

Том 103, Номер 12

ISSN 0044-5134

Декабрь 2024



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 12, 2024

Исследования однополых видов рептилий при И.С. Даревском и после него

Э. А. Галоян, И. И. Кропачев, В. Г. Петросян,
Д. В. Дедух, Ф. А. Осипов, М. С. Аракелян

4

Гибридогенное видообразование у однополых видов
и гибридных форм ящериц рода *Darevskia*: краткий обзор работ
И.С. Даревского и современных данных

Л. А. Куприянова

25

High herpetological diversity in the Caucasian ecoregion:
an annotated list of species including comments on biogeography and conservation

В. S. Tuniyev, N. B. Ananjeva

37

Стресс у крапчатых сусликов (*Spermophilus suslicus* Güld. 1770)
при переселении из природной популяции в условия полувольного содержания

О. Н. Шекарова, Л. Е. Савинецкая, О. А. Бурканова,
Е. Н. Суркова, А. В. Чабовский, К. А. Роговин

77

Полевки рода *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae)
Среднеамурской низменности и описание четырех
новых вариантов кариотипа *Alexandromys maximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae)

И. В. Картавцева, А. И. Степанова

91

Индекс дифференциации зубной эмали современных водяных полевок
рода *Arvicola* (Arvicolinae, Rodentia) в Азербайджане:
изменчивость и диагностическое значение

Е. А. Маркова, Л. В. Надирли, С. В. Зыков

108

Contents

Volume 103, № 12, 2024

Studies on the unisexual reptiles by and since I. S. Darevsky

*E. A. Galoyan, I. I. Kropachev, V. G. Petrosyan,
D. V. Dedukh, F. A. Osipov, M. S. Arakelyan*

4

Hybridogeneous speciation of unisexual species and hybrid forms
of lizards of the genus *Darevskia*: a brief review of Darevsky's papers and modern data

L. A. Kupriyanova

25

High herpetological diversity in the Caucasian ecoregion:
an annotated list of species including comments on biogeography and conservation

B. S. Tuniyev, N. B. Ananjeva

37

Stress in speckled ground squirrels (*Spermophilus suslicus* Güld. 1770)
relocated from a natural population to a semi-free outdoor enclosure

*O. N. Shekarova, L. E. Savinetskaya, O. A. Burkanova,
E. N. Surkova, A. V. Tchabovsky, K. A. Rogovin*

77

The vole genus *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae)
of the Middle Amur Lowland and the description of four new karyotype variants
of *Alexandromys maximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae)

I. V. Kartavtseva, A. I. Stepanova

91

Dental enamel differentiation quotient of modern water voles
of the genus *Arvicola* in Azerbaijan: variation and diagnostic value

E. A. Markova, L. V. Nadirli, S. V. Zykov

108



И. С. Даревский с урартским (*Elaphe urarthica*) и каспийским полозами (*Dolichophis caspius*), конец 1950-х гг.

18 декабря исполнилось 100 лет со дня рождения Ильи Сергеевича Даревского (18 декабря 1924—8 августа 2009), выдающегося отечественного герпетолога, первооткрывателя сетчатого видообразования и партеногенеза у наземных позвоночных, основателя ведущей научной школы герпетологов в нашей стране.

Весь 11 выпуск этого года посвящен памяти Ильи Сергеевича. Три первые статьи данного номера продолжают чествование замечательного ученого в год его столетнего юбилея.

УДК 575; 573; 591.4; 591.8; 598.112

ИССЛЕДОВАНИЯ ОДНОПОЛЫХ ВИДОВ РЕПТИЛИЙ ПРИ И.С. ДАРЕВСКОМ И ПОСЛЕ НЕГО

© 2024 г. Э. А. Галоян^{a, b, *}, И. И. Кропачев^{a, c}, В. Г. Петросян^a, Д. В. Дедух^d,
Ф. А. Осипов^a, М. С. Аракелян^e

^aИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

^bЗоологический музей МГУ, Большая Никитская ул., 2, Москва, 125009 Россия

^cТульский экзотариум, Октябрьская ул., 26, Тула, 300002 Россия

^dLaboratory on Non-Mendelian Evolution Institute of Animal Physiology
and Genetics CAS, Rumburská 89, Liběchov, 27721 Czech Republic

^eНаучно-исследовательский институт биологии Ереванского государственного университета,
Алека Манукяна ул., 1, Ереван, 0025 Армения

*e-mail: saxicola@mail.ru

Поступила в редакцию 10.08.2024 г.

После доработки 15.08.2024 г.

Принята к публикации 16.08.2024 г.

Размножение без самцов распространено среди разных типов животных, однако редко встречается у позвоночных. Открытие в середине прошлого столетия Ильей Сергеевичем Даревским облигатного партеногенеза, не требующего участия самцов для продолжения рода, сформировало новое направление в эволюционной биологии, а однополые виды скальных и хлыстохвостых ящериц, гекконов и сцинков стали объектами пристального внимания биологов. Первооткрыватели партеногенеза у позвоночных сильно продвинулись в этих исследованиях, однако новые методы, возникшие в последние годы, позволили приблизиться к решению вопросов, связанных с происхождением и эволюцией однополых позвоночных. В предлагаемом обзоре мы представили достижения и результаты по каждому направлению исследований, проводимых И.С. Даревским и его коллегами. Кроме того, мы изложили новые идеи и упомянули о последних открытиях в области исследования однополых видов рептилий, сделанных после ухода И.С. Даревского. В заключительной части работы мы обозначили круг задач, требующих своего решения в будущем.

Ключевые слова: Даревский, происхождение партеногенеза, рептилии, сетчатая эволюция

DOI: 10.31857/S0044513424120011, **EDN:** thfade

Несмотря на биологические издержки наличия самцов (Trivers, 1972; Wiley, 1998), половое размножение весьма обычно для многоклеточных организмов, поскольку оно обеспечивает генетическое разнообразие потомства. Между тем, в некоторых филогенетических линиях независимо происходил частичный или полный отказ от самцов. Среди животных встречаются как спонтанно или периодически переходящие к размножению без самцов — факультативный и сезонный партеногенез соответственно (Гребельный, 2005), так и полностью исключившие самцов из репродуктивного цикла виды — облигатный партеногенез и гиногенез. Последний тип размножения предполагает, что развитие яйцеклетки индуцируется сперматозоидом, генетический материал которого, однако,

не сливается с ядром яйцеклетки. Истинный партеногенез, не требующий для размножения участия самцов, распространен у первичноротых (Fyon et al., 2023), обнаружен у иглокожих (Yamaguchi, Lucas, 1984), а среди позвоночных встречается исключительно у рептилий (Kearney et al., 2009; Stöck et al., 2021). В качестве примера сезонного партеногенеза можно привести дафний, циклопов и некоторых насекомых; гиногенез характерен для рыб и амфибий (Гребельный, 2005; Fyon et al., 2023). Факультативный партеногенез встречается в большинстве типов животных и отмечен во всех классах позвоночных, кроме млекопитающих (Lampert, 2009). Таким образом, современные рептилии выделяются среди других позвоночных способностью образовывать клональные линии с длительным

сроком существования (=партеногенетические виды). Благодаря этой особенности, у пресмыкающихся реализуются уникальные для позвоночных направления эволюции, исследуемые в рамках тем, обсуждаемых в предлагаемой работе.

Биологическое разнообразие и происхождение партеногенетических видов

В середине прошлого века Илья Сергеевич Даревский обратил внимание на отсутствие самцов в некоторых популяциях скальных ящериц из Армении. Это наблюдение привело его к мысли о партеногенезе и открыло новое направление в исследованиях наземных позвоночных (Даревский, 1957, 1958). В то время скальные ящерицы принадлежали к роду *Lacerta* в рамках полиморфного вида *Lacerta saxicola* (Банников и др., 1977). Однако впоследствии стало понятно, что скальные ящерицы вместе с луговой (*L. praticola*) и арвинской (*L. derjugini*) ящерицами образуют обособленную кладу, названную в честь Ильи Сергеевича “*Darevskia*” (Arribas, 1999). После открытия партеногенетических скальных ящериц исследователи обнаружили другие однополые виды, относящиеся к тейидам (Lowe, Wright, 1966), гекконам (Darevsky et al., 1984) и агамам (Darevsky, Kupriyanova, 1993; Hall, 1970). Несмотря на трудности морфологической идентификации однополых видов рептилий, И.С. Даревский описал шесть из семи известных партеногенетических видов¹ скальных ящериц, два из четырех известных партеногенетических видов агамовых ящериц рода *Leiolepis* и гекконов из рода *Hemidactylus* (табл. 1). Последними описанными партеногенетическими видами стали *Leiolaemus parthenos* в 2016 г. (Cristian et al., 2016) и *Aspidoscelis preopatae* (Barley et al., 2021). К настоящему времени известно, что среди более чем 7700 описанных видов ящериц (Uetz, 2024) менее 1% размножается партеногенетически (Dawley, 1989; Kearney et al., 2009; Stöck et al., 2021). Большинство однополых видов принадлежат подотряду Гекконообразные (Gekkota), инфраотряду Сцинкообразные (Scincomorpha) и к группе Lacertoidea (Gymnophthalmidae, Lacertidae, Teiidae) (Adams et al., 2003; Avise, 2008; Kearney et al., 2009; Malysheva et al., 2007; Vrijenhoek, 1989).

После открытия однополых видов рептилий Илья Сергеевич высказал догадку об их гибридном происхождении (Даревский, 1962, 1967; Даревский и др., 1977). Эксперименты по трансплантации кожи от обоеполых родительских видов к дочерним партеногенетикам и обратно косвенно подтвердили

это предположение (Даревский, Даниелян, 1969, 1987; Cuellar, McKinney, 1976). Кроме того, И.С. Даревский показал, что партеногенетические скальные ящерицы сходны с предполагаемыми родительскими видами по окраске и по признакам фолидоза (Даревский, 1967). Исследования морфологии партеногенетических представителей из родов *Teius*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Heteronotia*, *Lepidodactylus* подтвердили сделанные Ильей Сергеевичем выводы о промежуточной морфологии партеногенетических видов гибридного происхождения (Darevsky et al., 1985; Cole et al., 1988, 2010; Taylor, 2015; Espeche et al., 2023). Использование метода геометрической морфометрии (Gabelaia et al., 2017; Espeche et al., 2023) для сравнительного анализа формы чешуй и пропорций различных частей тела у однополых и обоеполых видов в дальнейшем позволило лучше разобраться в наследовании признаков у гибридных особей и проследить связь морфологических особенностей со средой обитания (Barateli et al., 2024).

Гипотеза о гибридном происхождении однополых видов получила подкрепление благодаря применению аллозимных (Даревский, Аззел, 1973; Neaves, 1969) и цитогенетических методов исследования как на скальных, так и на хлыстохвостых ящерицах (Даревский и др., 2000; Lowe et al., 1970). Применение молекулярных методов реконструкции филогении позволили установить родство партеногенетических видов с обоеполыми предками (Fu et al., 2000; Grismer et al., 2014; Yanchukov et al., 2022) и исследовать филогенетические связи между близкими видами и однополыми таксонами в рамках гипотезы “сетчатого видообразования” (Боркин, Даревский, 1980; Гребельный, 2005; Baker, 1959; Grant, 1971). Опыты по гибридизации родительских видов подтвердили реальность возникновения однополых гибридов в природе (Cole et al., 2010). Одновременно с работами, проводимыми со скальными ящерицами, американские коллеги обнаружили родительские виды для однополых видов из рода *Aspidoscelis* (табл. 1), а Холл (Hall, 1970) обратил внимание научного сообщества на триплоидных агам-бабочек (*Leiolepis*), благодаря чему Петерс (Peters, 1971), Бёме (Bohme, 1982) и позднее Даревский с Л.А. Куприяновой (Darevsky, Kupriyanova, 1993) описали новые партеногенетические виды из этого рода. К настоящему моменту практически для всех партеногенетических видов чешуйчатых рептилий показано гибридное происхождение (Dawley, Bogart, 1989; Stöck et al., 2021) (табл. 1). Существуют, однако, два исключения из рода *Lepidophyma*: *L. flavimaculatum* и *L. reticulatum*. Эти виды обладают низким внутривидовым генетическим разнообразием, свидетельствующим об их происхождении в результате спонтанного мутагенеза от общего обоеполого предка (Sinclair et al., 2010). Для некоторых однополых

¹ В строгом смысле группы особей, размножающиеся партеногенетически и обладающие сходным морфотипом и генотипом, нельзя называть видами, поскольку в таких популяциях отсутствует панмиксия.

Таблица 1. Список известных к настоящему времени обитатных партеногенетических видов чешуйчатых рептилий с указанием региона распространения и ploidy

Семейство	Вид	Регион	Плоидность/ число хромосом	Материнский вид	Отцовский вид	Ссылка
Agamidae	<i>Leiolepis triplioida</i> Peters, 1971	Южный Тайланд, Малайзия	3n = 18M + 33m	2n гибрид <i>L. guttata</i> x <i>L. reevesii</i>	<i>L. belliana</i> ?	Darevskiy, Kupriyanova, 1993
	<i>Leiolepis boehmei</i> Darevsky & Kupriyanova, 1993	Южный Тайланд	2n = 12M + 22m	<i>L. guttata</i>	<i>L. reevesii</i>	Darevskiy, Kupriyanova, 1993
	<i>Leiolepis guentherpetersi</i> Darevsky & Kupriyanova, 1993	Центральный Вьетнам	3n = 18M + 33m	2n гибрид <i>L. guttata</i> x <i>L. reevesii</i>	<i>L. guttata</i>	Darevskiy, Kupriyanova, 1993; Galoyan et al., in print
	<i>Leiolepis ngovantrii</i> (Grismer & Grismer, 2010)	Южный Вьетнам	2n = 12M + 22m	<i>L. guttata</i>	<i>L. reevesii</i>	Grismer, Grismer, 2010
Gymnophthalmidae	<i>Gymnophthalmus underwoodi</i> Grant, 1958	Южная Америка	2n = 44	<i>G. cryptus</i> ?	<i>G. speciosus</i>	Brunes et al., 2019; Cole et al., 1993
	<i>Loxopholis</i> (= <i>Leprosoma</i>) <i>percarinatum</i> (Müller, 1923)	Гаяна, Суринам, Французская Гвиана, Бразилия, Венесуэла, Колумбия	2n = 20M + 24m	<i>L. guianense</i>	<i>L. ferreirai</i>	Brunes et al., 2019; Laguna et al., 2010
			3n = 30M + 36m	<i>L. percarinatum</i>	<i>Loxopholis</i> sp.	
	<i>Darevskia armeniaca</i> (Méhely, 1909)	Армения, Грузия	2n = 38	<i>D. mixta</i>	<i>D. valentini</i>	Fu et al., 2000; Murphy et al., 2000
Lacertidae	<i>Darevskia bendimahiensis</i> (Schmidtler, Eiselt, Darevsky, 1994)	Турция, Ван		<i>D. raddei</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Darevskia dahlia</i> (Darevsky, 1957)	Армения, Грузия		<i>D. mixta</i>	<i>D. portschinskii</i>	
	<i>Darevskia rostombekowi</i> (Darevsky, 1957)	Армения		<i>D. raddei</i>	<i>D. portschinskii</i>	
	<i>Darevskia unisexualis</i> (Darevsky, 1966)	Армения		<i>D. raddei</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Darevskia sapphirina</i> (Schmidtler, Eiselt & Darevsky, 1994)	Турция, Ван		<i>D. raddei</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Darevskia uezelli</i> (Darevsky & Danielyan, 1977)	Восточная Турция		<i>D. raddei</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Liolaemus parthenos</i> Abdala, Baldo, Juárez & Espinoza, 2016	Аргентина (Мендоза)	3n = 19M + 30m	<i>L. laurenti</i>	<i>Liolaemus</i> sp.	Cristian et al., 2016
Liolaemidae	<i>Aspidoscelis uniparens</i> (Wright & Lowe, 1965)	США, Мексика	3n = 69	2n гибрид <i>A. inornatus</i> x <i>A. burti</i>	<i>A. inornatus</i>	Cuellar, 1971; Woolley et al., 2004
Teiidae	<i>Aspidoscelis tessellatus</i> (Say, 1822)	США, Мексика	2n = 26M + 20m; 26M + 21m	<i>A. tigris marmoratus</i>	<i>A. gularis scalaris</i>	Lowe et al., 1970; Neaves, Gerald, 1968, 1969; Parker, Selander, 1976; Pennock, 1965; Taylor et al., 2001; Barley et al., 2022
			3n = 69	<i>A. tessellatus</i>	<i>A. sexlineatus</i>	

Таблица 1. Продолжение

Семейство	Вид	Регион	Плоидность/ число хромосом	Материнский вид	Отцовский вид	Ссылка
Teiidae	<i>Aspidoscelis laredoensis</i> (McKinney, Kay & Anderson, 1973)	Юг США, северная Мексика	2n = 26M + 20m	<i>A. gularis</i>	<i>A. sexlineatus</i>	Barley et al., 2022a; Cole et al., 2020; Dessauer, Cole, 1989
	<i>Aspidoscelis cozumela</i> (Gadow, 1906)	Мексика	2n = 28M + 22m	<i>A. angusticeps</i>	<i>A. deppii</i>	Barley et al., 2022; Manríquez Morán et al., 2000
	<i>Aspidoscelis velox</i> (Springer, 1928)	Юго-западные штаты США	3n = 39M + 30m	<i>A. burri</i>	<i>A. inornatus arizonae</i>	Barley et al., 2021; Cole et al., 2019
			3n = 40M + 30m			
			3n = 68 (38M + 30m)			
			3n = 37M + 30m			
	<i>Aspidoscelis neomexicanus</i> (Lowe & Zweifel, 1952)	Южные штаты США	2n = 24M + 22m	<i>A. tigris marmoratus</i>	<i>A. inornatus arizonae</i>	Cole et al., 1988, 2010; Pennok, 1965
	<i>Aspidoscelis exsanguis</i> (Lowe, 1956)	Южные штаты США, север Мексика	3n = 70	<i>A. preopatae</i>	<i>A. gularis scalaris</i>	Good, Wright, 1984; Moritz et al., 1989; Pennok, 1965; Barley et al., 2022
	<i>Aspidoscelis preopatae</i> Barley et al., 2021	Мексика, Сонора	2n = 26M + 21m	<i>A. arizonae</i>	<i>A. burri strictogrammus</i>	Barley et al., 2021, 2022, Carvalho et al., 2015
	<i>Aspidoscelis opatae</i> (Wright, 1967)		3n = 69	<i>A. preopatae</i>	<i>A. inornatus arizonae</i>	
	<i>Aspidoscelis sonorae</i> (Lowe & Wright, 1964)	Юг США, Мексика, Сонора	3n = 41M + 30m; 40M + 29m	2n гибриды <i>A. inornatus</i> x <i>A. burri</i>	<i>A. burri</i>	Lowe et al., 1970; Cole, Dessauer, 1995
	<i>Aspidoscelis neotesselatus</i> (Walker, Cordes & Taylor, 1997)	США	3n = 70	<i>A. tessellatus</i>	<i>A. sexlineatus viridis</i>	Taylor et al., 2015
	<i>Aspidoscelis rodecki</i> (McCoy, Maslin, 1962)	Мексика	2n = 28M + 22m	<i>A. angusticeps</i>	<i>A. deppii</i>	Manríquez Morán et al., 2012
	<i>Aspidoscelis maslini</i> (Fritts, 1969)	Мексика, Юкатан	2n = 27M + 20m	<i>A. angusticeps</i>	<i>A. deppii</i>	Manríquez Morán et al., 2000
	<i>Aspidoscelis</i> sp. G		2n	<i>A. motague</i>	<i>A. guttatus</i>	Barley et al., 2022
	<i>Aspidoscelis neavesi</i> Cole et al., 2014	Искусственный вид, в природе не встречается	4n = 52M + 40m	<i>A. exsanguis</i>	<i>A. inornatus</i>	Cole et al., 2014; Lutes et al., 2011
	<i>Aspidoscelis priscillae</i> Cole et al., 2017			<i>A. uniparentis</i>	<i>A. inornatus</i>	Cole et al., 2017
	<i>Aspidoscelis townsendae</i> Cole et al., 2023			<i>A. exsanguis</i>	<i>A. gularis</i>	Cole et al., 2023

Таблица 1. Окончание

Семейство	Вид	Регион	Плоидность/ число хромосом	Материнский вид	Отцовский вид	Ссылка
Xantusiidae	<i>Stemidophorus scurtus</i> Cole and Dessauer, 1993	Тропики Южной Америки, острова Карибского моря	$2n = 26M + 24m$	обоеполюе <i>Stemidophorus lemniscatus</i> D – раса	<i>C. graminivagus</i>	Cole, Dessauer, 1993
	<i>Stemidophorus pseudolemniscatus</i> Cole, Dessauer, 1993	Север Южной Америки	$3n = 39M + 36m$	<i>C. scurtus</i>	<i>C. lemniscatus</i>	Cole, Dessauer, 1993
	<i>Teius suquiensis</i> Avila, Martori, 1991	Аргентина	$2n? 3n? (n = 36M + 18m?)$	<i>T. teyou*</i>	<i>T. oculatus*</i>	Espeche et al., 2023; Hernando, 1994
	<i>Lepidophyma flavimaculatum</i> Duméril, 1851	Коста Рика, Панама	$2n = 18M + 20m; 3n = 27M + 30m$	<i>Lepidophyma lipetzi</i>	—	Bezy, 1972; Sinclair et al., 2010
Scincidae	<i>Lepidophyma reticulatum</i> Taylor, 1955	Коста Рика, Панама	$2n = 18M + 20m$	<i>Lepidophyma lipetzi</i>		
	<i>Menetia greyii</i> Gray, 1845 RPa, RPa, WP расы	Австралия	$3n = 45$	$2n$ <i>Menetia greyii</i> SAR раса	$2n$ <i>Menetia greyii</i> SAN, SAS или SAR раса	Adams et al., 2003
	<i>Hemidactylus garnotii</i> (Duméril, Bibron, 1986)	Южная, Юго-Восточная Азия, Полинезия, Новая Каледония, Борнео, Ява, США, Южная Америка	$2n = 38$?	<i>H. karenorum</i>	Darevsky et al., 1984; Ota et al., 1993, 1996; McMahan, Zug, 2007
	<i>H. vietnamensis</i> Darevsky, Kupriyanova, Roshin, 1984	Вьетнам	$3n = 63$?	?	
Gekkonidae	<i>Hemidactylus stejnegeri</i> Ota, Hikida 1989	Тайвань, Китай, Филиппин, Вьетнам	$3n = 60$	<i>H. bowringi*</i>	<i>H. frenatus*</i>	Darevsky et al., 1984
	<i>Hemiphyllodactylus typus</i> Bleeker, 1860	Южная, Ю-В Азия, Индонезия, Океания	$3n = 56$?	?	Ota et al., 1989, 1993
	<i>Heteronotia binoei</i> (Gray, 1845) (обоеполюе расы CA6 и SM6)	Австралия	$3n = 60/63$	$2n$ гибридные расы <i>H. binoei</i> CA6/SM6*	$2n$ раса <i>H. binoei</i> SM6 или CA6	Dedukh et al., 2022; Moritz, 1983, 1984
	<i>Lepidodactylus lugubris</i> (syn <i>Gehyra variegata</i>) (Duméril & Bibron, 1836)	Юго-Восточная Азия, Южная Азия, Австралия, Океания	Раса А: $2n = 44$ Раса В: $3n = 66$	<i>Lepidodactylus</i> sp.	<i>L. pantai</i> <i>Lepidodactylus</i> sp.	Cuellar, Kluge, 1972; Karin et al., 2021; Radtkey et al., 1995; Trifonov et al., 2015; Volobuev et al., 1993
Typhlopidae	<i>Nactus pelagicus</i> (armouxii) (Girard, 1858)	Океания, ПНГ	$2n = 35; 28$	обоеполюе <i>Nactus pelagicus</i>	?	Moritz, 1987
	<i>Indotyphlops braminus</i> (Daudin, 1803)	Тропики Старого и Нового Света	$3n = 21M + 21m$	<i>Indotyphlops</i> sp., предком которого был <i>I. rammesses</i>	?	Matsubara et al., 2019; Sidharthan et al., 2023

Примечания. В скобках рядом с плоидностью указано число хромосом в гаплоидном наборе. Если известны макро (M) и микрохромосомы (m), то они указаны в виде суммы. В случае гибридного происхождения представлены предполагаемые материнский и отцовский виды. У триплоидных видов материнским предком был однополый вид или линия. ? – данные отсутствуют или сомнительны. * Предковые обоеполюе виды известны, но какой из них отцовский, а какой материнский – не установлено.

