Argentina. *Copeia*. 2016, vol. 104, pp. 487–497. https://doi.org/10.1643/CH-15-381
17. Agarwal I., Ceríaco L.M.P., Metallinou M., Jackman T.R., Bauer A.M. How the African house gecko (*Hemidactylus mabouia*) conquered the world. *Roy Soc Open Sci*. 2021, vol. 8, pp. 210749. https://doi.org/10.1098/rsos.210749
18. Albertin W., Marullo P. Polyploidy in fungi: evolution after whole-genome duplication. *Proc Roy Soc B*. 2012, vol. 279, pp. 2497–2509. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0434
19. Arakelyan M., Spangenberg V., Petrosyan V. et al. Evolution of parthenogenetic reproduction in Caucasian rock lizards: A review. *Curr Zool.* 2023, vol. 69, pp. 128–135. doi: 10.1093/cz/zoac036
20. Bansal R., Karanth K.P. Molecular phylogeny of *Hemidactylus* geckos (Squamata: Gekkonidae) of the Indian subcontinent reveals a unique Indian radiation and an Indian origin of Asian house geckos. *Mol Phylogen Evol.* 2010, vol. 57, pp. 459–465. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.06.008
21. Bauer A.M., Jackman T.R., Greenbaum E. et al. South Asia supports a major endemic radiation of *Hemidactylus* geckos. *Mol Phylogen Evol.* 2010, vol. 57, pp. 343–352. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.06.014