видов, таких как *Teius suquensis*, существует предположение о гибридном происхождении, однако до сих пор это не доказано (Avila, Martori, 1991; Espeche et al., 2023).

Современные исследователи сходятся в том, что основная причина перехода гибридов к партеногенетическому размножению заключается в трудностях образования бивалентов между гомеологичными хромосомами от разных видов (Janko et al., 2018; Marta et al., 2023; Stöck et al., 2021). Чтобы это произошло, гибридизирующие виды должны дивергировать достаточно сильно, поскольку в случае близкого родства между ними происходит интрогрессия генов через фертильных гибридов (Barley et al., 2022). Партеногенез позволяет гибридам преодолевать стерильность даже в случае увеличения пloidности при повторной гибридизации. Достоверно известно о существовании диплоидно-триплоидных комплексов (табл. 1) партеногенетических видов гекконов (Trifonov et al., 2015), хлыстохвостых ящериц (Wright, Lowe, 1976), агам-бабочек (Darevsky, Kupriyanova, 1993; Grismer et al., 2014) и ночных ящериц (Sinclair et al., 2010). Наличие триплоидных линий свидетельствует о более сложной картине их возникновения в природе и демонстрирует возможность повторной гибридизации диплоидной партеногенетической формы с самцами обоеполого вида (Даниелян и др., 2018; Danielyan et al., 2008; Grismer, Grismer, 2010). Наиболее распространенная гипотеза предполагает, что однополые триплоидные линии возникают при слиянии диплоидной яйцеклетки партеногенетической самки с гаплоидным сперматозоидом самца родительского или другого близкого вида (Cole, 1979; Darevsky et al., 1985; Wright, Lowe, 1976). Согласно менее распространенной версии, диплоидная яйцеклетка спонтанно возникает у самки обоеполого вида, после чего происходит оплодотворение гаплоидным сперматозоидом другого вида (Avisé, 2008). Первая версия возникновения полиплоидных видов рептилий наиболее вероятна, поскольку известно, что гибридизация триплоидных рыб (*Cobitis*, *Squalius*) и амфибий (*Ambystoma*, *Pelophylax*) с диплоидными самцами приводит к появлению тетраплоидных особей, формирующих диплоидно-триплоидно-тетраплоидные комплексы (Васильев, Васильева 1982; Alves et al., 2001; Bogart et al., 2007; Janko et al., 2007; Vasil'ev et al., 2003). В середине прошлого века Астауров предположил, что потомки партеногенетических видов способны обойти затруднения в мейозе благодаря увеличению числа гомологичных хромосом, возникающему в результате последовательных возвратных скрещиваний с близкими обоеполыми видами (Астауров, 1969). Однако у рептилий ничего подобного до сих пор обнаружено не было, а полученные в результате искусственной гибридизации

тетраплоидные самки *A. neavesi* и *A. priscilae* продолжают размножаться без участия самцов (Cole et al., 2014, 2017). Однополые триплоидные виды плохо отличаются от родительских видов по внешнему виду, однако показано, что геккон *H. binoei* и хлыстохвостая ящерица *A. neotesselatus* морфологически ближе к тому родительскому виду, чей генотип представлен двумя наборами хромосом, чем к виду, от которого достался один геном (Cole et al., 2020; Kearney, Shine, 2004; Moritz, 1984; Taylor et al., 2015). Показано также, что вклад материнского вида в облик потомка может быть значительнее, чем вклад отцовского. Например, Коул с соавторами (Cole et al., 2014) пишут, что полученные ими в ходе искусственной гибридизации тетраплоидные особи *A. neavesi* больше похожи на материнский триплоидный однополый вид *A. exsanguis*, чем на отцовский вид *A. inornatus*, хотя один набор хромосом этого обоеполого вида представлен в геноме *A. exsanguis*.

Открытие новых однополых видов происходит случайно, а исследователи так и не научились предсказывать их наличие в тех или иных филогенетических линиях. Полиплоидные формы всегда считались перспективными кандидатами в партеногенетики (Hall, 1970). Однако показано, что среди полиплоидных рептилий не все размножаются без самцов (Lamborot, Vasquez, 1998). Вероятно, партеногенетические виды имеет смысл искать в местах вторичного перекрытия ареалов, где разные представители одного рода гибридизируют друг с другом и образуют сингамеон (Lotsy, 1925). Наличие потока генов между видами и филогенетическими линиями более высокого ранга показано для анолисов (Wogan et al., 2023) и для близких к скальным ящерицам стенных ящериц *Podarcis* (Capula, 1993, 2002; Pinho et al., 2009). Возможно, именно в этих или в других многовидовых комплексах существует вероятность открыть новые однополые виды. Между тем не любые гибридные геномы способны дать начало партеногенетическому виду, и даже среди скальных ящериц лишь небольшая часть гибридов приобрела возможность однополого размножения (Freitas et al., 2022). В тех таксонах, где однополых видов (таких как агам-бабочки, скальные и хлыстохвостые ящерицы) несколько, материнские виды происходят из одной филогенетической клады, а отцовские виды — из другой (Barley et al., 2019; Fu et al., 2000; Grismer et al., 2014).

Генетическое разнообразие и время существования партеногенетических видов

Однополое размножение подразумевает клонирование особей, между которыми существуют лишь незначительные генетические различия. Этому способствуют конъюгация между дублированными перед мейозом парами хромосом

и отсутствие рекомбинации между гомеологами (Lutes et al., 2010; Dedukh et al., 2022). Если между хромосомами, доставшимися гибриду от разных видов, и происходит кроссинговер, он возникает в первых поколениях гибридной линии, т.е. на ранних этапах стабилизации генома и преодоления “геномного шока” (Arakelyan et al., 2023; Spangenberg et al., 2020). Определенные возможности геномной эволюции клональных линий выражаются в тенденции к слиянию хромосом. Редукция числа хромосом доказана для *D. rostombekowi* и некоторых популяций *D. unisexualis* (Darevsky et al., 1978; Spangenberg et al., 2020a; 2021), а хлыстохвостые ящерицы *A. maslini*, вероятно, возникли в результате робертсоновских транслокаций в геноме *A. cozumela* (Manriquez-Morán et al., 2000). Возможно, транслокация хромосом способна оказать влияние на регуляцию работы генов в однополых организмах и изменить их морфофизиологические особенности.

Результаты микросателлитного генотипирования *D. unisexualis* (Vergun et al., 2020) и *D. rostombekowi* (Osipov et al., 2021) демонстрируют слабое внутривидовое генетическое разнообразие и свидетельствуют об однократной гибридизации предков обоих видов. Наличие в генотипах однополых видов *D. armeniacae*, *H. binoei* (Moritz, 1984), *A. laredoensis* и *A. cozumela* разнообразных аллельных вариантов унаследованных от разных особей родительских видов, напротив, предполагает несколько независимых гибридизаций (Barley et al., 2022a; Girnyuk et al., 2018; Moritz, 1984). Австралийские гекконы *H. binoei* и сцинки *M. greyii* представляют собой полиморфные виды, каждый из которых включает как диплоидные популяции, состоящие из самцов с самками, так и популяции, состоящие из триплоидных партеногенетических самок, образовавшихся в результате гибридизации разных обоеполюх линий (Adams et al., 2003; Moritz, 1983, 1984). Разделение на моноклональные и поликлональные виды до некоторой степени условно. По мнению Wright (1993), клональные линии, возникшие от одних и тех же родителей в результате разных актов гибридизации, необходимо считать разными видами. Например, *D. raddei* (sensu lato) и *D. valentini* приняли участие в формировании четырех описанных клональных видов: *D. bendimahiensis*, *D. sapphirina*, *D. uzzeli* и *D. unisexualis* (Erdolu et al., 2023). Между тем такие широкоареальные виды, как *N. pelagicus*, *A. velox*, обладают не только генетической изменчивостью, но и разным числом хромосом, отчего их можно отнести к разным однополым видам (Cole et al., 2019; Moritz, 1987). Подобные примеры наглядно демонстрируют, что межвидовая гибридизация нередко приводит к многократному появлению и сосуществованию одинаковых морфотипов с несколькими генотипами. Скорее всего, однополые виды

возникали многократно, а снижение их генетического разнообразия происходило в результате вымирания части генотипов (Kearney et al., 2009). Это может объяснять, почему более древние однополые виды обладают меньшей генетической вариабельностью в сравнении с молодыми таксонами.

Высокая гомозиготность по микросателлитным локусам была обнаружена у некоторых однополых видов скальных ящериц (Tarkhnishvili et al., 2010, 2017). Постепенная потеря гетерозиготности, наблюдаемая у клонально передающихся геномов, связана с конверсией генов между гомеологами. Это приводит к “переписыванию” аллелей одного родительского вида на аллели другого (Dukić et al., 2019). Описанная конверсия генов может происходить в ходе репарации двуцепочечных разрывов во время митотических делений зародышевых клеток или во время кроссинговера между гомеологичными хромосомами, доставшимися партеновидам от разных родителей в мейозе (Mandegar, Otto, 2007; Dukić et al., 2019).

Потеря гетерозиготности и накопление мутационного груза (Lynch et al., 1993; Parker, Selander, 1976) в клонально передаваемом геноме должны приводить к обеднению генетического репертуара и снижению морфофизиологической приспособленности клональных линий (Muller, 1932). Между тем рекомбинации гомеологов могут притормозить действие Храповика Мёллера. Показано, что в некоторых ооцитах скальных ящериц гомеологичные хромосомы действительно формируют биваленты и рекомбинируют между собой (Kupriyanova, 1994; Spangenberg et al., 2020). Формирование бивалентов и даже тривалентов во время мейоза показано также у триплоидных гибридных самцов скальных ящериц и в некоторых ооцитах у триплоидных самок гекконов *Lepidodactylus* (Dedukh et al., 2022; Spangenberg et al., 2017). Однако на данный момент неизвестно, формируют ли такие ооциты гаметы и способны ли гибридные самцы к оплодотворению клональных самок. Интересно, что снижение жизнеспособности клональных линий показано далеко не всегда, как, например, для долгоживущих однополых рыб из рода *Cobitis* (Kočí et al., 2020).

Природное разнообразие генотипов некоторых однополых видов объясняется не только многократным происхождением. Спонтанно возникающие в однополых линиях самцы (Даревский, Даниелян, 1969), а также самцы, возникающие в результате гибридизации между партеногенетическими самками и самцами родительских видов, способны создавать генетическое разнообразие партеногенетических видов, если они фертильны (Tarkhnishvili et al., 2020).

Большинство исследователей согласны, что возрастающий из поколения в поколение

мутационный груз (Maynard Smith, 1978) приводит партеногенетические линии к скорому вымиранию, отчего их возраст всегда меньше возраста близких обоеполюх видов и исчисляется тысячами лет (Moritz, 1991; Moreira et al., 2021). Однако применение метода молекулярных часов позволило выдвинуть смелое предположение о сотнях тысяч или даже о миллионах лет существования некоторых видов скальных ящериц (Freitas et al., 2016; Yanchukov et al., 2022). В действительности определить возраст партеногенетиков, если они действительно встраиваются в сингамеон с родительскими видами, весьма затруднительно.

Важную роль в происхождении партеногенеза в разных группах отводят климатическим изменениям в позднем плейстоцене, когда из-за смещения ледников или аридизации климата появились зоны вторичного перекрытия ареалов между близкими обоеполюх видами (Даревский и др., 2000; Moritz et al., 1992; Kearney, 2005). Происхождение некоторых партеногенетических видов связывают с миграциями людей. Вероятно, предки однополых гекконов *H. turys* расширили ареал после развития морского транспорта, что позволило им гибридизировать с близкими видами того же рода (Zug, 2010). Однако это не точно (Deso et al., 2020). Кратковременный успех и высокая конкурентоспособность однополых видов возможны благодаря быстрым темпам размножения и молниеносной колонизации пространства (Fujita et al., 2020; Tarkhnishvili et al., 2010, 2017). Отчасти их распространение обеспечивается клональным разнообразием, определяемым множественным происхождением (Parker, Selander, 1976), а отчасти это связано с тем, что в гибридных животных совмещаются два разных генома, обеспечивающих эффект гетерозиса (Даревский и др., 2000; Billy, 1990).

Экология и распространение однополых видов рептилий

Согласно концепции географического партеногенеза (Даревский и др., 2000; Kearney, 2005), партеногенетики занимают субоптимальные для близких двуполых видов местообитания, включая антропогенные ландшафты (Cassiali et al., 2016). Подобно “сорнякам”, клональные виды быстро увеличивают численность и распространяются за пределы пригодных для родителей местообитаний (Wright, Lowe, 1968), что возможно благодаря наличию гибридного генома (Billy, 1990). Тем не менее однополые виды нередко встречаются вместе с родителями и другими обоеполюх видами ящериц того же рода (Даревский, 1967; Cuellar, 1979).

Оценка фундаментальной и реализованной экологических ниш однополых и обоеполюх видов необходима для понимания эволюционных

процессов, происходящих в меняющихся условиях окружающей среды. Для однополых видов кавказских скальных ящериц *Darevskia* (Осипов и др., 2023; Freitas et al., 2016; Osipov et al., 2021; Petrosyan et al., 2019, 2020, 2020a; Tarkhnishvili et al., 2010), гекконов *H. binoei* (Kearney et al., 2003; Strasburg et al., 2007), тейид (Alvarez et al., 2017) и саламандр (Greenwald et al., 2016) были получены модели потенциального географического распространения (SDM) и продемонстрирована дифференциация экологических ниш (ENM) однополых и обоеполюх видов. Несмотря на различия в реализуемых параметрах биоклиматических переменных между однополюми и обоеполюми видами, существует немало зон вторичного перекрытия их ареалов (Petrosyan et al., 2020), а гипотеза использования нарушенных местообитаний, непригодных для родительских видов, не подтверждается для всех партеногенетиков (Cosentino et al., 2019). Вероятно, экологическая пластичность некоторых однополых видов объясняется их генетическим разнообразием, возникшим благодаря многократной гибридизации близких обоеполюх родительских видов, о чем говорилось ранее. Скальная ящерица Ростомбекова, возникшая в результате однократной гибридизации (Osipov et al., 2021), хорошо вписывается в рамки гипотезы географического партеногенеза, поскольку ширина ее экологической ниши меньше, чем у родительских видов (Осипов и др., 2023). Между тем аналогичные исследования однополых вида *D. dahli* выявили более широкую экологическую нишу, нежели у материнского вида *D. mixta* (Petrosyan et al., 2020a), что может быть следствием наличия у этого вида нескольких клональных линий, как это показано для некоторых хлыстохвостых ящериц (Parker et al., 1989).

Принято считать, что низкое генетическое разнообразие клональных видов не позволяет им приспособляться к меняющимся условиям среды. Согласно одной из трактовок гипотезы “Красной королевы” (Van Valen, 1973), однополые линии не способны адаптироваться к паразитам с той же скоростью, с которой это делают обоеполюх родственники (Fujita et al., 2020). Эта гипотеза была подтверждена при сравнении числа эктопаразитов на однополых и обоеполюх линиях австралийских гекконов *H. binoei* (Moritz et al., 1991), однако в другой работе была продемонстрирована низкая зараженность эритроцитов гемогрегаринами у однополых видов скальных ящериц по сравнению с таковой у сосуществующих с ними самок обоеполюх родственников (Arakelyan et al., 2019).

Гибридизация между однополыми и обоеполыми видами

Перекрытие ареалов партеногенетических и обоеполых видов приводит к скрещиванию самцов с самками однополых видов и образованию гибридных особей с повышенной ploидностью. Впервые стерильных триплоидных самок и триплоидных самцов скальных ящериц с зачаточными женскими половыми органами обнаружили И.С. Даревский и Ф.Д. Даниелян (Даревский, Даниелян, 1969; Даревский и др., 1973). В центральной Армении около села Кучак эти исследователи нашли место, где два однополых вида — *D. unisexualis* и *D. armeniacae* — сосуществуют с общим для них родительским видом *D. valentini* (Danelyan et al., 2008). В “лучшие времена” доля гибридных самцов и самок в этом поселении достигала трети от всех особей (Abrahamyan et al., 2014) и именно здесь был пойман единственный известный для скальных ящериц тетраплоидный гибрид. Параллельно с Даревским исследования однополых видов развивали коллеги, обнаружившие триплоидных и тетраплоидных гибридов между разными комбинациями однополых и обоеполых видов *Aspidoscelis* (Cole, 1979; Lowe et al., 1970; Neaves, 1971; Taylor et al., 2001) и гекконов *H. binoei* (Moritz, 1984).

Гибриды между однополыми и обоеполыми видами обладают чертами обоих родителей, однако больше напоминают партеногенетическую материнскую особь (Даревский и др., 1973; Taylor et al., 2001); нередко гибриды отличаются крупными размерами тела и промежуточным типом окраски (Даревский, Куликова, 1962; Cole et al., 2020; Lowe et al., 1970; Galoyan et al., in print), однако достоверно отличить гибридных самок от своих родителей на основании внешних признаков возможно не всегда, поэтому исследователи применяют микросателлитный анализ (Гирный и др., 2018; Korchagin et al., 2007), оценку размеров эритроцитов (Walker et al., 1991), определение количества ДНК в ядре по методу Фельгена (Darevskii, Kuprianova, 1982) и проточную ДНК-цитометрию (MacCulloch et al., 1996).

Обнаруженные в природе триплоидные гибридные самки скальных ящериц оказались стерильны (Даревский и др., 1973; Danielyan et al., 2008), а самки, образовавшиеся при скрещивании между однополым видом *A. laredoensis* и родительским обоеполым видом *A. gularis*, не только жизнеспособны, но и приносят здоровое партеногенетическое потомство (Cole et al., 2020). Повышение ploидности у самок хлыстохвостых ящериц при гибридизации с обоеполыми видами не приводит к снижению фертильности у особей женского пола (Cole et al., 2010, 2017), как это происходит у скальных ящериц. При сперматогенезе у триплоидных самцов формируются не только биваленты,

но и триваленты, а половые клетки образуются в меньшем, чем у самцов обоеполых видов, количестве (Spangenberg et al., 2017; Taylor et al., 2001). Обнаруженный недавно во Вьетнаме тетраплоидный самец, происходящий от гибридизации триплоидной партеногенетической агамы-бабочки *L. guentherpetersi* и самца *L. guttata*, не имел сперматозоидов. Тем не менее предшественники половых клеток начинали делиться мейотически, а хромосомы образовывали синаптонемные комплексы (Galoyan et al., 2024). В том случае, когда сперматозоиды у гибридных самцов обнаружить удастся, их морфологическое строение отличается от нормального, поскольку многие из них обладают двумя или тремя жгутиками и искривленными головками (Spangenberg et al., 2017), поэтому весьма вероятно, что самцы аллополиплоидных гибридных особей стерильны (Dedukh et al., 2020; Spangenberg et al., 2020). Тем не менее наличие тетраплоидного самца скальной ящерицы из Кучака (Danielyan et al., 2008) и строение семенников у других гибридов свидетельствуют о способности некоторых триплоидных самцов к оплодотворению самок (Даниелян и др., 2018). Если это действительно так, то гипотеза Б.Л. Астаурова (1969) о восстановлении кратного числа наборов хромосом и переходе от партеногенеза к обоеполому размножению через гибридизацию с обоеполыми видами может быть верна для рептилий.