22. Bianchi N.O., Redi C., Garagna C. et al. Evolution of the genome size in *Akodon* (Rodentia, Cricetidae). *J Mol Evol.* 1983, vol. 19, pp. 362–370. https://doi.org/10.1007/BF02101640
23. Biriuk O.V., Shabanov D.A., Korshunov A.V. et al. Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in north-eastern Ukraine. *J Zool Syst Evol Res.* 2016, vol. 54, no. 3, pp. 215–225. https://doi.org/10.1111/jzs.12132
24. Blommaert J. Genome size evolution: towards new model systems for old questions. *Proc Roy Soc B.* 2020, vol. 287, pp. 20201441. https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1441
25. Bogart J.P. Evolutionary implications of polyploidy in amphibians and reptiles. In: Lewis W.H. (ed.). *Polyploidy: Biological Relevance*. New York and London: Plenum Press. 1980. pp. 341–378.
26. Bogart J.P. Gynogenetic diploids, tetraploids, or octoploids, and a path to polyploidy in anuran amphibians. *Genome*. 2021, vol. 64, pp. 1053–1065.
27. Borkin L.J., Korshunov A.V., Lada G.A. et al. Mass occurrence of polyploid green frogs (*Rana esculenta* complex) in eastern Ukraine. *Russ J Herpetol.* 2004, vol. 11, no. 3, pp. 194–213.
28. Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M. Spontaneous triploidy in the crested newt, *Triturus cristatus* (Salamandridae). *Russ J Herpetol.* 1996, vol. 3, pp. 152–156.
29. Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Milto K.D. Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry. *Amphibia-Reptilia*. 2001, vol. 22, no. 4, pp. 387–396.
30. Boulenger G.A. A list of reptiles and batrachians from Ombaai, East Indian archipelago. *Ann Mag Nat Hist.* 1898, vol. 7, no. 1, pp. 122–124.
31. Canapa A., Biscotti M.A., Barucca M. et al. Shedding light upon the complex net of genome size, genome composition and environment in chordates. *Eur Zool J.* 2020, vol. 87, no. 1, pp. 192–202. https://doi.org/10.1080/24750263.2020.1747558
32. Carranza S., Arnold E.N. Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Mol Phylogen Evol.* 2006, vol. 38, pp. 531–545. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.012
33. Chen C., Jin L., Jiang Y., Liao W. Effects of life histories on genome size variation in Squamata. *Asian Herpetol Res.* 2021, vol. 12, pp. 289–294. https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.210018
34. Chen Q., Zhu W., Chang L. et al. Every gain comes with loss: ecological and physiological shifts associated with polyploidization in a pygmy frog. *Mol Biol Evol.* 2025, vol. 42, no. 2. Article msaf037, pp. 1–19. https://doi.org/10.1093/molbev/msaf037
35. Cole C.J., Taylor H.L., Baumann D.P., Baumann P. "Neaves" whiptail lizard: the first known tetraploid parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae). *Breviora*. 2014, vol. 539, pp. 1–19. https://doi.org/10.3099/MCZ17.1
36. Cole C.J., Taylor H.L., Neaves W.B. et al. The second known tetraploid species of parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae): description, reproduction, comparisons with ancestral taxa, and origins of multiple clones. *Bull Mus Comp Zool.* 2017, vol. 161, pp. 285–321. https://doi.org/10.3099/MCZ37.1
37. Colston T.J., Pirro S., Pyron R.A. The complete genome sequences of 101 species of reptiles. *Biodivers Genomes.* 2025, vol. 2025, pp. 10.56179/001c.129597. https://doi.org/10.56179/001c.129597
38. Dame E.A., Petren K. Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific island geckos (*Hemidactylus*). *Animal Behav.* 2006, vol. 71, pp. 1165–1173. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.10.009
39. Dar T.-Ul.-H., Rehman R.-Ul. (eds.), *Polyploidy: Recent Trends and Future Perspectives*. Springer. 2017. 104 p. https://doi.org/10.1007/978-81-322-3772-3
40. Darevsky I.S. Notes on the reptiles (Squamata) of some offshore islands along the coast of Vietnam. In: Peters G., Hütterer R. (eds.). *Vertebrates in the Tropics*. Bonn: Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum. 1990. pp. 125–129.
41. Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Roshchin V.V. A new all-female triploid species of gecko and karyological data on the bisexual *Hemidactylus frenatus* from Vietnam. *J Herpetol.* 1984, vol. 18, no. 3, pp. 277–284. https://doi.org/10.2307/1564081
42. De Smet W.H.O. The nuclear Feulgen-DNA content of the vertebrates (especially reptiles), as measured by fluorescence cytophotometry, with notes on the cell and the chromosome size. *Acta Zool Pathol Antverpiensia*. 1981, no. 75, pp. 119–167.
43. Dolezel J., Bartos J., Voglmayr H. et al. Nuclear DNA content and genome size of trout and human. *Cytometry A.* 2003, vol. 51, no. 2, pp. 127–128. https://doi.org/10.1002/cyto.a.10013
44. Dufresnes C., Jablonski D., Ambu J. et al. Speciation and historical invasions of the Asian black-spined toad (*Duttaphrynus melanostictus*). *Nat Comm.* 2025, vol. 16, Article 298, pp. 1–14. https://doi.org/10.1038/s41467-024-54933-4
45. Dufresnes C., Mazepa G., Jablonski D., Oliveira R.C., Wenseleers T. et al. Fifteen shades of green: The evolution of *Bufotes* toads revisited. *Mol Phylogen Evol.* 2019, vol. 141, Article 106615, pp. 1–25. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106615