Цитогенетические механизмы восстановления ploидности и дробления у однополых видов

Механизм восстановления ploидности гамет у однополых видов ящериц интересовал исследователей с самого открытия у них явления партеногенеза. Сперва возникло предположение о постмейотическом слиянии яйцеклетки с одним из полярных телец (Даревский, Куликова, 1962). Как стало понятно позднее, этот механизм действительно реализуется в случае факультативного партеногенеза у змей (Schuett et al., 1997) и ящериц (Ho et al., 2024), однако не в случае облигатного партеногенеза у видов гибридного происхождения. Следующий шаг в выяснении механизмов восстановления ploидности у рептилий сделал Cuellar (1971). Он изготовил препараты гистологических срезов ядер половых клеток на стадии оогенеза у триплоидных самок *A. uniparens* и обнаружил в них в два раза больше бивалентов, чем число хромосом в соматических клетках. На основании полученных результатов была предложена гипотеза премейотического удвоения (эндорепликации) хромосом в ядрах клеток зародышевой линии. Удвоение количества ДНК в ядре перед мейозом может быть достигнуто двумя разными способами: повторением раундов репликации либо нерасхождением хроматид в митозе, предшествующем мейозу (премейотический эндомитоз)

(Orr-Weaver, 2015; Rotelli et al., 2019). К настоящему времени непонятно, какой из двух механизмов осуществляется у клональных позвоночных. Несмотря на продолжительное время изучения хлыстохвостых ящериц, повторить анализ ядер ооцитов и подтвердить наличие премейотической эндорепликации у диплоидного партеногенетического вида *A. tessellatus* и у созданного искусственно тетраплоидного вида *A. priscilae* удалось после появления современных методов конфокальной микроскопии (Cole et al., 2017; Lutes et al., 2010).

Анализ пахитены и диплотены у диплоидных и триплоидных гекконов *L. lugubris*, *H. bienoei* и *H. typus* показал наличие премейотической эндорепликации у меньшей (2–15%) части зародышевых клеток (Dedukh et al., 2022). Вероятно, большинство зародышевых клеток с исходной ploидностью не способны пройти мейотические чекпойнты и преодолеть пахитену у однополых видов, отчего эти клетки гибнут в результате апоптоза (Newton et al., 2016; Dedukh et al., 2022).

В недавнем прошлом исследователи вернулись к вопросу о механизмах восстановления ploидности у однополых скальных ящериц. Было показано, что в гонадах встречаются не только диплоидные, но и тетраплоидные предшественники яйцеклеток, свидетельствующие о премейотическом удвоении генетического материала (Dedukh et al., 2024a; Spangenberg et al., 2024). Полностью исключать возможность ооцитов сливаться с полярными тельцами исключать нельзя (Куприянова и др., 2021; Spangenberg et al., 2020, 2024), однако, вероятнее всего, большинство мейотических клеток с оригинальной ploидностью клеток, как и у хлыстохвостых ящериц и гекконов (Dedukh et al., 2022), уходят в апоптоз (Dedukh et al., 2024a). Премейотическая эндорепликация независимо и многократно возникала у рыб, амфибий и рептилий (Dedukh et al., 2020, 2024; Itono et al., 2006; Kuroda et al., 2018; Macgregor, Uzzell, 1964; Shimizu et al., 2000), поэтому, вероятно, это основной цитогенетический механизм, позволяющий однополым видам производить потомство.

Восстановление ploидности — хотя и важная, но не единственная задача, решение которой способствует пониманию механизмов партеногенетического размножения. До сих пор непонятно, почему яйцеклетки у однополых самок начинают дробиться без оплодотворения? Известно, что ооциты “зависают” в организме самки до момента оплодотворения на стадии метафазы II деления мейоза. Слияние половых клеток открывает кальциевые каналы и запускает убиквитин-зависимую деградацию белковой структуры Emi2 (early meiotic inhibitor 2), ингибирующей комплекс стимуляции анафазы или циклосому (APC/C) до момента

оплодотворения (Ohe et al., 2010; Jia et al., 2015). Фуджита и Мориц (Fujita, Moritz, 2009) предположили, что несогласованность работы двух разных геномов в партеногенетических организмах приводит к невозможности образования связи между Emi2 и APC/C, отчего циклосом не блокируется, а яйцеклетка развивается без участия сперматозоида. Косвенно эта гипотеза подтверждается на экспериментах с генетически модифицированными по гену Emi2 мышами, у которых часть яйцеклеток начинает дробиться без оплодотворения (Gopinathan et al., 2017), хотя не развивается далее, видимо, из-за генетического ареста (Fujita, Moritz, 2009). Если эта гипотеза верна, то промежуток времени, в который самка однополого вида может быть оплодотворена, весьма непродолжителен. Низкая вероятность оплодотворения ооцитов самок однополых видов объясняет малую долю или полное отсутствие гибридов между партеногенетическими и обоеполыми видами в местах их сосуществования (Даниелян и др., 2018; Galoyan et al., 2024). Непонятен также механизм формирования центриолей в ооците у партеногенетиков. Центриоли необходимы для первого деления зиготы и поставляются сперматозоидом во время оплодотворения (Ross, Normark, 2015). Каким образом центриоли возникают в неоплодотворенных яйцеклетках — остается загадкой.

Самцы партеногенетических видов

В своих работах И.С. Даревский и Ф.Д. Даниелян упоминали о редких диплоидных самцах партеногенетических скальных ящериц *D. armeniaca* и *D. dahli* (Даревский и др., 1977; Darevskii, Kupriyanova, 1982). По их данным, такие самцы обладают выраженными гемипенисами и отличаются от самок более крупной головой и яркой окраской тела. Помимо мужских половых органов, у них могут быть выражены женские гонады, а зрелые сперматозоиды в одних случаях редки (Darevsky et al., 1978), а в других — многочисленны (Darevskii, Kupriyanova, 1982). Наличие гетероморфной пары хромосом у диплоидных самцов однополых видов свидетельствует о том, что их генотип совпадает с таковым у самок (Darevskii, Kupriyanova, 1982). У птиц самцы с генотипом самки появляются при недостатке ароматазы, отвечающей за преобразование тестостерона в эстрадиол, или при повышенном уровне антимюллерова гормона (АМГ), синтезируемого клетками Сертоли семенников (Тагиров, 2013). Близкие механизмы формирования редких самцов возможны и у ящериц. Если самцы партеногенетических видов ящериц регулярно возникают в природе, они способны обеспечить генетическое разнообразие партеногенетических линий (Даниелян, 1987), как это происходит у партеногенетических палочников (Freitas et al.,

2023). Редкие самцы и гермафродиты с развитыми семенниками появляются и у траурных гекконов *L. lugubris* (Saint Girons, Ineich, 1992). Однако несмотря на наличие подвижных сперматозоидов, такие особи, вероятно, стерильны, поскольку в суспензии половых клеток преобладают аномальные сперматозоиды с двумя или тремя жгутиками и деформированными ядрами (Röll, Düring, 2008). Самцы также встречаются у полупалых гекконов *H. stejenegeri* из северного Вьетнама и Тайваня. Они напоминают самок по фолидозу и окраске, однако обладают крупными бедренными порами и развитыми гемипенисами, а в полости тела у таких самцов хорошо различимы семенники с придатками, в которых содержатся многочисленные сперматогонии. Сперматиды при этом редки или отсутствуют вовсе (Ota et al., 1993). У других партеногенетических видов самцов обнаружено не было.

Пространственно-этологическая структура популяций однополых видов и их отношения с обоеполыми видами

Изучая скальных ящериц, И. С. Даревский и другие исследователи обратили внимание на высокую плотность населения однополых видов (Даревский, 1967), достигающую сотен особей на гектар (Галоян, 2010; Даниелян, 1971; Galoyan et al., 2019). Даревский объяснил свои наблюдения удвоенными темпами размножения однополых видов вследствие отсутствия у них самцов (Даниелян, 1971; Даревский и др., 2000). Известно, что плотность населения животных лимитируют размещение и обилие пищевых ресурсов, распределение пригодных стадий, а также обилие хищников и паразитов (Шилов, 2003; Krebs, 1978). Помимо внешних факторов среды, плотность населения определяется наличием территориальных и иерархических отношений, лимитирующих доступ некоторых особей к ресурсам (Krebs, 2002), благодаря чему плотность населения остается ниже той, при которой емкость среды может быть исчерпана (Stamps, 1977; Wynne-Edwards, 1962).

Исследуя синтопическое поселение *D. dahli* и *D. portschinskii* в Грузии, А. Г. Трофимов (1981) предположил, что высокая плотность населения однополого вида определяется низкой внутривидовой агрессией. Это предположение в дальнейшем удалось подтвердить для армянской скальной ящерицы (*D. armeniaca*), у которой отсутствие территориальности и внутривидовой агрессии приводит к значительному перекрыванию индивидуальных участков многих особей (Galoyan, 2013). Между тем у самок обоеполого вида *D. brauneri*, обитающих в сходных условиях, выражено территориальное поведение, направленное на ограничение доступа конспецифичных особей своего

пола к территориальным самцам (Целлариус и др., 2017). Относительно низкая в сравнении с самками обоеполого вида агрессивность партеногенетических самок показана и для хлыстохвостых ящериц (Bracken, 1978; Leuck, 1985).

Предположение о быстром росте численности и о слабой агрессивности самок однополых видов не объясняет, почему такие виды как *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis* и *D. rostombekowi* редки в природе и никогда не образуют многочисленных скоплений как *D. armeniaca* или *D. unisexualis* (Даревский, 1967). Для однополых хлыстохвостых ящериц показано, что в сезон размножения овулировавшие самки имитируют копуляцию с другими особями своего пола (Crews, Young, 1991), отчего синхронизируются циклы размножения разных особей. Эффективность описанного поведения должна быть наиболее высока в популяциях с высокой плотностью населения, однако у других однополых ящериц исследователи ничего подобного не наблюдали. Таким образом, хотя мы способны объяснить, почему некоторые однополые виды достигают быстрого численного преимущества над своими обоеполыми родственниками, мы не понимаем, почему все партеногенетики не раскрывают свой потенциал.

Сосуществование родительских видов — важное условие возникновения партеногенетиков в прошлом. Перекрывание ареалов и сходство экологических ниш близких видов приводит к их встречам и совместному использованию пространства (Galoyan et al., 2019a; Kropachev et al., 2023). Однако наблюдения за двумя обоеполыми видами скальных ящериц *D. portschinskii* и *D. raddei*, в результате гибридизации которых появился вид *D. rostombekowi* (Murphy et al., 2000), показали наличие поведенческой изоляции: самцы и самки предпочитают социальные и сексуальные взаимодействия с гетероспецификами взаимодействиям с конспецификами (Galoyan et al., 2019a), а как следствие — у особей обоих видов отсутствуют генетические следы гибридизации (Galoyan et al., 2020). Таким образом, мы плохо понимаем, в каких условиях взаимодействие особей разных видов в природе привело к гибридизации, давшей начало однополым линиям ящериц.

Самки обоеполох видов регулярно взаимодействуют с самцами своего вида: вместе нагреваются на солнце, вступают в физические контакты, спариваются, демонстрируют подчинение или агрессию (Целлариус, Целлариус, 2005). Поведение самок однополых видов по отношению к самцам не отличается от такового у самок обоеполого вида (Галоян, 2013), поэтому партеногенетики интегрируются в пространственно-этологическую структуру популяции близких обоеполох видов и конкурируют с самками обоеполох ящериц

за социальное и сексуальное внимание самцов (Galoyan et al., 2024). Перетягивание сексуального внимания самцов партеногенетическими самками может быть одним из ключевых механизмов вытеснения родительского вида, поскольку самцы растрачивают репродуктивное усилие на ложного партнера, от которого образуется стерильный гибрид или не выходит потомства вовсе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Благодаря открытию партеногенетического размножения у рептилий, Илья Сергеевич Даревский инициировал развитие нового направления в области эволюционной биологии. Вместе с другими исследователями он долгие годы всесторонне изучал механизмы и последствия партеногенеза. Илье Сергеевичу посчастливилось принять участие в описании более десятка однополых видов ящериц из разных семейств и частей Света, позволивших ему высказать актуальные гипотезы, благодаря которым однополые ящерицы и сейчас остаются одним из самых захватывающих объектов биологических исследований. Некоторые из поставленных им задач удалось разрешить за последние полтора десятилетия благодаря стремительно развивающимся методам генетики и клеточной биологии, однако на ряд вопросов нам еще только предстоит ответить в будущем:

От чего зависит появление партеногенеза в природе и почему однополые виды возникают в одних партеногенетических линиях, а в других — нет?

Почему в одних группах партеногенез способствует повышению пloidности при скрещивании с обоеполыми видами, а в других все ограничивается диплоидными однополыми видами?

Могут ли однополые рептилии или их гибридные потомки переходить к половому размножению?

Существует ли поток генов между однополыми линиями и родительскими видами и есть ли возможность у партеногенетических видов избежать мутационного груза и влияния эффекта храповика Мёллера?

Каким образом партеногенетические виды сосуществуют с близкими обоеполыми видами и насколько сильна конкуренция между ними?

Можно ли предсказать возможность существования партеногенетических видов в регионе, основываясь на знаниях об экологии, истории и биологическом разнообразии видов?

Как давно возникли клональные линии в разных семействах рептилий?

Каковы особенности механизма восстановления пloidности и каковы молекулярные механизмы развития яйцеклеток у однополых самок без оплодотворения?

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ 22-14-00227.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе были использованы данные из источников, приведенных в разделе “Список литературы”.

КОНФЛИКТЫ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликтов интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л., 1969. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных // Генетика. Т. 5. № 7. С. 129–149.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В., Рустамов А.К., Щербак Н.Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал Общей Биологии. Т. 41. № 4. С. 485–506.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., 1982. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Доклады АН СССР. Т. 266. № 1. С. 250–252.
- Галоян Э.А., 2010. Распределение партеногенетических скальных ящериц *Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis* в северной Армении и сравнение с бисексуальными видами // Зоологический журнал. Т. 89. № 4. С. 470–474.
- Галоян Э.А., 2013. Межвидовые и внутривидовые интерсексуальные взаимоотношения у скальных ящериц рода *Darevskia* // Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран. Зоологический институт РАН. СПб. С. 61–66.
- Гребельный С.Д., 2005. Много ли на свете клональных видов. Часть 1. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов // Журнал зоологии беспозвоночных. Т. 2. № 1. С. 79–102.
- Даниелян Ф.Д., 1970. Нарушения эмбрионального развития и появление уродств у скальных ящериц Армении // Зоологический журнал. Т. 49. № 7. С. 1064–1068.
- Даниелян Ф.Д., 1971. Сравнительное изучение численности и миграций партеногенетических и бисексуальных скальных ящериц в Армянской ССР // Зоологический журнал. Т. 10. Вып. 1. С. 145–147.

- Даниелян Ф.Д., 1987. Изучение смешанной популяции трех партеногенетических видов скальных ящериц (*Lacerta saxicola* complex) в Армении // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 158. С. 77–83.
- Даниелян Ф.Д., Аракелян М.С., Спангенберг В.Е., 2018. Изучение гибридных триплоидных самцов скальных ящериц рода *Darevskia* в симпатрической популяции Армении // Биологический журнал Армении. Т. 2. № 70. С. 64–71.
- Даревский И.С., 1957. Систематика и экология скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann, распространенных в Армении // Зоологический сборник Академия наук Армянской ССР. Т. 10. С. 27–58.
- Даревский И.С., 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann), распространенных в Армении // Доклады АН СССР. Т. 122. № 4. С. 730–732.
- Даревский И.С., 1962. О происхождении и биологической роли естественного партеногенеза в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) // Зоологический журнал. Т. 18. № 3. С. 397–408.
- Даревский И.С., Куликова В.Н., 1962. Систематические признаки и некоторые особенности оогенеза гибридов между обоеполой и партеногенетической формами скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann // Цитология. № 42. С. 160–170.
- Даревский И.С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа: Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*. Зоологический институт. Ленинград: Наука. Ленингр. отд. 214 с.
- Даревский И.С., Даниелян Ф.Д., 1969. Диплоидные и триплоидные особи в потомстве партеногенетических самок скальной ящерицы, естественно спаривавшихся с самцами близких бисексуальных видов // Доклады АН СССР. Т. 184. № 3. С. 727–730.
- Даревский И.С., Аззель Т.М., 1973. Биохимические доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов скальных ящериц рода *Lacerta*. В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1972 года, 12–14 марта 1973 г. Тезисы докладов. Ленинград: Наука, Ленинградское отделение. С. 8–9.
- Даревский И.С., Аззель Т.М., Куприянова Л.А., Даниелян Ф.Д., 1973. Гибридные триплоидные самцы в симпатрических популяциях партеногенетических и обоеполых видов скальных ящериц рода *Lacerta* L. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. № 781. С. 48–58.
- Даревский И.С., Куприянова Л.А., Бакрадзе М.А., 1977. Остаточная бисексуальность у партеногенетических видов скальных ящериц // Журнал общей биологии. Т. 38. № 5. С. 772–780.
- Даревский И.С., Гречко В.В., Куприянова Л.А., 2000. Ящерицы, размножающиеся без самцов // Природа. № 9. С. 131–133.
- Куприянова Л.А., Сафронова Л.Д., Сычева В.Б., Даниелян Ф.Д., Петросян В.Г., 2021. Оогенез (профаза I мейоза) и митотические хромосомы партеногенетического вида *Darevskia armeniaca* (Семейство Lacertidae) // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 141–148.
- Осинов Ф.А., Бобров В.В., Дергунова Н.Н., Аракелян М.С., Петросян В.Г., 2023. Анализ ширины экологических ниш партеногенетических ящериц рода *Darevskia* (Lacertidae, Reptilia) с различными сценариями формирования клональных линий в популяциях // Современная герпетология. Т. 23. № 3/4. С. 108–112.
- Тагиров М.Т., 2013. Механизмы контроля и детерминации пола у птиц // Biotechnologia Acta. Т. 6. № 1. С. 62–72.
- Трофимов А.Г., 1981. Пространственная структура популяций некоторых партеногенетических и двуполовых скальных ящериц Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. Киев. 170 с.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 2005. Использование пространства и социальные отношения у скальной ящерицы – *Lacerta saxicola* (Reptilia, Sauria) // Современная Герпетология. Т. 3/4. С. 99–110.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., Галоян Э.А., 2017. Социальные отношения между самцами и самками у скальной ящерицы (Lacertidae). 3. Конкуренция самок и её роль в формировании интерсексуальных дружественных взаимоотношений // Зоологический журнал. Т. 96. № 4. С. 439–448.
- Шилов А.И., 2003. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Abrahamyan M.R., Petrosyan R.K., Galoyan E.A., Danielyan F.D., Arakelyan M.S., 2014. Seasonal and daily activities of two syntopic parthenogenetic lizards of genus *Darevskia* // Chemistry and Biology. № 2. P. 39–42.
- Adams M., Foster R., Hutchinson M.N., Hutchinson R.G., Donnellan S.C., 2003. The Australian scincid lizard *Menetia greyii*: a new instance of widespread vertebrate parthenogenesis // Evolution. V. 57. № 11. P. 2619–2627.
- Alvarez G., Salas E.A.L., Harings N.M., Boykin K.G., 2017. Projections of future suitable bioclimatic conditions of parthenogenetic whiptails // Climate. V. 5. № 2. P. 34.
- Alves M., Coelho M., Collares-Pereira M., 2001. Evolution in action through hybridisation and polyploidy in an Iberian freshwater fish: a genetic review // Genetica. V. 111. P. 375–385.
- Arakelyan M., Harutyunyan T., Aghayan S.A., Carretero M.A., 2019. Infection of parthenogenetic lizards by blood parasites does not support the “Red Queen hypothesis” but reveals the costs of sex // Zoology (Jena). № 136. P. 125709.

- Arakelyan M., Spangenberg V., Petrosyan V., Ryskov A., Kolo-miets O., Galoyan E., 2023. Evolution of parthenoge-netic reproduction in Caucasian rock lizards: A re-view // *Current Zoology*. V. 69, Issue 2. P. 128–135.
- Arribas O.J., 1999. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and Near East (*Archaeol-acerta* Mertens, 1921, *Sensu Lato*) and their relation-ships among the Eurasian lacertid radiation // *Russian Journal of Herpetology*. V. 6. № 1. P. 1–22.
- Avila L.J., Martori R.A., 1991. A unisexual species of *Teius* Merrem 1820 (Sauria Teiidae) from central Argenti-na // *Tropical Zoology*. V. 4. № 2. P. 193–201.
- Avise J.C., 2008. *Clonality: The Genetics, Ecology, and Evolution of Sexual Abstinence in Vertebrate Animals*. N.Y.: Oxford University Press. 250 p.
- Baker H.G., 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants // *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*. V. 24. P. 177–191.
- Barateli N., Gabelaia M., Iankoshvili G., Tarkhnishvili D., 2024. Head shape divergence between parthenogenet-ic and their paternal bisexual rock lizards in sympat-ry // *Zoologischer Anzeiger*. V. 311. P. 62–68.
- Barley A.J., Nieto-Montes de Oca A., Reeder T.W., Manríquez-Morán N.L., Arenas Monroy J.C., Hernández-Gallegos O., Thomson R.C., 2019. Complex patterns of hybridization and introgression across evolu-tionary timescales in Mexican whiptail lizards (*As-pidoscelis*) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 132. P. 284–295.
- Barley A.J., Reeder T.W., Nieto-Montes de Oca A., Cole C.J., Thomson R.C., 2021. A new diploid parthenogenet-ic whiptail lizard from Sonora, Mexico, is the “Miss-ing link” in the evolutionary transition to poly-ploidy // *American Naturalist*. V. 198. № 2. P. 295–309.
- Barley A.J., Nieto-Montes de Oca A., Manríquez-Morán N.L., Thomson R.C., 2022. The evolutionary network of whiptail lizards reveals predictable outcomes of hy-bridization // *Science*. V. 377. № 6607. P. 773–777.
- Barley A.J., Cordes J.E., Walker J.M., Thomson R.C., 2022a. Genetic diversity and the origins of parthe-nogenesis in the teiid lizard *Aspidoscelis laredoen-sis* // *Molecular Ecology*. V. 31 № 1. P. 266–278.
- Bezy R.L., 1972. Karyotypic variation and evolution of the lizards in the family Xantusiidae // *Contributions in Science*. V. 227. P. 1–29.
- Billy A.J., 1990. Why do parthenogenetic lizards hybrid-ize with sympatric bisexual relatives? // *Evolutionary Theory*. V. 9. P. 225–238.
- Bogart J.P., Bi K., Fu J., Noble D.W., Niedzwiecki J., 2007. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes // *Genome*. V. 50. № 2. P. 119–136.
- Bohme W., 1982. Über Schmetterlingsagamen, *Lei-olepis b. belliana* (Gray 1827) der Malayischen Halbinsel und ihre parthenogenetischen Linien (Sauria: Uromastycidae) // *Zoologische Jahrbücher*. V. 109 (2). P. 157–169.
- Bracken M.F., 1978. The relation of rank to physiological state in *Cnemidophorus sexlineatus* dominate hierar-chy // *Herpetologica*. V. 34. № 2. P. 185–191.
- Brunes T.O., da Silva A.J., Marques-Souza S., Rodri-gues M.T., Pellegrino K.C.M., 2019. Not always young: The first vertebrate ancient origin of true partheno-genesis found in an Amazon leaf litter lizard with evi-dence of mitochondrial haplotypes surfing on the wave of a range expansion // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 135. P. 105–122.
- Cacciali P., Morando M., Köhler G., Avila L., 2016. On the distribution of the genus *Teius* Merrem, 1820 (Rep-tilia: Squamata: Teiidae) // *Zootaxa*. V. 4136. № 3. P. 491–514.
- Capula M., 1993. Natural hybridization in *Podarcis sicula* and *P. wagleriana* (Reptilia: Lacertidae) // *Biochemi-cal Systematics and Ecology*. V. 21. P. 373–380.
- Capula M., 2002. Genetic evidence of natural hybridiza-tion between *Podarcis sicula* and *Podarcis tiliguerta* (Reptilia: Lacertidae) // *Amphibia-Reptilia*. V. 23. P. 313–321.
- Carvalho N.D.M., Arias F.J., da Silva F.A., Schneider C.H., Gross M.C., 2015. Cytogenetic analyses of five amazon lizard species of the subfamilies Teiinae and Tupinam-binae and review of karyotyped diversity the fami-ly Teiidae // *Comparative Cytogenetics*. V. 9. № 4. P. 625–644.
- Cole C.J., 1979. Chromosome inheritance in parthenoge-netic lizards and evolution of allopolyploidy in rep-tiles // *Journal of Heredity*. V. 70. P. 95–102.
- Cole C.J., Dessauer H.C., Barrowclough G.F., 1988. Hybrid origin of a unisexual species of whiptail lizard, *Cne-midophorus neomexicanus*, in western North America: New evidence and a review // *American Museum No-vitates*. V. 2905. P. 1–38.
- Cole C.J., Dessauer H.C., Markezich A.L., 1993. Missing link found: The second ancestor of *Gymnophthalmus underwoodi* (Squamata: Teiidae), a South American unisexual lizard of hybrid origin // *American Muse-um Novitates*. V. 3055. P. 1–13.
- Cole C.J., Dessauer H.C., 1993. Unisexual and bisexual whiptail lizards of the *Cnemidophorus lemniscatus* com-plex (Squamata: Teiidae) of the Guiana Region, South America, with descriptions of new species // *American Museum Novitates*. V. 3081. P. 1–30.
- Cole C.J., Dessauer H.C., 1995. Unisexual lizards (ge-nus *Cnemidophorus*) of the Madrean Archipelago. In L.F. DeBano, P.F. Pfolliott, A. Ortego-Rubio, G.J. Gottfried, R.H. Hamre, and C.B. Edminster (technical coordinators), *Biodiversity and manage-ment of the Madrean Archipelago: the sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico*: 267–273. U.S. Department of Agriculture, Forest Ser-vice, Rocky Mountain Forest and Range Experiment

- Station, Ft. Collins, CO, General Technical Report RM-GTR-264.
- Cole C.J., Hardy L.M., Dessauer H.C., Taylor H.L., Townsend C.R., 2010. Laboratory hybridization among North American whiptail lizards, including *Aspidoscelis inornata arizonae* × *A. tigris marmorata* (Squamata: Teiidae), ancestors of unisexual clones in nature // *American Museum Novitates*. V. 3698. P. 1–44.
- Cole C.J., Taylor H.L., Baumann D.P., Baumann P., 2014. “Neaves’ whiptail lizard: The first known tetraploid parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae) // *Breviora*. V. 539. № 1. 1–20.
- Cole C.J., Taylor H.L., Neaves W.B., Baumann D.P., Newton A., et al., 2017. The second known tetraploid species of parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae): Description, reproduction, comparisons with ancestral taxa, and origins of multiple clones // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. V. 161. № 8. P. 285–321.
- Cole C.J., Cordes J.E., Walker J.M., 2019. Karyotypes of the North American parthenogenetic whiptail lizard *Aspidoscelis velox*, and return of *Aspidoscelis innotatus* to the synonymy of *A. velox* (Reptilia: Squamata: Teiidae) // *American Museum Novitates*. V. 3936. P. 1–8.
- Cole C.J., Dessauer H.C., Paulissen M.A., Walker J.M., 2020. Hybridization between whiptail lizards in Texas: *Aspidoscelis laredoensis* and *A. gularis*, with notes on reproduction of a hybrid // *American Museum Novitates*. V. 3947. P. 1–13.
- Cole C.J., Baumann D.P., Taylor H.L., Bobon N., Ho D.V., et al., 2023. Reticulate phylogeny: A new tetraploid parthenogenetic whiptail lizard derived from hybridization among four bisexual ancestral species of *Aspidoscelis* (Reptilia: Squamata: Teiidae) // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. V. 163. № 7. P. 247–275.
- Cosentino B.J., Schooley R.L., Bestelmeyer B.T. et al., 2019. Does habitat disturbance promote geographical parthenogenesis in whiptail lizards? // *Evolutionary Ecology*. V. 33. P. 839–853.
- Crews D., Young L.J., 1991. Pseudocopulation in nature in a unisexual whiptail lizard // *Animal Behaviour*. V. 42. № 3. P. 512–514.
- Cristián A.S., Baldo D., Juárez R.A., Espinoza R.E., 2016. The first parthenogenetic pleurodont iguanian: A new all-female *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from Western Argentina // *Copeia*. V. 104. № 2. P. 487–497.
- Cuellar O., 1971. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* // *Journal of Morphology*. V. 133. № 2. P. 139–165.
- Cuellar O., Kluge A.G., 1972. Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris* // *Journal of Genetics*. V. 61. P. 14–26.
- Cuellar O., McKinney C.O., 1976. Natural hybridization between parthenogenetic and bisexual lizards: detection of uniparental source of skin grafting // *Journal of Experimental Zoology*. V. 196. № 3. P. 341–350.
- Cuellar O., 1979. On the ecology of coexistence in parthenogenetic and bisexual lizards of the genus *Cnemidophorus* // *American Zoologist*. V. 19. № 3. P. 773–786.
- Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I., 2008. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // *Amphibia-Reptilia*. V. 29. P. 487–504.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Bakradze M.A., 1978. Occasional males and intersexes in parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (genus *Lacerta*) // *Copeia*. V. 2. P. 201–207.
- Darevskii I.S., Kupriyanova L.A., 1982. Rare males in parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely // *Ver-tebr. Hung.* V. 21. P. 69–75.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Roshchin V.V., 1984. A new all-female triploid species of gecko and karyological data on the bisexual *Hemidactylus frenatus* from Vietnam // *Journal of Herpetology*. V. 18. № 3. P. 277.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Uzell T., 1985. Parthenogenesis in reptiles. In: Dawley R.M., Bogart J.P., eds. *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York: The New York State Museum. V. 466. P. 411–526.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., 1993. Two new all-female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam (Squamata: Sauria: Uromastycinae) // *Herpetozoa*. V. 6. № 1–2. P. 3–20.
- Dawley R.M., Bogart J.C., 1989. *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, New York: New York State Museum. № 466. 302 p.
- Dedukh D., Majtánová Z., Marta A., Pšenička M., Kotusz J., et al., 2020. Parthenogenesis as a solution to hybrid sterility: The mechanistic basis of meiotic distortions in clonal and sterile hybrids // *Genetics*. V. 215. № 4. P. 975–987.
- Dedukh D., Altmanová M., Klíma J., Kratochvíl L., 2022. Premeiotic endoreplication is essential for obligate parthenogenesis in geckos // *Development*. V. 149. № 7. P. dev200345.
- Dedukh D., Marta A., Myung R.Y. et al., 2024. A cyclical switch of gametogenic pathways in hybrids depends on the ploidy level // *Communication Biology*. V. 7. P. 424.
- Dedukh D., Altmanová M., Petrosyan R., Arakelyan M., Galoyan E., Kratochvíl L., 2024a. Premeiotic endoreplication is the mechanism of obligate parthenogenesis in rock lizards of the genus *Darevskia* // *Biology Letters*. V. 20. № 9. P. 20240182.
- Dessauer H.C., Cole C.J., 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. In: Dawley R.M., and Bogart J.P., eds. *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. New York: The New York State Museum. V. 466. P. 49–71.

- Deso G., Probst J.-M., Dubos N., 2020. The widespread Indo-Pacific slender gecko *Hemiphyllodactylus typus*: a single species across the Oceans? // Bulletin Phaeothon. V. 51. P. 38–41.
- Dukić M., Berner D., Haag C.R., Ebert D., 2019. How clonal are clones? A quest for loss of heterozygosity during asexual reproduction in *Daphnia magna* // Journal of Evolutionary Biology. V. 32. № 6. P. 619–628.
- Erdolu M., Şahin M.K., Somel M., Yanchukov A., 2023. Single hybrid population but multiple parental individuals at the origin of parthenogenetic rock lizards *Darevskia sapphirina* and *D. bendimahiensis* Schmidtler, & Eiselt Darevsky (1994) endemic to the area of Lake Van in East Turkey // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 189. P. 107925.
- Espeche B.A., Brigada A.M., Rivera P.C., 2023. Morphometric variability in lizards of the genus *Teius*: A comparative study of species with different reproductive modes // Journal of Herpetology. V. 57. № 2. P. 238–245.
- Freitas S., Rocha S., Campos J.C., Ahmadzadeh F., Corti C., et al., 2016. Parthenogenesis through the Ice Ages: A biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 102. P. 117–127.
- Freitas S., Westram A.M., Schwander T., Arakelyan M., Ilgaz Ç., et al., 2022. Parthenogenesis in *Darevskia* lizards: A rare outcome of common hybridization, not a common outcome of rare hybridization // Evolution. V. 76. № 5. P. 899–914.
- Freitas S., Parker D.J., Labédan M., Dumas Z., Schwander T., 2023. Evidence for cryptic sex in parthenogenetic stick insects of the genus *Timema* // Proceedings of Biological Sciences. V. 290. P. 20230404.
- Fu J., McCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S., 2000. Clonal variation in the Caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin // Amphibia-Reptilia. V. 21. P. 83–89.
- Fujita M.K., Moritz C., 2009. Origin and evolution of parthenogenetic genomes in lizards: current state and future directions // Cytogenetic and Genome Research. V. 127. № 2–4. P. 261–272.
- Fujita M.K., Singhal S., Brunes T.O., Maldonado J.A., 2020. Evolutionary dynamics and consequences of parthenogenesis in vertebrates // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 51. P. 191–214.
- Fyon F., Berbel-Filho W.M., Schlupp I., Wild G., Úbeda F., 2023. Why do hybrids turn down sex? // Evolution. V. 77. № 10. P. 2186–2199.
- Gabelaia M., Adriaens D., Tarkhnishvili D., 2017. Phylogenetic signals in scale shape in Caucasian rock lizards (*Darevskia* species) // Zoologischer Anzeiger. V. 268. P. 32–40.
- Galoyan E.A., 2013. Joint space use in a parthenogenetic Armenian rock lizard (*Darevskia armeniaca*) suggests weak competition among monoclonal females // Journal of Herpetology. V. 47. № 1. P. 97–104.
- Galoyan E., Bolshakova A., Abrahamyan M., Petrosyan R., Komarova V., et al., 2019. Natural history of Valentin's rock lizard (*Darevskia valentini*) in Armenia // Zoological Research. V. 40. № 4. P. 277–292.
- Galoyan E.A., Tsellarius E.Y., Arakelyan M.S., 2019a. Friend-or-foe? Behavioural evidence suggests inter-specific discrimination leading to low probability of hybridization in two coexisting rock lizard species (Lacertidae, *Darevskia*). Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 73. P. 46.
- Galoyan E., Moskalenko V., Gabelaia M., Tarkhnishvili D., Spangenberg V.E., Chamkina A., Arakelyan M., 2020. Syntopy of two species of rock lizards (*Darevskia raddei* and *Darevskia portschinskii*) may not lead to hybridization between them // Zoologischer Anzeiger. V. 288. P. 43–52.
- Galoyan E.A., Sopilko N.G., Kovalyeva A.V., Nikolaev O.D., Iryshkov E.S., et al., 2024. Love bites: Males of lizards prefer to mate with conspecifics, but do not disdain parthenogens // Biological Journal of the Linnean Society. blae057.
- Galoyan E.A., Nazarov R.A., Altmanová M., Matveevsky S., Kropachev I. et al. Natural repeated backcrosses lead to triploidy and tetraploidy in parthenogenetic butterfly lizards (*Leiolepis*: Agamidae) // Scientific Reports. In print.
- Girnyk A.E., Vergun A.A., Semyenova S.K., Guliaev A.S., Arakelyan M.S., Danielyan F.D., et al., 2018. Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* // BMC Genomics. V. 19. № 1. P. 979.
- Good D.A., Wright J.W., 1984. Allozymes and the hybrid origin of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus exsanguis* // Experientia. V. 40. P. 1012–1014.
- Gopinathan L., Szmyd R., Low D., Diril M.K., Chang H.Y., Coppola V., Liu K., et al., 2017. Emi2 is essential for mouse spermatogenesis // Cell Reproduction. V. 20. № 3. P. 697–708.
- Grant V., 1971. Plant Speciation. 1st edition. New York: Columbia University Press. 435 p.
- Greenwald K.R., Robert D., Denton R.D., Gibbs L.H., 2016. Niche partitioning among sexual and unisexual *Ambystoma salamanders* // Ecosphere. V. 7. № 11. e01579.
- Grismer J.L., Grismer L.L., 2010. Who's your mommy? Identifying maternal ancestors of asexual species of *Leiolepis* Cuvier, 1829 and the description of a new endemic species of asexual *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Southern Vietnam // Zootaxa. V. 2433. P. 47–61.
- Grismer J.L., Bauer A.M., Grismer L.L., Thirakhupt K., Aowphol A., Oaks J.R., et al., 2014. Multiple origins of parthenogenesis, and a revised species phylogeny for the Southeast Asian butterfly lizards, *Leiolepis* // Biological Journal of the Linnean Society. V. 113. № 4. P. 1080–1093.

- Hall W.P., 1970. Three probable cases of parthenogenesis in lizards (Agamidae, Chameleontidae, Gekkonidae) // *Experientia*. V. 26. № 11. P. 1271–1273.
- Hernando A.B., 1994. Cariotipo y región organizadora del núcleo en *Teius teyou* (Daudin, 1802) (Squamata: teiidae) // *Cuadernos de Herpetología*. V. 8. № 1. P. 87–89.
- Ho D.V., Tormey D., Odell A., Newton A.A., Schnittker R.R., Baumann D.P., et al., 2024. Post-meiotic mechanism of facultative parthenogenesis in gonochoristic whiptail lizard species // *Elife*. V. 7. № 13. P. e97035.
- Itono M., Morishima K., Fujimoto T., Bando E., Yamaha E., Arai K., 2006. Premeiotic endomitosis produces diploid eggs in the natural clone loach, *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) // *Journal of Experimental Zoology and Comparative Experimental Biology*. V. 305. № 6. P. 513–523.
- Janko K., Bohlen J., Lamatsch D., Flajšhans M., Eplen J.T., Ráb P., et al., 2007. The gynogenetic reproduction of diploid and triploid hybrid spined loaches (*Cobitis*: Teleostei), and their ability to establish successful clonal lineages – on the evolution of polyploidy in asexual vertebrates // *Genetica*. V. 131. P. 185–194.
- Janko K., Pačes J., Wilkinson-Herbots H., Costa R.J., Röslein J., Drozd P., et al., 2018. Hybrid asexuality as a primary postzygotic barrier between nascent species: On the interconnection between asexuality, hybridization and speciation // *Molecular Ecology*. V. 27. № 1. P. 248–263.
- Jia J.L., Han Y.H., Kim H.C., Ahn M., Kwon J.W., Luo Y., et al., 2015. Structural basis for recognition of Emi2 by Polo-like kinase 1 and development of peptidomimetics blocking oocyte maturation and fertilization // *Scientific Reports*. V. 3. № 5. P. 14626.
- Karin B.R., Oliver P.M., Stubbs A.L., Arifin U., Iskandar D.T., Arida E., et al., 2021. Who's your daddy? On the identity and distribution of the paternal hybrid ancestor of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris* (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) // *Zootaxa*. V. 4999. № 1. P. 87–100.
- Kearney M., Moussalli A., Strasburg J., Lindenmayer D., Moritz C., 2003. Geographic parthenogenesis in the Australian arid zone: I. A climatic analysis of the *Heteronotia binoei* complex (Gekkonidae) // *Evolutionary Ecology Research*. V. 5. № 7. P. 953–976.
- Kearney M., Shine R., 2004. Morphological and physiological correlates of hybrid parthenogenesis // *American Naturalist*. V. 164. № 6. P. 803–813.
- Kearney M., 2005. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 20. № 9. P. 495–502.
- Kearney M., Fujita M.K., Ridenour J., 2009. Lost sex in reptiles: Constraints and correlations. In I. Schön, K. Martens, P. van Dijk Eds. *Lost sex: The evolutionary biology of parthenogenesis*. New York: Springer Scientific. P. 447–474.
- Kočí J., Röslein J., Pačes J., Kotusz J., Halačka K., Koščo J., et al., 2020. No evidence for accumulation of deleterious mutations and fitness degradation in clonal fish hybrids: Abandoning sex without regrets // *Molecular Ecology*. V. 29. № 16. P. 3038–3055.
- Korchagin V.I., Badaeva T.N., Tokarskaya O.N., Martirosyan I.A., Darevsky I.S., Ryskov A.P., 2007. Molecular characterization of allelic variants of (GATA)n microsatellite loci in parthenogenetic lizards *Darevskia unisexualis* (Lacertidae) // *Gene*. V. 392. № 1–2. P. 126–133.
- Krebs C.J., 1978. *Ecology. The experimental analyses of distribution and abundance*/ Second edition. New York: Harper and Row Publishers. 653 p.
- Krebs C.J., 2002. Beyond population regulation and limitation // *Wildlife Research*. V. 29. P. 1–10.
- Kropachev I., Tarkhnishvili D., Murtskhvaladze M., Galoyan E., 2023. Living apart together: Morphological, spatial, and genetic differentiation of three sympatric rock lizard species (Lacertidae: *Darevskia*) of the Caucasus // *Zoologischer Anzeiger*. V. 303. P. 71–79.
- Kupriyanova L., 1994. Structure, localization and stability of chromosome in karyotype evolution in lizards of the Lacertidae family // *Russian Journal of Herpetology*. V. 1. P. 1–12.
- Kuroda M., Fujimoto T., Murakami M., Yamaha E., Arai K., 2018. Clonal reproduction assured by sister chromosome pairing in dojo loach, a teleost fish // *Chromosome Research*. V. 26. P. 243–253.
- Laguna M.M., Rodrigues M.T., dos Santos R.M.L., Yonenaga-Yassuda Y., Ávila-Pires T.C.S., et al., 2010. Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the bisexual *Leposoma ferreirai* from the Lower Rio Negro, Amazonian Brazil // *Journal of Herpetology*. V. 44. № 1. P. 153–157.
- Lamborot M., Vasquez M., 1998. A triploid lizard (*Liolemaus gravenhorsti*) from Chile // *Journal of Herpetology*. V. 32. P. 617–620.
- Lampert K.P., 2009. Facultative parthenogenesis in vertebrates: reproductive error or chance? // *Sexual Development*. V. 2. № 6. P. 290–301.
- Leuck B.E., 1985. Comparative social behavior of bisexual and unisexual whiptail lizards (*Cnemidophorus*) // *Journal of Herpetology*. V. 19. № 4. P. 492–506.
- Lotsy J.P., 1925. Species or linneon // *Genetica*. V. 7. P. 487–506.
- Lowe C.H., Wright J.W., 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus*, whiptail lizards, in western North America // *Journal of Arizona Academy of Science*. V. 4. P. 81–87.
- Lowe C.J., Wright J.W., Cole C.J., Bezy R.L., 1970. Natural hybridization between the Teiid lizards *Cnemidophorus sonora* (parthenogenetic) and *Cnemidophorus tigris* (bisexual) // *Systematic Biology*. V. 19. № 2. P. 114–127.