46. Feulgen R., Rossenbeck H. Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nukleinsäure vom Typus der Thymonukleinsäure und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie*. 1924, vol. 135, pp. 203–248.
47. Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol.* 2017, vol. 37, no. 12, pp. 4302–4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086
48. Galoyan E., Nazarov R., Altmanová M. et al. Natural repeated backcrosses lead to triploidy and tetraploidy in parthenogenetic butterfly lizards (*Leiolepis*: Agamidae). *Sci Rep.* 2025, vol. 15, pp. 3094. https://doi.org/10.1038/s41598-024-83300-y
49. Gregory T.R., Nathwani P., Bonnett T.R. et al. Sizing up arthropod genomes: an evaluation of the impact of environmental variation on genome size estimates by flow cytometry and the use of qPCR as a method of estimation. *Genome*. 2013, vol. 56, no. 9, pp. 505–510. https://doi.org/10.1139/gen-2013-0044
50. Grzywacz B., Skórka P. Genome size versus geographic range size in birds. *PeerJ*. 2021, vol. 9, p. e10868. https://doi.org/10.7717/peerj.10868
51. Hardie D.C., Hebert P.D.N. Genome-size evolution in fishes. *Can J Fish Aquat Sci.*, 2004, vol. 61, pp. 1636–1646. https://doi.org/10.1139/f04-106
52. Hardy L.M., Cole C.J. Morphology of a sterile, tetraploid, hybrid whiptail lizard (Squamata: Teiidae: *Cnemidophorus*). *Amer Mus Novit.* 1998, vol. 3228, pp. 1–16.
53. Harris D.J., Sanchez M., Rocha S. Origins and taxonomic status of *Hemidactylus* geckos on the Îles Éparses of the Western Indian Ocean. *Herpetozoa*. 2024, vol. 37, pp. 181–187.
54. Henao-Osorio J.J., Pereira-Ramírez A.M., Cardona-Giraldo A. et al. On the distribution of three exotic geckos of genus *Hemidactylus* Gray, 1825 (Squamata, Gekkonidae), and an unusual record of the native lizard *Gymnophthalmus speciosus* (Hallowell, 1861) outside its elevational range in Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. 2021, vol. 45, no. 175, pp. 462–473. https://doi.org/10.18257/raccefyn.1356
55. Howell K., Msuya C.A., Ngalason W. et al. *Hemidactylus mabouia*, common tropical house gecko. In: *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2021: e.T196915A2477783, pp. 1–9.
56. Kearney M., Fujita M.K., Ridenour J. Lost sex in the reptiles: Constraints and correlations. I. In: Schön I., Martens K., Dijk P. (eds). *Lost Sex*. Springer. 2009. pp. 447–474.
57. Khandekar A., Thackeray T., Mariappan R. et al. A remarkable new species of gecko (Squamata: Gekkonidae: *Hemidactylus*) from scrublands at the southern tip of India. *Vertebr Zool.* 2023, vol. 73, pp. 433–450. https://doi.org/10.3897/vz.73.e101871
58. Kluge A.G., Eckardt M.J. *Hemidactylus garnotii* Duméril and Bibron, a triploid all-female species of gekkonid lizard. *Copeia*. 1969, vol. 1969, no. 4, pp. 651–664.
59. Lajmi A., Giri V.B., Karanth K.P. Molecular data in conjunction with morphology help resolve the *Hemidactylus brookii* complex (Squamata: Gekkonidae). *Organisms Divers Evol.* 2016, vol. 16, pp. 659–677. https://doi.org/10.1007/s13127-016-0271-9
60. Lertzman-Lepofsky G., Mooers A.Ø., Greenberg D.A. Ecological constraints associated with genome size across salamander lineages. *Proc Roy Soc B*. 2019, vol. 286, pp. 20191780. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1780
61. Liedtke H.C., Gower D.J., Wilkinson M. et al. Macroevolutionary shift in the size of amphibian genomes and the role of life history and climate. *Nat Ecol Evol.* 2018, vol. 2, pp. 1792–1799. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0674-4
62. Litvinchuk S.N., Ibrogimova P.K., Anisimov N.V. et al. Origin of populations of the cane toad *Rhinella marina* and its parasitic tick *Amblyomma dissimile* on Margarita Island (Venezuela). *Russ J Herpetol.* 2025, vol. 32, no. 2, pp. 96–107. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2025-32-2-96-107
63. Litvinchuk S.N., Kazakov V.I., Pasynkova R.A. et al. Tetraploid green toad species (*Bufo pewzowi*) from the Altay Mountains: the first record for Russia. *Russ J Herpetol.* 2010, vol. 17, no. 4, pp. 290–298.
64. Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J. Correlations of geographic distribution and temperature of embryonic development with the nuclear DNA content in the Salamandridae (Urodela, Amphibia). *Genome*. 2007, vol. 50, no. 4, pp. 333–342. https://doi.org/10.1139/g07-010
65. Loveridge A. Checklist of the reptiles and amphibians of East Africa (Uganda, Kenya, Tanganyika, Zanzibar). *Bull Mus Comp Zool.* 1957, vol. 117, pp. 153–362.
66. Lowe C.H., Wright J.W., Cole C.J. et al. Natural hybridization between the teiid lizards *Cnemidophorus sonorae* (parthenogenetic) and *Cnemidophorus tigris* (bisexual). *Syst Zool.* 1970, vol. 19, pp. 114–127. https://doi.org/10.2307/2412449
67. Lutes A.A., Baumann D.P., Neaves W.B. et al. Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2011, vol. 108, no. 24, pp. 9910–9915. https://doi.org/10.1073/pnas.1102811108
68. Mason A.S., Pires J.C. Unreduced gametes: meiotic mishap or evolutionary mechanism? *Trend Genet.* 2015, vol. 31, pp. 5–10. https://doi.org/10.1016/j.tig.2014.09.011
69. Matyot P. New records for some vertebrates in Seyshelles. *Phelsuma*. 2001, vol. 9, pp. 71–74.
70. McGrath C.L., Lynch M. Evolutionary significance of whole-genome duplication. In: Soltis P.S., Soltis D.E. (eds.), *Polyploidy and Genome Evolution*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 2012. pp. 1–20.