- Lutes A.A., Neaves W.B., Baumann D.P., Wiegraabe W., Baumann P., 2010. Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards // *Nature*. V. 464. № 7286. P. 283–286.
- Lutes A.A., Baumann D.P., Neaves W.B., Baumann P., 2011. Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 108. № 24. P. 9910–9915.
- Lynch M., Bürger R., Butcher D., Gabriel W., 1993. The mutational meltdown in asexual populations // *Journal of Heredity*. V. 84. P. 339–344.
- Macgregor H.C., Uzzell T.M., 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* // *Science*. V. 143. P. 1043–1045.
- MacCulloch R.D., Upton D.E., Murphy R.W., 1996. Trends in nuclear DNA content among amphibians and reptiles // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. V. 113. № 3. P. 601–605.
- Malysheva D.N., Tokarskaya O.N., Petrosyan V.G., Danielyan F.D., Darevsky I.S., Ryskov A.P., 2007. Genomic variation in parthenogenetic lizard *Darevskia armenica*: evidence from DNA fingerprinting data // *Journal of Heredity*. V. 98. № 2. P. 173–178.
- Mandegar M.A., Otto S.P., 2007. Mitotic recombination counteracts the benefits of genetic segregation // *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. V. 274. P. 1301–1307.
- Manríquez Morán N.L., Villagrán Santa Cruz M., Méndez de la Cruz F.R., 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela* // *Journal of Herpetology*. V. 34. P. 634–637.
- Manríquez Morán N.L., Norma L., Méndez de la Cruz F.R., 2012. Origin and clonal diversity of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): chromosomal evidence // *Phyllomedusa*. V. 11 № 1. P. 29–36.
- Marta A., Tichopád T., Bartoš O., Klíma J., Shah M.A., Bohlen V.Š., et al., 2023. Genetic and karyotype divergence between parents affect clonality and sterility in hybrids // *Elife*. V. 6. № 12. P. RP88366.
- Matsubara K., Kumazawa Y., Ota H., Nishida C., Matsuda Y., 2019. Karyotype analysis of four blind snake species (Reptilia: Squamata: Scolecophidia) and karyotypic changes in serpentes // *Cytogenet. Genome Res.* V. 157. № 1–2. P. 98–106.
- Maynard Smith J., 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McMahan C.D., Zug G.R., 2007. Burmese *Hemidactylus* (Reptilia, Squamata, Gekkonidae): geographic variation in the morphology of *Hemidactylus bowringii* in Myanmar and Yunnan // *Proceedings of the California Academy of Sciences*. V. 58. № 24. P. 485–509.
- Moreira M.O., Fonseca C., Rojas D., 2021. Parthenogenesis is self-destructive for scaled reptiles // *Biological Letters*. V. 17. № 5. P. 20210006.
- Moritz C., 1983. Parthenogenesis in the endemic Australian lizard *Heteronotia binoei* (Gekkonidae) // *Science*. V. 220. P. 735–737.
- Moritz C., 1984. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae) // *Chromosoma*. V. 89. P. 151–162.
- Moritz C., 1987. Parthenogenesis in the tropical gekkonid lizard, *Nactus arnouxxii* (Sauria: gekkonidae) // *Evolution*. V. 41. № 6. P. 1252.
- Moritz C.C., Wright J.W., Brown W.M., 1989. Mitochondrial-DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). III. *C. velox* and *C. exsanguis* // *Evolution*. V. 43. № 5. P. 958–968.
- Moritz C., 1991. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): Evidence for recent and localized origins of widespread clones // *Genetics*. V. 129. № 1. P. 211–219.
- Moritz C., McCallum H., Donnellan S., Roberts J., 1991. Parasite loads in parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia binoei*): Support for the Red Queen hypothesis // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. V. 244. P. 145–149.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I.S., et al., 1992. The material ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // *Genetica*. V. 87. P. 53–62.
- Muller H.J., 1932. Some genetic aspects of sex // *American Naturalist*. V. 66. № 703. P. 118–138.
- Murphy R.W., Fu J., MacCulloch R.D., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // *Zoological Journal of the Linnean Society*. V. 130. № 4. P. 527–549.
- Neaves W.B., Gerald P.S., 1968. Lactate dehydrogenase isozymes in parthenogenetic teiid lizards (*Cnemidophorus*) // *Science*. V. 160. P. 1004–1005.
- Neaves W.B., 1969. Adenosine deaminase phenotypes among sexual and parthenogenetic lizards in the genus *Cnemidophorus* (Teiidae) // *Journal of Experimental Zoology*. V. 171. P. 175–184.
- Neaves W.B., Gerald P.S., 1969. Gene dosage at the lactate dehydrogenase b locus in triploid and diploid teiid lizards // *Science*. V. 164. № 3879. P. 557–559.
- Neaves W.B., 1971. Tetraploidy in a hybrid lizard of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae) // *Breviora*. V. 381. P. 1–25.
- Newton A.A., Schnittker R.R., Yu Z., Munday S.S., Baumann D.P., Neaves W.B., et al., 2016. Widespread failure to complete meiosis does not impair fecundity in parthenogenetic whiptail lizards // *Development*. V. 143. № 23. P. 4486–4494.
- Ohe M., Kawamura Y., Ueno H., Inoue D., Kanemori Y., Senoo C., et al., 2010. Emi2 inhibition of the anaphase-promoting complex/cyclosome absolutely requires

- Emi2 binding via the C-terminal RL tail // *Molecular Biology of the Cell*. V. 21. № 6. 905–913.
- Orr-Weaver T.L., 2015. When bigger is better: The role of polyploidy in organogenesis // *Trends in Genetics*. V. 31. P. 307–315.
- Osipov F.A., Vergun A.A., Arakelyan M.S., Petrosyan R.K., Dergunova N.N., et al., 2021. Genetic variability and the potential range of *Darevskia rostombekowi* in Transcaucasia // *Biological Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. V. 48. P. 681–692.
- Ota H., Hikida T., Lue K.Y., 1989. 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*. V. 79. P. 183–189.
- Ota H., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Hikida T., Lue K.-Y., Chen S.-H., Hayashi T., 1993. Geographic variation in the parthenogenetic lizard, *Hemidactylus stejnegeri* Ota & Hikida 1989 (Gekkonidae Reptilia), with comments on recently discovered male phenotypes // *Tropical Zoology*. V. 6. № 1. P. 125–142.
- Ota H., Hikida T., Matsui M., Chan-Ard T., Nabhitabhata J., 1996. Discovery of a diploid population of the *Hemidactylus garnotii-vietnamensis* complex (Reptilia: Gekkonidae) // *Genetica*. V. 97. P. 81–85.
- Parker E.D., Selander R.K. Jr., 1976. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tesselatus* // *Genetics*. V. 84. P. 791–805.
- Parker E.D., Walker J.M., Paulissen M.A., 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. In: Dawley R.M., Bogart J.P., eds. *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York: The New York State Museum. V. 466. P. 72–86.
- Pennock L.A., 1965. Triploid in parthenogenetic species of the teiid lizard, genus *Cnemidophorus* // *Science*. V. 149. № 3683. P. 539–540.
- Peters G., 1971. Die intragenerischen Gruppen und die Phylogenie der Schmetterlingsagamen (Agamidae: Leiolepis) // *Zoologische Jahrbücher*. V. 98. P. 130.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., et al., 2019. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armenica* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling // *Salamandra*. V. 55. № 3. P. 173–190.
- Petrosyan V.G., Osipov F.A., Bobrov V.V., Dergunova N.N., Kropachev I.I., Danielyan F.D., 2020. New records and geographic distribution of the sympatric zones of unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia and adjacent territories // *Biodiversity Data Journal*. V. 8. P. e56030.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., et al., 2020a. Species distribution models and niche partitioning among unisexual *Darevskia dahli* and its parental bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) rock lizards in the Caucasus // *Mathematics*. V. 8. № 8. P. 1329.
- Pinho C., Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Harris D.J., Ferrand N., 2009. Genetic admixture between the Iberian endemic lizards *Podarcis bocagei* and *Podarcis carbonelli*: evidence for limited natural hybridization and a bimodal hybrid zone // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 47. P. 368–377.
- Radtkey R.R., Donnellan S.C., Fisher R.N., Moritz C., Hanley K.A., Case T.J., 1995. When species collide: the origin and spread of an asexual species of gecko // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 259. P. 145–152.
- Röll B., von Düring M.U.G., 2008. Sexual characteristics and spermatogenesis in males of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris* (Reptilia, Gekkonidae) // *Zoology*. V. 111. № 5. P. 385–400.
- Ross L., Normark B.B., 2015. Evolutionary problems in centrosome and centriole biology // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 28. № 5. P. 995–1004.
- Rotelli M.D., Policastro R.A., Bolling A.M., Killion A.W., Weinberg A.J., et al., 2019. A Cyclin A–Myb–MuvB–Aurora B network regulates the choice between mitotic cycles and polyploid endoreplication cycles // *PLoS Genetics*. V. 15. P. e1008253.
- Saint Girons H., Ineich I., 1992. Histology of the reproductive tract of hybrids between gonochoristic males and parthenogenetic females of *Lepidodactylus lugubris* in French Polynesia (Reptilia, Gekkonidae) // *Journal of Morphology*. V. 212. № 1. P. 55–64.
- Schuett G.W., Fernandez P.J., Gergits W.F., Casna N.J., Chiszar D., et al., 1997. Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes // *Herpetological Natural History*. V. 5. № 1. P. 1–10.
- Shimizu Y., Shibata N., Sakaizumi M., Yamashita M., 2000. Production of diploid eggs through premeiotic endomitosis in the hybrid medaka between *Oryzias latipes* and *O. curvinotus* // *Zoological Sciences*. V. 17. P. 951–958.
- Sidharthan C., Roy P., Narayanan S., Karanth K.P., 2023. A widespread commensal loses its identity: Suggested taxonomic revision for *Indotyphlops braminus* (Scolophoridae: Typhlopidae) based on molecular data // *Organisms Diversity & Evolution*. V. 23. P. 169–183.
- Sinclair E.A., Pramuk J.B., Bezy R.L., Crandall K.A., Sites J.W., 2010. DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates // *Evolution*. V. 64. P. 1346–1357.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Matveevsky S., Petrosyan R., Bogdanov Y., et al., 2017. Reticulate evolution of the rock lizards: Meiotic chromosome dynamics and spermatogenesis in diploid and triploid males of the genus *Darevskia* // *Genes*. V. 24. № 8. P. 149.

- Spangenberg V., Arakelyan M., Cioffi M.d.B., Liehr T., et al., 2020. Cytogenetic mechanisms of unisexuality in rock lizards // Scientific Reports. V. 10. P. 8697.
- Spangenberg V., Kolomiets O., Stepanyan I., Galoyan E., de Bello Cioffi M., Martynova E., et al., 2020a. Evolution of the parthenogenetic rock lizard hybrid karyotype: Robertsonian translocation between two maternal chromosomes in *Darevskia rostombekowi* // Chromosoma. V. 129. № 3–4. P. 275–283.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Martirosyan I., Bogomazova A., Martynova E., et al., 2021. Meiotic synapsis of homeologous chromosomes and mismatch repair protein detection in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia unisexualis* // Molecular Reproduction and Development. V. 88. № 2. P. 119–127.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Simanovsky S., Khachatryan E., Kolomiets O., 2024. Tendency towards clonality: Deviations of meiosis in parthenogenetic Caucasian rock lizards. Research Square.
<https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3936576/v2> (пре-принт)
- Stamps J.A., 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. In: Biology of the Reptilia. V. 7. Academic Press. P. 265–334.
- Strasburg J.L., Kearney M., Moritz C., Templeton A.R., 2007. Combining phylogeography with distribution modeling: Multiple Pleistocene range expansions in a parthenogenetic gecko from the Australian arid zone // PLoS ONE. V. 2. № 8. e760.
- Stöck M., Dedukh D., Reifová R., Lamatsch D.K., Starostová Z., Janko K., 2021. Sex chromosomes in meiotic, hemiclonal, clonal and polyploid hybrid vertebrates: along the 'extended speciation continuum' // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 376. № 1832. P. 20200103.
- Tarkhnishvili D., Gavashelishvili A., Avaliani A., Murtskhvaladze M., Mumladze L., 2010. Unisexual rock lizard might be outcompeting its bisexual progenitors in the Caucasus // Biological Journal of the Linnean Society. V. 101. № 2. P. 447–460.
- Tarkhnishvili D., Murtskhvaladze D., Anderson C.L., 2017. Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation // Biological Journal of the Linnean Society. V. 121. P. 365–378.
- Tarkhnishvili D., Yanchukov A., Şahin M.K., Gabelaia M., Murtskhvaladze M., Candan K. et al., 2020. Genotypic similarities among the parthenogenetic *Darevskia* rock lizards with different hybrid origins // BMC Evolutionary Biology. V. 20. P. 1–12.
- Taylor H.L., Cole C.J., Hardy L.M., Dessauer H.C., Townsend C.R., Walker J.M., Cordes J.E., 2001. Natural hybridization between the teiid lizards *Cnemidophorus tesselatus* (parthenogenetic) and *C. tigris mar-moratus* (bisexual): Assessment of evolutionary alternatives // American Museum Novitates. V. 3345. P. 1–64.
- Taylor H.L., Walker J.M., Cole C.J., Dessauer H.C., 2015. Morphological divergence and genetic variation in the triploid parthenogenetic teiid lizard, *Aspidoscelis neotesselata* // Journal of Herpetology. V. 49. № 3. P. 491–501.
- Trifonov V.A., Paoletti A., Caputo B.V., Kalinina T., O'Brien P.C., Ferguson-Smith M.A., Giovannotti M., 2015. Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae) // PLoS One. V. 10. № 7. P. e0132380.
- Trivers R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), Sexual selection and the descent of man, 1871–1971. Chicago: Aldine. P. 136–179.
- Uetz P., Freed P., Aguilar R., Hošek J., 2024. The Reptile Database [электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.reptile-database.org>. Дата обновления: 05.09.2024.
- Van Valen L., 1973. A new evolutionary law // Evolutionary Theory. V. 1. P. 1–30.
- Vasil'ev V.P., Akimova N.V., Emel'yanova N.G., Pavlov D.A., Vasil'eva E.D., 2003. Reproductive capacities in the polyploid males of spined loaches from the unisexual–bisexual complex, occurred in the Moscow River // Folia Biologica (Krakow). V. 51. P. 67–73.
- Vergun A.A., Martirosyan I.A., Semyenova S.K., Omelchenko A.V., Petrosyan V.G., et al., 2014. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic Caucasian rock lizard *Darevskia dahli* // PLoS ONE. V. 9. № 3.
- Vergun A.A., Girnyk A.E., Korchagin V.I., Semyenova S.K., Arakelyan M.S., et al., 2020. Origin, clonal diversity, and evolution of the parthenogenetic lizard *Darevskia unisexualis* // BMC Genomics. V. 21. № 351.
- Volobouev V., Pasteur G., Ineich I., Dutrillaux B., 1993. Chromosomal evidence for a hybrid origin of diploid parthenogenetic females from the unisexual–bisexual *Lepidodactylus lugubris* complex (Reptilia, Gekkonidae) // Cytogenetic and Genome Research. V. 63. № 3. P. 194–199.
- Vrijenhoek R.C., 1989. Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates. In: Dawley R.M., Bogart J.P., eds. Evolution and ecology of unisexual vertebrates. New York: The New York State Museum. V. 466. P. 24–31.
- Walker J.M., Abuhteba R.M., Cordes J.E., 1991. Morphological and experimental verification of hybridization between all-female *Cnemidophorus laredoensis* and gonochoristic *Cnemidophorus gularis* (Squamata: Teiidae) // Herpetologica. V. 47. P. 152–164.
- Wiley R.H., 1998. Sexual selection and mate choice. Tradeoffs for males and females // Vertebrate mating systems Proceedings of the 14th Course of the International School of Ethology World scientific, Singapore, New Jersey, London, Hong Kong. P. 9–45.

- Wogan G.O.U., Yuan M.L., Mahler D.L., Wang I.J., 2023. Hybridization and transgressive evolution generate diversity in an adaptive radiation of *Anolis* lizards // *Systematic Biology*. V. 72. № 4. P. 874–884.
- Woolley S.C., Sakata J.T., Crews D., 2004. Tracing the evolution of brain and behavior using two related species of whiptail lizards: *Cnemidophorus uniparens* and *Cnemidophorus inornatus* // *Institute for Laboratory Animal Research (ILAR) Journal*. V. 45. № 1. P. 46–53.
- Wright J.W., Lowe C.H., 1968. Weeds, polyploids, parthenogenesis, and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus* // *Copeia*. V. 1. P. 128–138.
- Wright J.W., Lowe C.H., 1976. Evolution of the allopolyploid parthenospecies *Cnemidophorus tesselatus* (Say) // *Mammalian Chromosome Newsletter*. V. 8. P. 95–96.
- Wright J.W., 1993. Evolution of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). In J.W. Wright & L.J. Vitt (eds). *Biology of Whiptail Lizard*. Journal Month: Journal Year. P. 27–82.
- Wynne-Edwards V., 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh: Oliver & Boyd. 660 p.
- Yamaguchi M., Lucas J.S., 1984. Natural parthenogenesis, larval and juvenile development, and geographical distribution of the coral reef asteroid *Ophidiaster grani-fer* // *Marine Biology*. V. 83. P. 33–42.
- Yanchukov A., Tarkhnishvili D., Erdolu M., Şahin M.K., Candan K., Murtskhvaladze M., et al., 2022. Precise paternal ancestry of hybrid unisexual ZW lizards (genus *Darevskia*: Lacertidae: Squamata) revealed by Z-linked genomic markers // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 136. № 2. P. 293–305.
- Zug G., 2010. Speciation and dispersal in a low diversity taxon: The slender geckos *Hemiphyllodactylus* (Reptilia, Gekkonidae) // *Smithsonian Contributions to Zoology*. V. 631. P. 1–70.

STUDIES ON THE UNISEXUAL REPTILES BY AND SINCE I. S. DAREVSKY

E. A. Galoyan^{1, 2, *}, I. I. Kropachev^{1, 3}, V. G. Petrosyan¹, D. V. Dedukh⁴,
F. A. Osipov¹, M. S. Arakelyan⁵

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

²*Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 125009 Russia*

³*Tula Exotarium, Tula, 300002 Russia*

⁴*Laboratory on Non-Mendelian Evolution, Institute of Animal Physiology and Genetics, Liběchov, 27721 Czech Republic*

⁵*Research Institute of Biology, Yerevan State University, 1 Aleka Manukyan St., Yerevan, 0025 Armenia*

*e-mail: saxicola@mail.ru

Reproduction without males is common among various animal taxa, however, it is rarely encountered in vertebrates. The discovery of obligate parthenogenesis, which does not require the participation of males for reproduction, by Ilya Sergeevich Darevsky, has contributed significantly to the development of evolutionary biology. In the middle of the last century, I.S. Darevsky and his colleagues defined the main directions of research on this phenomenon, thanks to which unisexual species of rock and whiptail lizards, geckos and skinks became the focus of attention for biologists studying the fundamental questions of species evolution. The pioneers of parthenogenesis in vertebrates have made significant progress in these studies, however, methodological approaches that have emerged in recent years allow to answer the questions related to the origin and evolution of unisexual vertebrates. In this review, we present the achievements and results in each direction of research conducted by I.S. Darevsky and his colleagues. In addition, we outline new ideas and mention the latest discoveries in the field of research on unisexual reptile species made after I.S. Darevsky had passed. In the concluding part of the work, we outline a range of tasks that require solutions in the future.

Keywords: origin of parthenogenesis, reticulate evolution

УДК 599.322.2; 574.38; К 576.316:598.1

ГИБРИДОГЕННОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ОДНОПОЛЫХ ВИДОВ И ГИБРИДНЫХ ФОРМ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*: КРАТКИЙ ОБЗОР РАБОТ И.С. ДАРЕВСКОГО И СОВРЕМЕННЫХ ДАННЫХ

© 2024 г. Л. А. Куприянова*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

* e-mail: larissakup@zin.ru

Поступила в редакцию 01.09.2024 г.

После доработки 10.09.2024 г.

Принята к публикации 12.09.2024 г.

В обзоре кратко рассмотрены результаты многолетних комплексных исследований партеногенетических и обоеполых (родительских) видов ящериц преимущественно рода *Darevskia*. Обобщены данные аллозимного, цитогенетического и молекулярно-цитогенетического анализов, а также анализов митохондриальной и ядерной ДНК, в том числе из зоны симпатрии этих видов. Главным результатом является развитие и подтверждение концепции гибридогенного видообразования у позвоночных животных, которая выдвинута в 1980 г. и состоит в выяснении взаимосвязи таких явлений, как гибридизация, партеногенез (гино- и гибридогенез) и полиплоидия. Показаны филогенетические ограничения (избирательность) успешной гибридизации и значение видоспецифических характеристик генома и половых хромосом. Современные исследования позволили дать новую оценку генетического разнообразия возникших однополых видов, улучшили понимание эволюции гибридных геномов, их пластичности и модификации мейоза, подчеркнули значение стрессовых факторов в период возникновения однополых видов и определили дальнейшие направления изучения особенностей и закономерностей гибридогенного видообразования позвоночных животных.

Ключевые слова: видообразование, гибридизация, изменчивость, модификация мейоза, партеногенез

DOI: 10.31857/S0044513424120025, **EDN:** thcygk

Однополые виды среди беспозвоночных животных — хорошо известный факт. Обзоры, посвященные вопросам происхождения и значения партеногенеза в разных группах беспозвоночных, были опубликованы общепризнанными в этой области специалистами (Астауров, 1977; Suomalainen et al., 1987; White, Cotreras, 1982). Открытие И.С. Даревским нескольких однополых видов среди кавказских скальных ящериц в роде *Darevskia* Arribas 1999 (прежде — *Lacerta* Linnaeus 1758) поставило ряд серьезных общебиологических вопросов, связанных, в первую очередь, с происхождением видов, их эволюционной стабильностью, генетическим разнообразием, механизмами воспроизводства (Даревский, 1958; Darevsky, 1966). К настоящему моменту описано семь партеногенетических видов этого рода [примерно 15% описанных видов рода (www.lacerta.de)].

Данные аллозимного анализа партеногенетических и обоеполых видов рода *Darevskia* (Uzzell, Darevsky, 1975) и экспериментальные данные,

связанные с пересадкой кожи в этой группе ящериц (Даревский, Даниелян, 1979), подтвердили предположение И.С. Даревского (Даревский, 1958; Darevsky, 1966) о гибридном происхождении таких видов. Кариологический анализ трех партеногенетических видов этого рода показал их диплоидную природу ($2n = 38$ А, А — акроцентрические) и отсутствие гетероморфных по морфологии пар хромосом (Куприянова, 1969); современные методы сравнительной молекулярной цитогенетики позволили визуализировать два родительских набора хромосом в гибридных геномах партеногенетических видов этого семейства (Spangenberg et al., 2020).

В 1968 г. среди ящериц Северной Америки рода *Aspidoscelis* Fitzinger 1843 (прежде — *Cnemidophorus* Wagner, 1830) сем. Teiidae были обнаружены новые однополые виды (Low, Write, 1968). Кариологический анализ открытых однополых видов обнаружил у них диплоидные и триплоидные кариотипы и гетероморфные по морфологии пары и “триплеты”

хромосом. Эти кариологические данные позволили авторам высказать предположение о том, что однополые виды этого семейства возникли путем гибридизации разных обоеполюх видов (Low, Write, 1968). Тем не менее Куеллер (Cuellar, 1971) придерживался другого мнения по поводу возникновения однополых видов, конкретно — гипотезы спонтанного происхождения, благодаря быстрому переходу к однополному размножению. После открытия однополых видов ящериц в семействах Lacertidae и Teiidae партеногенетические виды были обнаружены и в других семействах, всего 0.4% от общего числа видов ящериц (Fujita et al., 2020).

Оказалось, что большинство открытых партеногенетических видов также имеют диплоидную или триплоидную, иногда тетраплоидную природу и все — гибридное происхождение [за исключением двух видов, для которых пока нет полного подтверждения гибридной природы — *Lepidophyma flavimaculatum* A. Duméril, 1851, сем. Xantusiidae (Bezy, Sites, 1987) и *Leposoma percarinatum* (Méller, 1923), сем. Gymnophthalmidae (Pellegrino et al., 2003)]. К тому же, у первого вида обнаружен факультативный партеногенез, т.е. самка может репродуцироваться как сексуальным, так и асексуальным способом (Kratochvíl et al., 2020).

Стало очевидным, что возникновение однополости — сложный процесс, в большинстве случаев включающий два этапа — межвидовую гибридизацию и возвратное скрещивание (бекросс), приводящие к появлению полиплоидного потомства. Известно, что межвидовая гибридизация, как правило, приводит межвидовые гибриды к гибели или стерильности. Однако некоторые межвидовые гибриды, например зеленые лягушки *Pelophylax esculentus*, способны выживать и формировать фертильные гаметы благодаря изменениям своего гаметогенеза.

Способы восстановления числа хромосом в гаметогенезе однополых видов ящериц довольно ограничены и сначала наиболее детально были изучены у видов сем. Teiidae (Cuellar, 1971; Lutes et al., 2010; Newton et al., 2016). По мере проведения аллозимного и хромосомного анализов и накопления сведений об обнаруженных однополых видах ящериц (и практически одновременно — рыб и амфибий) была разработана концепция происхождения однополых и полиплоидных видов, получившая название гибридогенного (сетчатого, ретикулярного) видообразования (Боркин, Даревский, 1980; Васильев, 1985; Darevsky et al., 1985). Основные положения гипотезы состояли во взаимосвязи таких явлений, как гибридизация, партеногенез (гиногенез и гибридогенез) и полиплоидия, но многие характеристики генома и кариотипа однополых видов, в особенности механизмы сетчатой эволюции,

оставались долгое время и остаются до сих пор не выясненными.

В настоящем кратком обзоре, как и в обзоре 2014 г. (Куприянова, 2014), наибольшее внимание будет уделено открытому И.С. Даревским комплексу партеногенетических-обоеполюх скальных ящериц рода *Darevskia* с привлечением новых полученных данных.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА *DAREVSKIA*

В последнее десятилетие XX в. и в начале XXI в., помимо аллозимного и цитогенетического анализов обоеполюх и однополюх видов рода *Darevskia*, были проведены интенсивные исследования митохондриальной (мт) и ядерной (я) ДНК, а также использованы методы ДНК-фингерпринтинга, RAPD-PCR, микросателлитного генотипирования, иммуно-цитохимического и флуоресцентного окрашивания хромосом, элементов синаптомных комплексов (СК), флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) и др.

Предпринятые всесторонние исследования ящериц рода *Darevskia* позволили открыть некоторые закономерности, особенности возникновения и становления этих партеногенетических видов, уточнить уровень аллозимного полиморфизма и дать оценку изменчивости мтДНК и яДНК.

Партеногенетические виды ящериц рода *Darevskia* в филогенетическом плане являются молодыми (Darevsky 1966; Darevsky et al., 1985) и возникли на Кавказе в период четвертичных оледенений, резких изменений климата и географического распространения обоеполюх видов в последние 5–10 тыс. лет. Согласно данным мтДНК, возраст этих партеногенетических видов оценивали приблизительно в 5800 тыс. лет (Moritz et al., 1992). Современные молекулярные исследования генетической структуры их половых хромосом позволили предполагать более раннее возникновение этих гибридных партеногенетических видов — от 0.5 до 1 млн лет назад (Yanchukov et al., 2022).

Аллозимный анализ многих белковых локусов четко продемонстрировал, что однополые виды рода *Darevskia* характеризуются генетической однородностью, фиксированной гетерозиготностью, невысоким уровнем аллозимного полиморфизма и сходным между собой уровнем гетерозиготности. Изменения произошли в результате гибридизации нескольких (четырёх) обоеполюх видов: *D. raddei*, *D. mixta*, *D. valentini*, *D. portschinskii* (Uzzell, Darevsky, 1975; Darevsky et al., 1985; MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1996, 2000). Оказалось, что эти виды относятся к разным филогенетическим кладам

рода, именно к кладе "rudis" — *D. valentini* (Boettger, 1892) и *D. portschinskii* (Kessler, 1878), а также к кладе "caucasica" — *D. mixta* и *D. raddei*. Сейчас к родительским видам относят еще таксон *D. r. vanensis*, т.к. *D. raddei* рассматривают как комплекс (*D. r. nairensis*, *D. r. vanensis*) (Freitas et al., 2016); кроме того, уточнены две филогенетические линии *D. valentini*.

Новый этап в исследовании генетической изменчивости партеновидов *Darevskia* был связан с использованием более эффективных маркеров — анализом последовательностей мтДНК, анализом и клонированием микросателлитов содержащих локусов яДНК, анализом молекулярно-цитогенетических данных. У партеновидов *Darevskia* был показан невысокий уровень аллозимного полиморфизма и изменчивости мтДНК. При этом природа полиморфизма оставалась неясной. Было сделано предположение, что генетическое разнообразие клональных видов зависит от числа успешных актов межвидовой гибридизации, мутаций, а также возраста вида, ареала его распространения и экологических условий обитания (Moritz et al., 1992; MacCulloch et al., 1995; Куприянова, 1999; Vergun et al., 2014, 2020).

Анализ последовательностей мтДНК и мсДНК партеновидов и их двуполых родительских видов рода *Darevskia* позволил также уточнить материнский и отцовский таксоны: первые (*D. raddei* и *D. mixta*) принадлежат к кладе "caucasica", тогда как последние (*D. valentini* и *D. portschinskii*) всегда относятся к кладе "rudis" (Moritz et al., 1992; Fu et al., 1997; Freitas et al., 2019). Помимо этого, исходя из анализа локусов мсДНК, было предположено, что вид *D. armeniaca* мог появиться в результате возвратного скрещивания партеногенетического вида *D. dahli* и самца *D. valentini* (Tarkhnishvili et al., 2020).

Сравнительный цитогенетический анализ партеногенетических видов *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis* и четырех обоеполых родительских видов *D. mixta*, *D. raddei*, *D. valentini*, *D. portschinskii* показал, что виды характеризуются диплоидным кариотипом ($2n = 38$) и самки партеногенетических видов имеют в кариотипе продвинутый тип половой хромосомы (тип w, микрохромосома), полученной ими от материнского вида (клада "caucasica") (Darevsky, Kupriyanova, 1982; Kupriyanova, 1989, 1990, 1992; Куприянова, 1997; Куприянова и др., 2021; Dedukh et al., 2024; Spangenberg et al., 2024). Полученные данные позволили высказать предположение, что одна из возможных причин ограничений возникновения партеногенетического размножения у кавказских ящериц может быть связана с системой половых хромосом (Kupriyanova, 1989; Куприянова, 1997; и 1999; Murphy et al., 2000; Куприянова, Даревский, 2008).

5. Цитогенетические сведения показали также хорошее совпадение с результатами изучения филогении рода, основанными на аллозимном анализе и анализе последовательностей митохондриального гена цитохрома b (MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1996, 2000). Эти данные также подчеркивали избирательность гибридизации, потому что виды только двух указанных клад участвовали в успешной гибридизации и в возникновении партеновидов рода (Murphy et al., 2000).

6. Аллозимный анализ продемонстрировал, что партеногенетические кавказские ящерицы имеют моно- и поликлональную генетическую структуру. Один из клонов, как правило, обладает широким ареалом и характеризуется наибольшей генетической вариабельностью.

7. Аллозимный анализ впервые показал существование нескольких редких генетических клонов в пределах трех партеногенетических видов (*D. armeniaca*, *D. dahli* и *D. unisexualis*) (MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1996; Fu et al., 1998) и новых аллелей, которые не были найдены ни у одного из родительских видов. Появление новых вариантов аллелей, "de novo", было объяснено авторами высокой генетической изменчивостью гибридных партеногенетических видов (Murphy et al., 1996).

8. На основе аллель-специфических маркеров микросателлитных локусов яДНК партеногенетических видов рода (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis*, *D. rostombekowi*) были также найдены широко распространенные и редкие клональные линии партеновидов рода. Установлены клоны, возникшие в результате актов межвидовой гибридизации, и клоны, возникшие в результате микросателлитных мутаций исходного гибридного клона (с новыми вариантами аллелей "de novo") (Vergun et al., 2014, 2020; Ryskov et al., 2017; Girnyk et al., 2018). Было показано, что генетический полиморфизм микросателлитных локусов изученных партеновидов связан со структурными вариациями микросателлитных кластеров и однонуклеотидными вариациями в прилежащих участках (Ryskov, 2008; Badaeva et al., 2008).

БАЛАНСОВАЯ ГИПОТЕЗА И ГИПОТЕЗА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОГРАНИЧЕНИЙ

В результате комплексных исследований в 1989 г. была выдвинута так называемая "балансовая гипотеза", согласно которой появление у гибридных особей ооцитов с нередуцированным числом хромосом и переход к однополости способу размножения зависят от общего взаимодействия гибридных геномов, уровень общей гетерозиготности должен быть сбалансированным и не превышать определенных пределов (Moritz et al., 1989,

1992a). Другие авторы подчеркивали, что переход к однополному способу размножения у межвидовых гибридов (т.е. изменение у них типа мейоза) — это взаимосвязанные и взаимозависимые события, зависящие также и от адаптивной ценности возникающего гибрида, что все вместе создает базу для отбора гибридов (Kupriyanova, 1992; Куприянова, 1997, 1999). Факты свидетельствовали не просто об общей гетерозиготности особей, а в пользу выбранных локусов (Куприянова, 1999, С. 1045).

Успешный переход к партеногенезу сложен и происходит редко. Например, у представителей рода *Darevskia* переход к партеногенезу ограничен и связан с филогенетическими и генетическими факторами (Даревский и др., 1973; Darevskii, Kupriyanova, 1982; Darevsky et al., 1985; Kupriyanova, 1989, 1992; Куприянова, 1997; Murphy et al., 2000). Согласно некоторым данным, предложенная “балансовая” гипотеза перехода гибрида к однополному способу размножения не учитывала все детали возникновения однополых ящериц, в частности, присутствие половых Zw хромосом и их роли в успешной гибридизации кавказских ящериц (Куприянова, 1997, 1999; Куприянова, Даревский, 2008; Murphy et al., 2000). Авторы (Murphy et al., 2000) высказали предположение, что постоянное присутствие половых хромосом у этих партеновидов связано с генетической структурой (“causative agents”) этих хромосом родительских материнских видов. Недавно другие исследователи (Freitas et al., 2022) высказали мнение о “специфичности свойств (видоспецифические характеристики генома) некоторых линий рода *Darevskia*, что облегчает переход (их гибридов) к однополному размножению”.

МЕЙОЗ ОДНОПОЛЫХ ГИБРИДНЫХ ВИДОВ

Основные характеристики мейоза как типа деления половых клеток — редукция числа хромосом и рекомбинация генетического материала — обладают высокой степенью стабильности. Одной из актуальных проблем однополого размножения гибридных животных является способ восстановления числа хромосом в мейозе, что обеспечивает преодоление репродуктивных барьеров у межвидовых гибридов. Поэтому исследования событий, происходящих в раннем гаметогенезе однополых гибридных форм и видов, прохождение процесса мейоза в раннем гаметогенезе, в особенности ранних стадий профазы I мейоза, поведение и расхождение хромосом, представляют собой специальный интерес.

В связи с открытием новых партеногенетических гибридных форм и видов позвоночных животных, том числе ящериц, способы формирования у них жизнеспособных гамет детально изучались. Кроме того, учитывая сохранение уровня гетерозиготности,

а также ряда других особенностей генома однополых видов, можно было предположить несколько модификаций мейоза, а также специальные механизмы регуляции числа хромосом.

Генетические последствия разных модификаций мейоза различны, поэтому от механизмов восстановления соматического числа хромосом у гибридных особей зависят результаты мейоза и судьбы особей в целом. Известно, что изменения в ходе оогенеза и мейоза, приводящие у гибридных животных разных групп к формированию жизнеспособных гамет, часто связаны с одним из типов модификаций мейоза, а конкретно, с эндорепликацией генома и пропуском клеточного деления после стадии синтеза ДНК во время клеточного цикла (Uzzell, 1970).

ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕЙОЗА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА TEIIDAE

Как отмечено ранее, такой механизм восстановления числа хромосом был подробно описан у теидных ящериц рода *Aspidoscelis* (Cuellar, 1971), у которых уровень пloidности в клетках сохранялся за счет дубликации хромосом перед мейозом. У гибридных диплоидных партеногенетических самок в мейоз входит тетраплоидная ($4n$) клетка, и в ходе профазы I мейоза на стадиях пахитены—диплотены в ооците происходят спаривание сестринских хромосом и формирование диплоидного числа “псевдобивалентов” (Lutes et al., 2010). Очевидно, что этот механизм — подавление цитокинеза в последнем премейотическом митозе — позволяет сохранить и поддержать гетерозиготность гибридов. Более того, этот механизм дает возможность избежать многие трудности, связанные с синапсисом гомеологов гибрида и с расхождением таких “псевдобивалентов” в мейозе, в особенности у триплоидных форм. По-видимому, именно этими обстоятельствами объясняется распространение этого механизма у североамериканских партеногенетических гибридных диплоидных ($2n$) и триплоидных ($3n$) ящериц рода *Aspidoscelis* семейства Teiidae (Cuerllar, 1971; Lutes et al., 2010).

Однако следует напомнить, что, например, в мейозе гибридных гиногенетических триплоидных рыб *Carassius gibelio* такой механизм отсутствует (Черфас, 1969).

ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕЙОЗА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА GEKKONIDAE

В семействе Gekkonidae в раннем мейозе (ранняя пахитена — диплотена профазы I) гибридных ди- и триплоидных партеногенетических самок

вида *Lepidodactylus lugubris* и триплоидных видов *Hemiphyllodactylus typus* и *Heteronotia binoei*, как и у теидных ящериц, были обнаружены редкие тетраплоидные ($4n$) и гексаплоидные ($6n$) ооциты (Dedukh et al., 2022). При этом авторы подчеркнули, что два раунда премейотической репликации имела только очень незначительная часть ооцитов (0–4, 9–15, 0.1–10, 0–11%), тогда как остальная, большая, часть ооцитов (99–85%) имела в геноме диплоидный ($2n$) или триплоидный ($3n$) набор хромосом (Dedukh et al., 2022). Таким образом, премейотическая эндорепликация хромосом происходила в небольшом количестве первичных ооцитов, в которых формировались биваленты из идентичных сестринских хромосом (это позволяло клетке сохранять исходную гетерозиготность генома). По мнению авторов, этот механизм необходим для формирования нередуцированного яйца с материнским генотипом (“клон”), он дает возможность полиплоидным ооцитам успешно пройти мейоз и дать начало полиплоидным партеногенетическим гибридным особям и видам в целом. Механизм возник независимо в трех указанных партеногенетических комплексах гибридных гекконов, поэтому его можно рассматривать в качестве преадаптации к возникновению полиплоидных партеногенетических видов от уже существующих диплоидных однополых видов. В ходе мейоза у самки образуются две группы клеток: 1) ооциты без эндорепликации генома составляют большинство (99–85%), 2) ооциты, в которых осуществляется эндорепликация генома, составляют меньшинство (0–15%). В ооцитах первой группы процесс мейоза останавливается на стадии пахитены профазы I мейоза и эти клетки вступают в апоптоз.

ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕЙОЗА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА LACERTIDAE

Партеногенетические виды рода *Darevskia* всегда характеризуются диплоидным числом хромосом ($2n = 38$), но, как и другие однополые виды ящериц, имеют гибридное происхождение. Поэтому справедливо предполагали, что и у этих ящериц в мейозе осуществляется эндорепликация хромосом (Uzzell, 1970; Даревский и др., 1973; Darevsky et al., 1985). Однако у самок *D. armeniaca* в небольшом числе изученных ооцитов, находящихся на ранних стадиях профазы I мейоза, количество бивалентов было близко к гаплоидному числу (или равно гаплоидному), а не к диплоидному числу (Darevsky, Kulikova, 1961). Поэтому авторы предположили, что у лацертидных ящериц не происходит эндорепликации хромосом и другой механизм приводит к формированию диплоидных яйцеклеток, это так называемый “центральный механизм”

восстановления генома — слияние пронуклеуса с одним из потомков полярного тельца. В нескольких гониальных клетках *D. armeniaca*, находящихся на ранней стадии профазы I мейоза, число хромосом на стадии ламповых щеток также было близко к гаплоидному числу (Kupriyanova, 1992, 2010). Однако отмечалось, что биваленты в ооцитах были необычно тонкими, длинными и витыми, что затрудняло подсчет. В пяти ооцитах *D. armeniaca* на стадии пахитены—ранней диплотены хромосомы формировали гаплоидное число СК бивалентов ($n = 19$) (Куприянова и др., 2021). Гаплоидное число бивалентов в мейотической профазе I было выявлено и у *D. unisexualis* (Spangenberg et al., 2020). Клетки, находящиеся на более ранних или на более поздних стадиях оогенеза, не были обнаружены, поэтому вопрос о способах восстановления числа хромосом у лацертидных ящериц оставался нерешенным.

Вместе с тем следует подчеркнуть, что, в отличие от гекконовых ящериц (Dedukh et al., 2022), в диплоидных ооцитах *D. armeniaca* процесс мейоза не останавливается на стадии пахитены и ооциты не вступают в апоптоз. Более того, у редкой диплоидной мужской особи *D. armeniaca* наблюдали сперматогонию на более продвинутых стадиях профазы I мейоза — на стадии диакинеза с 19 бивалентами, контактом половых хромосом Zw и “деконденсацией” w (Darevskii, Kupriyanova, 1982). Контакт половых Zw хромосом был установлен и в некоторых диплоидных ооцитах *D. armeniaca*, находящихся на ранних стадиях профазы I мейоза (Spangenberg et al., 2024).

В 2024 г. в результате исследований многочисленных ооцитов *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis* (Dedukh et al., 2024) и ооцитов *D. armeniaca* (118 клеток) (Spangenberg et al., 2024) в мейозе этих особей на стадии пахитены профазы I были обнаружены малочисленные полиплоидные клетки (менее 10%), число хромосом в которых было равно 76 ($4n$). Очевидно, что в случае успешного прохождения мейоза в этих тетраплоидных ооцитах могут формироваться 38 “псевдобивалентов” и затем — диплоидный ооцит. В то же время большинство изученных ооцитов (более 90%) оставались диплоидными ($2n$) и на стадиях пахитены—диплотены мейотической профазы I хромосомы не могли сформировать истинные биваленты. Были обнаружены биваленты, уни- и триваленты, и на продвинутых стадиях мейоза отмечены нарушения в поведении хромосом. Авторы полагают, что, как и у гекконов, такие диплоидные ооциты входят в апоптоз и погибают (Dedukh et al., 2024). Более того, именно процесс апоптоза диплоидных клеток (более 90%) может индуцировать эндорепликацию генома в небольшой части клеток (менее

10%) (Dedukh et al., 2022, 2024). Однако следует напомнить, что, в отличие от партеногенетических видов гекконов, у *D. armeniaca* в диплоидных ооцитах было установлено прохождение раннего мейоза, преобразование хромосом, формирование СК бивалентов ($n = 19$) (стадии пахитены–диплотены профазы I) и бивалентов на стадии диакинеза у редкого “самца” (Darevskii, Kupriyanova, 1982; Kupriyanova, 2010; Куприянова и др., 2021; Spangenberg et al., 2024). Поэтому вопрос о судьбе диплоидных ооцитов партеногенетических самок лацертид остается нерешенным и эти половые клетки требуют дальнейшего изучения. Вопрос о поддержании численности популяций таких гибридных видов также не вполне решен. В этой связи целесообразно подчеркнуть, что межвидовую гибридизацию и гетерозис некоторые авторы рассматривают как взаимосвязанные явления, приводящие к возникновению партеногенетического способа размножения у хорошо адаптивных индивидуумов и создает базу и необходимые условия для отбора в эволюции (Kupriyanova, 1992; Куприянова, 1997). Очевидно, что для решения этих вопросов необходимы комплексные исследования, с рассмотрением разных характеристик партеногенетических видов (в том числе и механизмов, обеспечивающих преодоление репродуктивных барьеров гибридных видов).

Таким образом, на сегодняшний день комплекс полученных сведений свидетельствует о том, что, как и у партеногенетических видов других семейств ящериц, у лацертидных ящериц в небольшой группе клеток (менее 10%) восстановление пloidности генома происходит за счет механизма эндорепликации генома, в результате чего возникают полиплоидные клетки, которые формируют диплоидные ооциты. Вторая, диплоидная, группа клеток, во всяком случае, часть этих клеток, тоже вступает в мейоз. У *D. armeniaca* и *D. unisexualis* наблюдали начальные стадии мейоза, синапсис гомеологичных хромосом на стадии пахитены–диплотены (Darevskii, Kupriyanova, 1982; Kupriyanova, 1992; Spangenberg et al., 2021) и нарушение синапсиса (Zw) половых хромосом (Spangenberg et al., 2024). В настоящее время судьба этих клеток остается неизвестной. Среди развивающихся ооцитов они составляют явное большинство (более 90%), чем и объясняется выявление в ранних работах именно этой многочисленной группы диплоидных клеток (Darevsky, Kulikova, 1961; Kupriyanova, 2010; Spangenberg et al., 2021).