71. Mezzasalma M. First cytogenetic analysis of *Hemidactylus mercatorius* Gray, 1842 provides insights on interspecific chromosomal diversification in the genus *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae). *Life*. 2024, vol. 14, pp. 181. https://doi.org/10.3390/life14020181
72. Mezzasalma M., Brunelli E., Odierna G. et al. Evolutionary and genomic diversity of true polyploidy in tetrapods. *Animals*. 2023, vol. 13, pp. 1033. https://doi.org/10.3390/ani13061033
73. Midtgaard R. *RepFocus – A Survey of the Reptiles of the World*. 2026. www.repfocus.dk. Accessed April 11, 2026.
74. Moritz C., Case T.J., Bolger D.T. et al. Genetic diversity and the history of Pacific island house geckos (*Hemidactylus* and *Lepidodactylus*). *Biol J Linn Soc*. 1993, vol. 48, pp. 113–133. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1993.tb00882.x
75. Nguyen T.Q., Stenke R., Nguyen H.X. et al. The terrestrial reptile fauna of the Biosphere Reserve Cat Ba Archipelago, Hai Phong, Vietnam. *Bonn Zool Monogr.* 2011, no. 57, pp. 99–115.
76. Olmo E. Genome size in some reptiles. *J Exp Zool*. 1976, vol. 195, pp. 305–310. https://doi.org/10.1002/jez.1401950215
77. Ota H., Hikida T. A new triploid *Hemidactylus* (Gekkonidae: Sauria) from Taiwan, with comments on morphological and karyological variation in the *H. garnotii-vietnamensis* complex. *J Herpetol.* 1989, vol. 23, no. 1, pp. 50–60.
78. Ota H., Hikida T. A record of a triploid gecko, *Hemidactylus stejnegeri*, from the northern Philippines. *Jap J Herpetol.* 1989a, vol. 13, no. 2, pp. 35–39.
79. Ota H., Hikida T., Lue K.-Y. Polyclony in a triploid gecko, *Hemidactylus stejnegeri*, from Taiwan, with notes on its bearing on the chromosomal diversity of the *H. garnotii-vietnamensis* complex (Sauria: Gekkonidae). *Genetica*. 1989, vol. 79, pp. 183–189. https://doi.org/10.1007/BF00121511
80. Ota H., Hikida T., Matsui M. et al. Discovery of a diploid population of the *Hemidactylus garnotii-vietnamensis* complex (Reptilia: Gekkonidae). *Genetica*. 1996, vol. 97, pp. 81–85. https://doi.org/10.1007/BF00132584
81. Ota H., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A. et al. Geographic variation in the parthenogenetic lizard, *Hemidactylus stejnegeri* Ota & Hikida 1989 (Gekkonidae Reptilia), with comments on recently discovered male phenotypes. *Tropic Zool.* 1993, vol. 6, no. 1, pp. 125–142. https://doi.org/10.1080/03946975.1993.10539214
82. Ota H., Lau M.W., Boqadek A. Taxonomic status of the Hong Kong populations of the *Hemidactylus garnotii-vietnamensis* complex (Gekkonidae: Reptilia). *Zool Stud.* 1994, vol. 34, no. 2, pp. 126–130.
83. Pham A.V., Tu H.V., Nguyen T.V. et al. New records and an updated list of lizards from Son La Province, Vietnam. *Herpetol Notes*. 2018, vol. 11, pp. 209–216.
84. Pinho C.J., Cardoso L., Rocha S. et al. Aliens on boats? The eastern and western expansion of the African house gecko. *Genes*. 2023, vol. 14, p. 381. https://doi.org/10.3390/genes14020381
85. Randhawa S.S., Pawar R. Fish genomes and their evolution under the influence of ecology. *Ecol Complex.* 2022, vol. 49, p. 100980. https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2022.100980
86. Rhie A., McCarthy S.A., Fedrigo O. et al. Towards complete and error-free genome assemblies of all vertebrate species. *Nature*. 2021, vol. 592, pp. 737–746. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03451-0
87. Rios-Carlos H., Segovia-Ramírez M.G., Fujita M.K. et al. Genomic gigantism is not associated with reduced selection efficiency in Neotropical salamanders. *J Mol Evol.* 2024, vol. 92, pp. 371–380. https://doi.org/10.1007/s00239-024-10177-w
88. Rivas Fuenmayor G., Ugueto G.N., Bauer A.M. et al. Expansion and natural history of a successful colonizing gecko in Venezuela (Reptilia: Gekkonidae: *Hemidactylus mabouia*) and the discovery of *H. frenatus* in Venezuela. *Herpetol Rev.* 2005, vol. 36, no. 2, pp. 121–125.
89. Rocha S., Carretero M.A., Harris D.J. On the diversity, colonization patterns and status of *Hemidactylus* spp. (Reptilia: Gekkonidae) from the Western Indian Ocean islands. *Herpetol J.* 2010, vol. 20, pp. 83–89.
90. Saha A., Bellucci A., Fratini S. et al. Ecological factors and parity mode correlate with genome size variation in squamate reptiles. *BMC Ecol Evol.* 2023, vol. 23, pp. 69. https://doi.org/10.1186/s12862-023-02180-4
91. Sanchez M., Rocha S., Probst J.-M. Un nouveau gecko nocturne naturalisé sur l'île de La Réunion: *Hemidactylus mercatorius* Gray, 1842 (Reptilia: Squamata: Gekkonidae). *Bull Soc Herpetol France*. 2012, vol. 142-143, pp. 89–106.
92. Shaney K.J., Card D.C., Schield D.R. et al. Squamate reptile genomics and evolution. In: Gopalakrishnakone P., Calvete J. (eds). *Toxinology*. Dordrecht: Springer. 2014. pp. 1–18.
93. Soma M., Beçak M.L., Beçak W. Estudo comparativo do conteúdo de DNA em 12 espécies de lacertílios. *Ciência e Cultura*. 1975, vol. 27, no. 12, pp. 1.324–1.327.
94. Steinke D., Hoegg S., Brinkmann H. et al. Three rounds (1R/2R/3R) of genome duplications and the evolution of the glycolytic pathway in vertebrates. *BMC Biol.* 2006, vol. 4, p. 16. https://doi.org/10.1186/1741-7007-4-16
95. Stöck M., Dedukh D., Reifová R. et al. Sex chromosomes in meiotic, hemiclonal, clonal and polyploid hybrid vertebrates: along the 'extended speciation continuum'. *Phil Trans Roy Soc B.* 2021, vol. 376, pp. 20200103. https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0103
96. Trifonov V.A., Paoletti A., Caputo Barucchi V. et al. Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae). *PLoS ONE*, 2015, vol. 10, pp. e0132380. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132380