ЗОНЫ СИМПАТРИИ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*

Очевидно, что дополнительные стадии эндорепликации геномов у диплоидных гибридов могут

приводить к формированию диплоидных яйцеклеток и партеногенеза, а в случае оплодотворения партеногенетических самок самцами — дадут начало триплоидным гибридам. В настоящее время на Кавказе существует много вторичных зон контакта партеногенетических и обоеполюх родительских видов рода комплекса *D. saxicola* (Petrosyan et al., 2019, 2020), а среди партеновидов *Darevskia* известны находки самцов.

В этой связи следует напомнить еще раз о находке редкого самца партеногенетического вида *D. armeniaca* в зоне симпатрии с обоеполюхным видом *D. portschinskii* (окрестности города Степанаван, Армения) (Darevskii, Kupriyanova, 1982). Кариологический анализ клеток крови и гонад показал их диплоидную природу ($2n = 38A$). При этом в кариотипе диплоидных клеток присутствовали половые Zw хромосомы, а в сперматоцитах — на стадии поздней диплотены — диакинеза — гаплоидное число бивалентов хромосом ($n = 19$), однако зрелые сперматозоиды не были обнаружены. Появление “самца” было объяснено гормональным переопределением пола у гибридного вида, что вызвано, по мнению авторов, нарушением функционирования половых хромосом в гибридном геноме этого вида (Darevskii, Kupriyanova, 1982). Учитывая современные данные о существовании температурного определения пола в семействе (Rovatsos et al., 2019), можно предположить, что смена пола особи могла быть вызвана и температурным фактором.

Триплоидные (аутотриплоидные) ($3n = 57$) и мозаичные (диплоидные/триплоидные) ($2n/3n = 38/57$) самцы и интерсексы были найдены в чистой популяции *D. unisexualis* (Kupriyanova, 1989). Особи появились в результате нарушения расхождения целого набора, а не отдельных хромосом, и в результате нарушения взаимодействия (инактивации) половых хромосом в гибридном геноме. Зрелые сперматозоиды не обнаружены и фертильность самцов не доказана (Kupriyanova, 1989). Отмечено, что геномная нестабильность гибридных геномов часто наблюдается при транспозиционных взрывах (Kupriyanova, 1989, 1992), и генетические эффекты мобильных генетических элементов (МГЭ) сходны в разных группах животных. Приспособительный смысл перемещений мобильных элементов, согласно гипотезе Гвоздева и Кайданова, заключается в регуляции экспрессии соседних генов (Кайданов, 1996). МГЭ могут усилить мутационный процесс и “перетасовать” гены, что может приводить к новым источникам генетического разнообразия (Куприянова, 1999). Редкие аутотриплоидные самцы были обнаружены также и среди особей партеногенетического гибридного вида *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae) ($3n = 66$) (Trifonov et al., 2015).

Кроме того, следует напомнить, что триплоидные гибридные особи часто появляются в результате оплодотворения партеногенетических диплоидных самок самцами родительского вида. Такой путь развития продемонстрирован, например, для партеногенетических триплоидных видов семейств Teiidae, Gekkonidae, Agamidae. Существование такого же способа возникновения нового полиплоидного вида можно предполагать и для ящериц рода *Darevskia*. Как отмечалось ранее, на Кавказе существует много вторичных зон контакта партеногенетических и обоеполюх родительских видов рода *Darevskia* (см. Petrosyan et al., 2019, 2020) и в зонах симпатрии этих видов найдены гибридные триплоидные самки ($3n = 57$), образующиеся от скрещивания партеногенетических самок ($2n = 38$) и обоеполюх самцов ($n = 19$) (Гирных и др., 2023). Однако, как отмечалось и ранее (Darevsky, Kulikova, 1961; Даревский, Куликова, 1964; Darevsky et al., 1986; Kupriyanova, 1989; Danielyan et al., 2008), такие особи стерильны.

В 1973 среди 20 ящериц в изученной И.С. Даревским зоне симпатрии между партеногенетическим *D. rostombekowi* ($2n = 38$) и обоеполюм *D. raddei* (отцовский вид) ($2n = 38$) (окрестности села Севкар, северная Армения) был найден один половозрелый самец. Гибридное происхождение последнего было установлено по характерному в таких случаях промежуточному типу окраски и подтверждено затем кариологическим анализом, конкретно триплоидным числом хромосом ($3n = 57$) в соматических клетках и гетероморфным триплетом хромосом в кариотипе. В гонадах самца были обнаружены сперматогонии, сперматоциты I и II порядка, единичные сперматозоиды, по-видимому, незрелые. Поэтому было трудно допустить участие гибридного самца в дальнейшей гибридизации. Одновременно, исходя из полученных цитологических данных и наличия в кариотипе гетероморфного триплета хромосом, авторы вернулись к обсуждению механизмов восстановления числа хромосом партеногенетических видов рода *Darevskia* и указали на необходимость дальнейшего изучения этих механизмов (Даревский и др., 1973).

В ходе повторных исследований И.С. Даревским с коллегами этой же зоны симпатрии были найдены и изучены хромосомы нескольких стерильных гибридных самок и характеристики кариотипов и мейоза еще 17 мужских гибридов *D. rostombekowi* x *D. raddei* (Darevsky et al., 1986). Среди последних девять особей оказались мозаиками ($2n/3n$), две особи — близки к диплоидному уровню ($2n$) и пять особей — близки к триплоидному уровню ($3n$) и две из них — триплоидные ($3n$). У последних пяти “мужских” особей были изучены гаметогенез и мейоз, зафиксированы

большие отклонения в ходе мейоза, приводящие к нарушению фертильности гибридов. На стадиях поздней пахитены—диплотены профазы I мейоза и диакинеза были обнаружены уни-, би-, триваленты ($n = 19, 20, 32$), на стадии метафазы II число хромосом варьировало от 19 до 27–28. Авторы пришли к заключению, что у “мужских” гибридов *D. rostombekowi* x *D. raddei* в гонадах осуществляется мейоз (хотя и с нарушениями), в результате образуются сперматоциты II порядка с разным уровнем плоидности и сперматозоиды, но их фертильность не ясна. Кроме того, авторы обсудили развитие мужского пола у гибридов, что, по их мнению, может быть связано с взаимодействием трех геномов гибридных триплоидных особей и в итоге развитием мужской особи (Darevsky et al., 1986).

В ходе исследований еще одной зоны симпатрии двух партеногенетических *D. armeniaca*, *D. unisexualis* и двуполого вида *D. valentini* (северная Армения, окрестности пос. Кутчак) было обнаружено несколько природных гибридных особей *D. unisexualis* x *D. valentini*: триплоидные стерильные “самки” и триплоидные “самцы” с wZZ половыми хромосомами и с разной степенью развития гонад “мужского” типа. Кроме того, в процессе мейоза $3n$ самца *D. unisexualis* x *D. valentini* были сформированы не только анеуплоидные, но и редкие гаплоидные ($n = 19$) сперматоциты II порядка (Куприянова, 1999). Эти факты свидетельствовали не только (1) о нарушении взаимодействия половых хромосом и (2) возможном функциональном взаимодействии (импринтинг), но, что особенно важно, (3) о возможности успешного прохождения мейоза и формирования гаплоидных сперматозоидов триплоидными гибридами.

Комплекс всех полученных данных подтверждает присутствие общей константной гетерозиготности однополюх особей, что, как указывали исследователи (Астауров, Демин, 1972), имеет приспособительное значение для эволюционной ценности гетерозигот в популяции. Результаты позволяли допустить, что стабильность развития зависит не только от общей гетерозиготности, но и от выбранных локусов и высокой жизнеспособности природных гибридов, а партеногенетические виды “можно рассматривать как резерв эволюции при переходе к более высокому уровню плоидности и возможному возврату их к обоеполюх при последующих гибридизациях” (Куприянова, 1999).

В этой изученной зоне и в новой открытой зоне симпатрии в окрестностях города Апаран, (центральная Армения) на основании морфологического и кариологического анализов были найдены новые триплоидные гибридные самки и самцы, а также одна тетраплоидная ($4n$) особь: *D. armeniaca* x *D. valentini* и *D. unisexualis* x *D. valentini*

и многочисленные особи *D. unisexualis* x *D. valentini* (Danielyan et al., 2008). Исходя из следов спаривания у самок, копуляция особей — частое событие, гибриды возникают, но фертильность природных гибридов оставалась (и остается) неясной. Триплоидный самец *D. unisexualis* x *D. valentini* был описан и другими авторами (Spangenberg et al., 2017), и в этом случае важно также отметить успешное прохождение мейоза и формирование у самца гаплоидных сперматозоидов.

Таким образом, как показано выше, в симпатрических популяциях, из-за низкой прекопулятивной и посткопулятивной изоляции, встречаются триплоидные и даже тетраплоидные гибриды. В ходе гаметогенеза гибридов половые клетки часто проходят все стадии мейоза и образуют гаплоидные и мозаичные сперматиды и сперматозоиды (Darevsky et al., 1986; Kupriyanova, 1989; Куприянова, 1999; Danielyan et al., 2008; Spangenberg et al., 2017). Очевидно, что некоторые гибриды преодолевают трудности в прохождении мейоза, в частности стадии пахитены—ранней диплотены, затем продвинутые стадии мейоза, и обеспечивают стандартное распределение хромосом в сперматозитах и ооцитах. Однако эти гибриды не образуют устойчивые партеногенетические виды, хотя в работах отмечалось, что гибридные партеногенетические виды имеют преимущества по нескольким биологическим характеристикам (Danielyan, 1971; Carretero et al., 2018).

Более того, недавно в Карвачар области Армении (in the Karvachar area) была изучена зона контакта (симпатрические популяции) обоеполых видов *D. raddei* и *D. portschinskii*, которые являются родительскими видами для однополого вида *D. rostombekowi* (Petrosyan et al., 2020). Эти бисексуальные виды сходны по многим биологическим, кариологическим и экологическим характеристикам, но, исходя из данных анализа мсДНК, не образуют межвидовые гибриды (Galoyan et al., 2020). Авторы рассматривают этот факт как свидетельство прекопулятивной изоляции видов (Petrosyan et al., 2020).

В период возникновения кавказских партеногенетических видов сильный экологический стресс в рефугиумах, возможные нарушения в соотношении полов и другие факторы могли ослабить репродуктивный барьер обоеполых родительских видов; кроме того, пластичность мейоза гибридных особей могла способствовать возникновению однополых видов *Darevskia* (Arakelyan et al., 2023).

Авторы отметили, что, например, у видов рода *Podarcis* при сильных изменениях окружающей среды наблюдается межвидовая гибридизация (Beninde et al., 2018). Отсутствие в настоящее время в симпатрических популяциях рода *Darevskia* вновь возникающих гибридных партеногенетических

видов рода *Darevskia* только подчеркивает, по мнению авторов, роль стрессовых факторов в период их возникновения в ледниковый период (Arakelyan et al., 2023).

Как указано выше, согласно современным исследованиям в 0.1–15.0% ооцитов гибридных партеновидов происходит изменение хода мейоза — эндорепликация генома, что свидетельствует о пластичности мейоза. Это позволяет особям преодолеть “контрольную” стадию пахитены профазы I мейоза и приводит к образованию диплоидных ооцитов. Вследствие эндорепликации генома в ооците происходит удвоение числа хромосом и формируются множественные половые хромосомы (ZZww) (Dedukh et al., 2024; Spangenberg et al., 2024). Хорошо известно, что половые хромосомы играют важную роль в эволюции разных групп животных, включая ящериц, и множественные половые хромосомы в геноме самок могут затруднять их равное распределение в мейозе, контакт, спаривание, взаимодействия и (или) успешное расхождение, в результате может произойти мейотический драйв (Kupriyanova, Safronova, 2023). Следует напомнить, что половые хромосомы партеновидов *Darevskia* могут служить одним из факторов, препятствующим переходу межвидовых гибридов к однополости способу воспроизводства (Куприянова, 1997; Murphy et al., 2000; Куприянова, Даревский, 2008). Очевидно, что половые хромосомы партеновидов *Darevskia*, наряду с другими характеристиками генома, требуют дальнейшего детального изучения.

В заключение важно отметить, что главными результатами многолетних комплексных исследований партеногенетических видов из разных семейств ящериц были развитие и подтверждение концепции гибридогенного видообразования у позвоночных животных, выдвинутой в 1980 (Боркин, Даревский, 1980). В результате гибридизации разных двуполовых видов ящериц возникают новые диплоидные однополые виды, которые при последующих гибридизациях могут образовать триплоидные однополые виды. Значение гибридизации при этом состоит в быстрой изменчивости гибридного генома (как базы для отбора), значение однополости заключается в сохранении родительских геномов, фиксации появляющихся новых генных сочетаний (“de novo”) в геноме и в возможном возврате таких полиплоидных видов ящериц к обоеполости при последующих гибридизациях. Подтверждены также редкость успешной гибридизации и наличие ограничений, связанных с половыми хромосомами и структурой генома. Результаты современных исследований позволили дать новую оценку генетического разнообразия возникших однополых видов, улучшить понимание эволюции и пластичности их гибридных геномов и модификаций мейоза,

подчеркнуть значение стрессовых факторов в период возникновения однополых видов и определить дальнейшие направления исследований особенностей и закономерностей гибридогенного видообразования позвоночных животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность рецензентам за ценные замечания и коллегам за помощь на разных этапах работы, А.П. Рыскову и И.Н. Голубовской за консультации и поддержку, оказанную при подготовке рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках гостемы ZISP № 122031100282-2.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При составлении обзора автором использованы материалы работ, опубликованных ранее в официальной печати.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Конфликтов нет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.П., 1977. Партеогенез, андрогенез, полиплоидия. М.: Наука. 251 с.
- Астауров Б., Демин Ю., 1972. Партеогенез у птиц // Онтогенез. Т. 3. № 2. С. 123–143.
- Боркин Л., Даревский И., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. Т. 41. № 4. С. 485–500.
- Васильев В.П., 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука. 300 с.
- Гирнык А., Вергун А., Рысков А., 2023. Идентификация гибридных особей скальных ящериц *Darevskia armeniaca* x *Darevskia valentini* на основе микросателлитного генотипирования // Генетика. Т. 59. № 6. С. 723–727.
- Даревский И., 1958. Естественный партеогенез у некоторых подвидов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann // ДАН СССР. Т. 122. № 4. С. 730–732.
- Даревский И., Аззел Т., Куприянова Л., Даниелян Ф., 1973. Гибридные триплоидные самцы в симпатрических популяциях партеогенетических обоеполых видов скальных ящериц рода *Lacerta* // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т. 78. № 1. С. 48–56.
- Даревский И., Даниелян Ф., 1979. Изучение степени генетической однородности однополого вида скальной ящерицы (*Lacerta unisexualis* Darevsky) методом приживления кожного трансплантата // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 89. С. 65–70.
- Даревский И., Куликова В., 1964. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann в результате гибридизации между двуполыми и партеогенетическими формами этого вида // ДАН СССР. Т. 136. № 1. С. 202–205.
- Кайданов Л.З., 1996. Генетика популяций. М.: Высшая школа. 320 с.
- Куприянова Л., 1969. Кариологический анализ ящериц подрода *Archaeolacerta* // Цитология. Т. 11. № 7. С. 801–814.
- Куприянова Л., 1997. Некоторые цитогенетические закономерности сетчатого видообразования однополых видов ящериц (Reptilia, Lacertilia) других групп позвоночных животных // Цитология. Т. 39. № 12. С. 1089–1108.
- Куприянова Л., 1999. Генетическое разнообразие гибридных однополых видов и форм рода *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia): его возможные цитогенетические механизмы, цитогенетика мейоза природных полиплоидных форм // Цитология. Т. 41. № 12. С. 1038–1047.
- Куприянова Л., 2014. Концепция гибридогенного видообразования у позвоночных животных: комплексные исследования однополых видов рептилий // Труды Зоологического института РАН. Т. 318. № 4. С. 382–390. ISSN0206–0477.
- Куприянова Л., Даревский И., 2008. Концепция гибридогенного видообразования у позвоночных животных // в кн.: Тезисы докладов Международной конференции памяти В.С. Кирпичникова “Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб”. Санкт-Петербург, 10–12 сентября 2008 г. Тезисы докладов. ГосНИОРХ, Санкт-Петербург. С. 37–38.
- Куприянова Л., Сафронова Л., Сычева В., Даниелян Ф., Петросян В., 2021. Оогенез (профаза I мейоза) и митотические хромосомы партеогенетического вида *Darevskia armeniaca* (семейство Lacertidae) // Известия РАН. Т. 26. № 3. С. 241–248. doi:0.1134/S1062359021030080
- Чефрас Н.Б., 1969. Основные итоги цитогенетического анализа однополых и двуполых форм серебряного карася // Генетика, селекция и гибридизация рыб. М.: Наука. С. 85–97.
- Arakelyan M., Spangenberg V., Petrosyan V., Ryskov A., Kolomiets O., Galoyan E., 2023. Evolution of parthenogenetic reproduction in Caucasian rock lizards: a review // Curr. Zool. V. 69. № 2. P. 128–135. <https://doi.org/10.1093/cz/zoac036>
- Badaeva T., Malysheva D., Korchagin V., Ryskov A., 2008. Genetic variation and de novo mutations in the

- parthenogenetic Caucasian rock lizard *Darevskia unisexualis* // PLoS ONE. V. 3.e2730.
- Beninde J., Feldmeier S., Veith M., Hochkirch A., 2018. Admixture of hybrid swarms of native and introduced lizards in cities is determined by the cityscape structure and invasion history // Proc. R. Soc. B., Biol. Sci. V. 285. e20180143.
- Bezy R., Sites J.W., 1987. A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family Xantusiidae // Herpetologica. V. 43. P. 280–292.
- Carretero M., García-Muñoz E., Argaña E., Freitas S., Corti C., Arakelyan M., et al., 2018. Parthenogenetic *Darevskia* lizards mate frequently if they have the chance: a quantitative analysis of copulation marks in a sympatric zone // Journal of Natural History. V. 52. № 7–8. P. 405–413.
<https://doi.org/10.1080/00222933.2018.1435832>
- Cuellar O., 1971. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* // J. Morph. V. 133. № 2. P. 139–165. <http://doi.org/10.1002/jmor.1051330203>
- Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I., 2008. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // Amphibia–Reptilia. V. 29. № 4. P. 487–504.
<https://doi.org/10.1163/156853808786230424>
- Darevsky I., 1966. Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann // Journal of the Ohio Herpetological Society. V. 5. № 4. P. 115–152.
- Darevsky I., Kulikova V., 1961. Natürliche parthenogenese in der polymorphen gruppe der Kaukasischen Felseidechse *Lacerta saxicola* Eversmann // Zool. Jb. Abt. Syst. Bd. 89. P. 119–176.
- Darevskii I., Kupriyanova L., 1982. Rare males in parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely // Vertebr. Hung. V. 21. P. 69–75.
- Darevsky I., Kupriyanova L., Uzzell T., 1985. Parthenogenesis in Reptiles // in: Biology of the Reptilia. Gans C., Billett F. (eds). New York: Wiley and Sons. V. 15. P. 412–526.
- Darevsky I., Kupriyanova L., Danielyan F., 1986. New evidence of hybrid males of parthenogenetic lizards // Studies in Herpetology. Roček Z. (ed), Prague. P. 207–212.
- Dedukh D., Altmanová M., Klíma J., Kratochvíl L., 2022. Premeiotic endoreplication is essential for obligate parthenogenesis in geckos // Development. V. 149. № 7. dev200345. 384
<https://doi.org/10.1242/dev.200345>
- Dedukh D., Altmanová M., Petrosyan R., Arakelyan M., Galoyan E., Kratochvíl L., 2024. Premeiotic endoreplication is the mechanism of obligate parthenogenesis in rock lizards of the genus *Darevskia* // preprint: doi <https://doi.org/10.1101/2024.02.27.582286>
- Freitas S., Rocha S., Campos J., Ahmadzadeh F., Corti C., et al., 2016. Parthenogenesis through the ice ages: a biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*) // Mol. Phylogenet. V. 102. P. 117–127.
- Freitas S., Harris D., Sillero N., Arakelyan M., Butlin R., et al., 2019. The role of hybridization in the origin and evolutionary persistence of vertebrate parthenogens: a case study of *Darevskia* lizards // Heredity. (Edinb.). V. 123. P. 795–808.
<https://doi.org/10.1038/s41437-019-0256-5>
- Freitas S., Westram A., Schwander T., Arakelyan M., Ilgaz C., Kumlutas Y., et al., 2022. Parthenogenesis in *Darevskia* lizards: A rare outcome of common hybridization, not a common outcome of rare hybridization // Evolution. V. 76. № 5. P. 899–914.
doi:10.1111/evo.14462
- Fu J., Murphy R., Darevsky I., 1997. Toward the phylogeny of caucasian rock lizards: implications from mitochondrial DNA gene sequences (Reptilia: Lacertidae) // Zool. J. Linn. Soc. V. 120. P. 463–477.
- Fu J., MacCulloch R., Murphy R., Darevsky I., Kupriyanova L., et al., 1998. The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: an example of limited genetic polymorphism // J. Mol. Evol. V. 46. P. 127–130.
- Fujita M., Singhal S., Btunes T., Maldonado J., 2020. Evolutionary dynamics and consequences of parthenogenesis in vertebrates // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 51. P. 191–214.
- Galoyan E., Moskalenko V., Gabelaia M., Tarkhnishvili D., Spangenberg V. et al., 2020. Syntopy of two species of rock lizards (*Darevskia raddei* and *Darevskia portschinskii*) may not lead to hybridization between them // Zool. Anz. V. 288. P. 43–52.
- Girnyk A., Vergun A., Semyenova S., Guliaev A., Arakelyan M., Danielyan F., et al., 2018. Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* // BMC Genomics. V. 19. P. 979.
doi.org/10.1186/s12864-018-5359-5
- Kratochvíl L., Vukić J., Červenka J., Kubička L., Johnson Pokorná M., Kukačková D., et al., 2020. Mixed-sex offspring produced via cryptic parthenogenesis in a lizard // Mol. Ecol. V. 29. № 21. P. 4118–4127.
<https://doi.org/10.1111/mec.15617>
- Kupriyanova L., 1989. Cytogenetic evidence for genome interaction in lacertid hybrid species // in: Evolution and Ecology in Unisexual Vertebrate. Bull. NY State Museum, Albany. N.Y., USA. V. 466. P. 236–239.
- Kupriyanova L., 1990. Cytogenetic studies in lacertid lizards // in: E. Olmo (ed). Cytogenetics of Amphibian and Reptiles. Advances Life Sciences. Basel: Birkhauser Verlag. P. 241–245. ISBN3-7643-2358-2
- Kupriyanova L., 1992. Diversity in parthenogenetic lacertid lizards: cytogenetic studies // Proc. 6th Ord. Gen. Meet SHE. 19–23 August 1991. Budapest, Hungary. P. 273–279.