97. Ugueto G.N., Rivas G.A. *Amphibians and Reptiles of Margarita, Coche and Cubagua*. Chimaira: Frankfurt am Main. 2010. 350 p.
98. Uetz P. (ed.) *The Reptile Database*. 2026. http://www.reptile-database.org. Accessed April 11, 2026.
99. Vasquez-Restrepo J.D., Lapwong Y. Confirming the presence of a fourth species of non-native house gecko of the genus *Hemidactylus* Oken, 1817 (Squamata, Gekkonidae) in Colombia. *Check List*. 2018, vol. 14, no. 4, pp. 665–669. https://doi.org/10.15560/14.4.665
100. Vinogradov A.E. Larger genomes for molluskan land pioneers. *Genome*. 2000, vol. 43, no. 1, pp. 211–212.
101. Weterings R., Vetter K.C. Invasive house geckos (*Hemidactylus* spp.): their current, potential and future distribution. *Curr Zool.* 2018, vol. 64, no. 5, pp. 559–573. https://doi.org/10.1093/cz/zox052
102. Xia X. Body temperature, rate of biosynthesis, and evolution of genome size. *Mol Biol Evol.* 1995, vol. 12, no. 5, pp. 834–842. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040260
103. Yu D., Ren Y., Uesaka M. et al. Hagfish genome elucidates vertebrate whole-genome duplication events and their evolutionary consequences. *Nat Ecol Evol.* 2024, vol. 8, pp. 519–535. https://doi.org/10.1038/s41559-023-02299-z
104. Zadesenets K.S., Rubtsov N.B. Genome duplication in animal evolution. *Russ J Genet.* 2018, vol. 54, no. 10, pp. 1125–1136. https://doi.org/10.1134/S1022795418090168
105. Zeng C., Gomez-Mestre I., Wiens J.J. Evolution of rapid development in spadefoot toads is unrelated to arid environments. *PLoS ONE*. 2014, vol. 9, no. 5, pp. e96637. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096637

Сведения об авторах

Спартак Николаевич Литвинчук – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: litvinchukspartak@yandex.ru
https://orcid.org/0000-0001-7447-6691

Николай Дмитриевич Аксенов – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: aksenovn@gmail.com
https://orcid.org/ 0000-0002-2549-9149

Лев Яковлевич Боркин – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: levborkin@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-2178-1147

Даниил Андреевич Мельников – младший научный сотрудник, ФГБУН Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: daniel.melnikov@zin.ru h
ttps://orcid.org/0000-0002-8011-1274

Дмитрий Владимирович Скоринов – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: skorinovd@yandex.ru
https://orcid.org/0000-0002-9916-2098

About the authors

Spartak N. Litvinchuk – PhD in Biology, Leading Researcher, Institute of Cytology RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: litvinchukspartak@yandex.ru
https://orcid.org/0000-0001-7447-6691

Nikolay D. Aksenov – PhD in Biology, Leading Researcher, Institute of Cytology RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: aksenovn@gmail.com
https://orcid.org/0000-0002-2549-9149

Leo J. Borkin – PhD in Biology, Leading Researcher, Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: levborkin@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-2178-1147

Daniel A. Melnikov – Junior Researcher, Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: daniel.melnikov@zin.ru
https://orcid.org/0000-0002-8011-1274

Dmitriy V. Skorinov – PhD in Biology, Senior Researcher, Institute of Cytology RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: skorinovd@yandex.ru
https://orcid.org/0000-0002-9916-2098

Поступила в редакцию 10.06.2026
После доработки 04.07.2026
Принята к публикации 10.07.2026

Received June 10, 2026
Revised July 4, 2026
Accepted July 10, 2026