- Kupriyanova L., 2010. Cytogenetic and genetic trends in the evolution of unisexual lizards // Cytogen. Gen. Res. V. 127. № 2–4. P. 273–279.
https://doi.org/10.1159/000303325
- Kupriyanova L., Safronova L., 2023. A brief review of meiotic chromosomes in early spermatogenesis and oogenesis and mitotic chromosomes in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) with Multiple Sex Chromosome // Animals. V. 13. № 19. P. 1–10.
https://doi.org/10.3390/ani13010019
- Lowe C., Wright J., 1968. Chromosomes and karyotypes of *Cnemidophorus* teiid lizards // Mammalian Chromosomes Newsletter. № 22. P. 199–200.
- Lutes A., Neaves W., Baumann D., Wiegrabe W., Baumann P., 2010. Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards // Nature. V. 11. № 464. P. 283–286.
doi:10.1038/nature08818
- MacCulloch R., Murphy R., Kupriyanova L., Darevsky I., Danielyan F., 1995. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca* // Genome. V. 38. P. 1057–1060.
- Moritz C., Brown W., Densmore L., Wright J., Vyas D., Donnellan S., et al., 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae) // Bulletin of the New York State Museum. Albany. V. 466. P. 87–112.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I., Kupriyanova L., et al., 1992. The material ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // Genetica. V. 87. P. 53–62.
- Moritz C., Wright J.W., Brown C., 1992a. Mitochondrial DNA analysis and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: phylogenetic constraints on hybrid origins // Evolution. V. 46. P. 184–192.
- Murphy R., Darevsky I., MacCulloch R., Fu J., Kupriyanova L., 1996. Evolution of the bisexual species of Caucasian rock lizards: a phylogenetic evaluation of allozyme data // Russ. J. Herpetol. V. 3. № 1. P. 18–31.
- Murphy R., Darevsky I., Kupriyanova L., MacCulloch R., Fu J., 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // Zool. J. Linn. Soc. V. 130. № 4. P. 527–549.
https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb02200.x
- Newton A., Schnittker R., Yu Z., Munday S., Baumann D., Neaves W., et al., 2016. Widespread failure to complete meiosis does not impair fecundity in parthenogenetic whiptail lizards // Development. V. 143. № 3. P. 4486–4494.
https://doi.org/10.1242/dev.141283
- Pellegrino K., Rodrigues M., Yonenaga-Yassuda Y., 2003. Triploid karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) // Journal of Herpetology. V. 37. P. 197–199.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., et al., 2019. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling // Salamandra. V. 55. P. 173–190.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Kropachev I., Danielyan F., et al., 2020. New records and geographic distribution of the sympatric zones of unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia and adjacent territories // Biodivers Data J.V. 8. P. 1–46. e56030.
- Rovatsos M., Vukic' J., Mrugala A., Suwala C., Lymberakis P., Kratochvil L., 2019. Little evidence for switches to environmental sex determination and turnover of sex chromosomes in lacertid lizards // Sci. Reports. V. 9. P. 7832.
https://doi.org/10.1038/s41598-019-44192-5
- Ryskov A., 2008. Genetically unstable microsatellite containing loci and genome diversity in clonally reproduced unisexual vertebrates // in: K.W. Jeon (ed). International Review of Cell and Molecular Biology. USA: Academic Press. V. 270. P. 319–349.
- Ryskov A., Osipov F., Omelchenko A., Semenova S., Girnyk A., Korchagin A., et al., 2017. The origin of multiple clones in the parthenogenetic lizard species *Darevskia rosbekowi* // PLoS ONE. T. 12. № 9. e0185161
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Matveevsky S., Petrosyan R., et al., 2017. Reticulate evolution of the rock lizards: meiotic chromosome dynamics and spermatogenesis in diploid and triploid males of the genus *Darevskia* // Genes. V. 8. P. 149.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Cioffi M. d. B., Liehr T., Al-Rikabi A., Martynova E., et al., 2020. Cytogenetic mechanisms of unisexuality in rock lizards // Sci. Rep. V. 10. P. 8697.
doi:10.1038/s41598-020-65686-7
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Martirosyan I., Bogomazova A., Martynova E., et al., 2021. Meiotic synapsis of homeologous chromosomes and mismatch repair protein detection in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia unisexualis* // Mol. Reprod. Dev. V. 88. P. 119–127.
doi:10.1002/mrd.23450
- Spangenberg V., Arakelyan M., Simanovsky S., Dombrovskaya Y., Khachtryan E., Kolomiets O., 2024. Tendency towards clonality: deviations of meiosis in parthenogenetic Caucasian rock lizards // PREPRINT (Version 2) available at Research Square.
https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3936576/v2
- Suomalainen E., Saura A., Lokki J., 1987. Cytology and Evolution in Parthenogenesis. Florida: Boca Raton, CRC Press, Inc. 93 p.
- Tarkhnishvili D., Yanchukov A., Şahin M., Gabelaia M., Murtskhvaladze M., Candan K., et al., 2020. Genotypic

- similarities among the parthenogenetic *Darevskia* rock lizards with different hybrid origins // BMC Evol. Biol. V. 20. P. 122.
<https://doi.org/10.1186/s12862-020-01690-9>
- Trifonov V., Paolett A., Caputo Barucchi V., Kalinina T., O'Brien P.C.M., Ferguson-Smith M., Giovannotti M., 2015. Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae) // PLoS One. V. 10. P. 1–13.
 doi:10.1371/journal.pone.0132380
- Uzzell T., 1970. Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates // Am. Nat. V. 104. № 938. P. 433–445.
- Uzzell T., Darevsky I., 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications // Copeia. V. 2. P. 204–222.
- Vergun A., Martirosyan I., Semyenova S., Omelchenko A., Petrosyan V., Lazebny O., et al., 2014. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic caucasian rock lizard *Darevskia dahlia* // PLoS ONE. e91674. P. 1–9.
 doi:10.1371/journal.pone.0091674
- Vergun A., Girnyk A., Korchagin V., Semyenova S., Arakelyan M., Danielyan F., et al., 2020. Origin, clonal diversity, and evolution of the parthenogenetic lizard *Darevskia unisexualis* // BMC Genom. V. 21. P. 351.
<https://doi.org/10.1186/s12864-020-6759-x>
- White J., Cotreras N., 1982. Cytogenetics of parthenogenetic grasshopper *Warranaba virgo* and its bisexual relatives. VIII. Karyotypes and C-banding patterns in the clones of *W. virgo* // Cytogenetics Cell Genetics. V. 34. P. 168–177.
- Yanchukov A., Tarkhnishvili D., Erdolu M., Şahin M., Candan K., et al., 2022. Precise paternal ancestry of hybrid unisexual ZW lizards (genus *Darevskia*: Lacertidae: Squamata) revealed by Z-linked genomic markers // Biol. J. Linn. Soc. V. 20. P. 1–13. 136. Iss. 2. P. 293–305.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/black023>

HYBRIDOGENEOUS SPECIATION OF UNISEXUAL SPECIES AND HYBRID FORMS OF LIZARDS OF THE GENUS *DAREVSKIA*: A BRIEF REVIEW OF DAREVSKY'S PAPERS AND MODERN DATA

L. A. Kupriyanova*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: larissakup@zin.ru

Results of complex studies on unisexual and bisexual (parental) species, mainly of the genus *Darevskia*, have been generalized, including allozyme, mitochondrial (mt) DNA, nuclear microsatellite (ms) DNA analyses, combined with different molecular cytogenetic techniques, as well as in combination with environmental factors. Present complex research has confirmed the concept of hybridogeneous speciation of unisexual species of lizards elaborated in 1980 and based on three interrelated phenomena such as hybridization-unisexuality-polyploidy. At the same time, the selectivity (constraints) and rarity of successful hybridization are emphasized at present, these studies have confirmed 'paternal' and 'maternal' species of hybrid unisexual species, some phylogenetic constraints of successful hybridization, and the roles played by "specific genome properties" and sex chromosomes. The data obtained have extended our knowledge of the genetic diversity of hybrid unisexual species and the understanding of the evolutionary plasticity of hybrid genomes and meiosis modifications, emphasizing the roles played by suboptimal environmental factors during the origin of such species. Further experiments may provide promising information concerning regular trends in the hybridogeneous speciation of unisexual species from different groups of vertebrate animals.

Keywords: diversity, hybridization, modification of meiosis, speciation, unisexuality

HIGH HERPETOLOGICAL DIVERSITY IN THE CAUCASIAN ECOREGION: AN ANNOTATED LIST OF SPECIES INCLUDING COMMENTS ON BIOGEOGRAPHY AND CONSERVATION

© 2024 B. S. Tuniyev^{a,*}, N. B. Ananjeva^{b,**}

^a“Sochi National Park” Federal State Institution, Moskovskaya ul., 21, Sochi, 354000 Russia

^bZoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab., 1, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: btuniyev@mail.ru

**Corresponding author ** e-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru

Received October 05.2024

Revised October 09.2024

Accepted October 10.2024

A new annotated list of amphibian and reptile species in the Caucasian ecoregion is proposed, including comments on their biogeography and conservation. The updated list includes 128 species of amphibians and reptiles. 18 amphibian species belonging to two orders are known there; half of them (nine species) being endemic. The Caucasian ecoregion is inhabited by 110 reptile species: 5 species being turtles and tortoises, and 59 and 46 species representing lizards and snakes, respectively. Among them, 32 species (44 subspecies) are endemic to the ecoregion.

Keywords: amphibians, reptiles, diversity, endemism, Caucasus

DOI: 10.31857/S0044513424120038, **EDN:** thafvu

The Caucasus has always been one of the most alluring places for herpetologists. In spite of a long-term history of herpetological research in this unique region, many issues remain unclear ranging from taxonomic diversity, different views on taxonomic position and intraspecific structure of herps inhabiting the Caucasus.

Due to its geographical location, properties of landscapes and climates, and geological history of the formation the Caucasus Isthmus fauna has been characterized by exceptional high diversity of its flora and fauna. Recognition of this fact and obvious evidences of biodiversity loss have driven the Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF), an organization dedicated to promotion of global conservation in biodiversity-rich areas, to designate the Caucasus ecoregion in 2004. According to World Wide Fund for Nature (WWF), this region is among the world's 200 ecoregions containing biodiversity of global importance. As to CEPF (www.panda.org/caucasus/cepf), the Caucasus belongs to 25 biodiversity hotspots that are biologically most diverse, but also most vulnerable to environmental degradation (Zazanashvili et al., 2004). These 25 hotspots are selected on a basis of species diversity per unit of area: covering only 1.4% of the Earth's land, they accommodate about 44% of all species of vascular plants and 35% of all species in four terrestrial groups (Myers et al., 2000). Hence, the Caucasus has been globally perceived

as a problematic ecoregion with unique flora and fauna which is inhabited by rare, relict and endemic species and which has a global importance for preservation of our planet's biological diversity.

The Caucasus ecoregion, historically considered as the isthmus between the Black Sea, Sea of Azov and the Caspian Sea, covers an area of 580,000 km² and comprises Abkhazia, Armenia, Azerbaijan, Georgia, Caucasian part of the Russian Federation, South Ossetia, northeastern Turkey and northwestern Iran (Fig. 1). To reflect the fullness of biodiversity, five priority areas (*corridors*) were identified. They serve as home to the majority of threatened species and their relatively preserved distribution areas (Fig. 2). These are the corridors of the Greater Caucasus Ridge, western and eastern corridors of the Lesser Caucasus, Caspian and Hyrcanian corridors. The governments of all countries of the Caucasus ecoregion have joined important international conventions to reinforce their efforts in biodiversity conservation.

Research and progress of environmental strategies and priorities in the Caucasus require current knowledge of taxonomic and ecological diversity of animal species and understanding of trends in range structure of these species.



Fig. 1. The map of the Caucasus ecoregion.

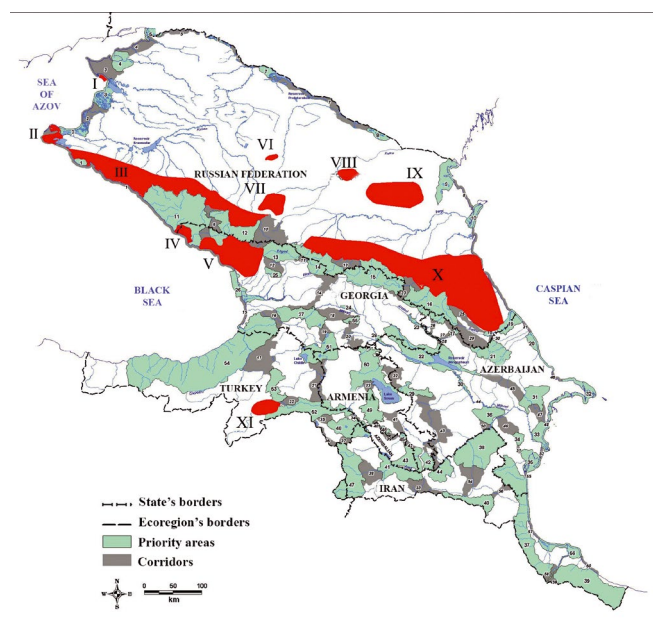


Fig. 2. The regions of conservation priority and their corridors in the Caucasus ecoregion with our modifications highlighted in red (from Tuniyev et al., 2019).

In the first ecoregion conservation plan for the Caucasus (Williams et al., 2006), there were mentioned 77 species of reptiles in the Caucasus with 28 endemics among them and 14 species of amphibians with 4 endemic species. In 2010, the Caucasus Biodiversity Council (CBC) and WWF proposed revising the ecoregion conservation plan. Since then, the herpetofauna of

Ecoregion has undergone a number of major changes due new finds of species, description of new species and subspecies, progress of molecular-research and observations in poorly visited areas (mainly high-mountains). That is why, the main task is to support and contribute to the concluding steps of the ECP 2012 revision process through compilation and structuring updated information on Reptiles and Amphibians of the Caucasus ecoregion. The Caucasus has been characterized by an extreme high diversity of vipers *Vipera* sensu lato (19 of approximately 40 species in the world fauna), the *Pelias* species (14 of 22 known species) as well as the rock lizards (*Darevskia* spp.) (27 of 41 species). Many of these species occupy total ranges of only a few thousand square kilometres. Discovering of the high level of diversity of shield-head vipers in the Caucasus ecoregion is essential to establish the conservation status of rare narrow spread species, the vast majority of whom are included in the IUCN Red List of Threatened species (2024). The lizards of the genus *Darevskia* from the Lacertidae family demonstrate particular diversity. In other words, this area plays a key role in the conservation of the variety of species of shield-head vipers and lacertid lizards (Tuniyev, 2016).

Therefore, we provide the update full list of herpetofauna of the Caucasian ecoregion on the base of literature sources, databases and own results of study of the Caucasian herpetofauna. The taxonomic and nomenclature changes and additions follow recent literature sources and databases (Frost, 2024; Uetz et al., 2024; IUCN Red List of Threatened species, 2024) with some modifications. Knowledge about biodiversity remains inadequate because most species living on Earth were still not formally described (the Linnean shortfall) and because geographical distributions of most species are poorly understood and usually contain many gaps (the Wallacean shortfall) (Bini et al., 2006; Hortal et al., 2015).

We did not set the goal of listing all the synonymy in the taxonomy of amphibians and reptiles of the Caucasus ecoregion, as well as a detailed discussion of the existing different and sometimes controversial views on the status of different species/subspecies. At the same time, on the base of current data and own research of this region for many decades, we offer our opinion on the composition and distribution of herpetofauna in the Caucasus ecoregion with comments on taxonomic and conservation status of included taxa. Type territories indicated for endemics of the Caucasus only given in the tables 1–4. In these tables, we marked with an asterisk those species which status is under discussion and a revision of their status is possible. For the conservation purposes many forms under consideration are included in the Red Data lists including the IUCN Red List of Threatened species (2024), and accessed a certain conservation status

AMPHIBIANS AND REPTILES DIVERSITY

Amphibians. During the last decades, several forms of amphibians were described from the Caucasus ecoregion, such as *Bufo verrucosissimus tertyshnikovii* Kidov, 2009 from Stavropol Highland (Russia); *Bufo eichwaldi* Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008 and *Hyla orientalis gumilevskii* Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008 from Talysh Mountains (Azerbaijan). Genus's names' changes took place in salamanders (from *Triturus* Rafinesque, 1815 (part) to *Lissotriton* Bell, 1839 and *Ommatotriton* Gray, 1850, from *Batrachuperus* Boulenger, 1878 and *Iranodon* Dubois and Raffaelli, 2012 to *Paradactylodon* Risch, 1984, Green Frogs (from *Rana* Linnaeus, 1758 to *Pelophylax* Fitzinger, 1843) and in Green Toads (from *Bufo* Garsault, 1764 to *Bufotes* Rafinesque, 1815). Taxonomic status was changed for Shelkownikow's treefrog to *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890; taxonomic position risen up with changes of genus names at Banded Newt – *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846) and Lantz's Smooth Newt – *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914). Taxonomic status of Karelín's Crested Newt – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) was changed to species level. Beside, Persian Mountain Salamander – *Iranodon persicus* (Eiselt et Steiner, 1970) was absent in List of the Caucasus ecoregion species (Zazanashvili, 2009). Only 40 years after the changes in status to the species level of *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) (Orlova, Tuniyev, 1989), the species status was recognized as valid based on the results of molecular genetic studies (Özdemir et al., 2020). The species status of *Mertensiella djanaschvilii* (Tartarashvili et Bakradze, 1989) (Frost, 2024), was not immediately recognized. The problems of species diversity in the genera *Bufotes* Rafinesque, 1815 and *Pelophylax* Fitzinger, 1843 remains open.

As for 1 July 2024 there are known 18 amphibian species belonging to the two orders. The order Caudata in the Caucasian ecoregion includes two families: Hynobiidae with one genus *Paradactylodon* (one species) and Salamandridae with four genera: *Mertensiella* (two species), *Triturus* (one species), *Ommatotriton* (one species), and *Lissotriton* (one species). The order Anura is represented with five families: Bombinatoridae with one genus *Bombina* (one species); Bufonidae with two genera *Bufo* (two species) and *Bufotes* (one species); Hylidae with one genus *Hyla* (two species); Pelobatidae with one genus *Pelobates* (two species); Pelodytidae with one genus *Pelodytes* (one species); Ranidae with two genera *Pelophylax* (one species) and *Rana* (two species). The half (nine species) of these amphibians are endemics (Table 1, Fig. 3–6). The Caucasian Salamander (*Mertensiella caucasica*) and Djanashvili's Salamander (*Mertensiella djanaschvilii*) are found in the western part of Lesser Caucasus in Georgia and in Pontic Ridge in Turkey only with slightly irradiations beyond of ecoregion. Persian Salamander (*Paradactylodon persicus*)



Fig. 3. Endemic Caudata Amphibians: 1 – *Lissotriton lantzi*, 2 – *Paradactylodon persicus*, 3 – *Mertensiella caucasica*, 4 – *Mertensiella djanaschvilii*.



Fig. 4. Distribution of *Ommatotriton ophryticus*.

occurs in Hyrcanian forests of the Alborz Mountains in Iran. Banded Newt (*Ommatotriton ophryticus*) and Lantz's Smooth Newt (*Lissotriton lantzi*) are distributed mainly in western half of ecoregion. Caucasian Parsley Frog (*Pelodytes caucasicus*) and Colchis Toad (*Bufo verrucosissimus*) live in mountain forests of the Western Caucasus with a limited reach to Central Transcaucasus and separately on uppermost part of Stavropol Upland. Hyrcanian Toad (*Bufo eichwaldi*) is endemic of Hyrcanian forests in the Talysh and Alborz Mountains. Five species were included in the IUCN Red List in categories NT (Table 1); four amphibian species still not assessed.

Reptiles. Previously 77 species of reptiles were registered in the Caucasus (Williams et al., 2006). The

Table 1. List of amphibian species of the Caucasian ecoregion

№	Species / subspecies		Status of endemism; distribution in the Caucasian ecoregion; comments	Conservation IUCN status
	Common name	Latin name		
CLASS AMPHIBIA De Blainville, 1816				
ORDER CAUDATA Scopoli, 1777 (URODELA Duméril, 1806)				
FAMILY ASIATIC SALAMANDERS – HYNOBIIIDAE Cope, 1859				
Genus Mountain Salamanders or Middle Eastern Stream Salamanders – <i>Paradactylodon</i> Risch, 1984				
1	Persian Salamander	<i>Paradactylodon persicus</i> (Ei- selt et Steiner, 1970)	Endemic of Hyrcanian forests of the Alborz mountains in Iran (Gilan, Golestan, Ardabil, and Mazandaran provinces); record in Azerbaijan was not conformed. Type locality: Talysh Mountains near Assalem, Ghilan Province, Iran, small creek, about 800 meters elevation.	NT
Family true salamanders and newts – Salamandridae Goldfuss, 1820				
Genus Caucasian Salamanders – <i>Mertensiella</i> Wolterstorff, 1925				
2	Caucasian Salamander	<i>Mertensiella caucasica</i> (Waga, 1876)	Endemic of western part of Lesser Caucasus and northeast Turkey from east of Giresun Province to Borzhomi in the Lesser Caucasus Mountains of southern Georgia, 400–2800 m elevation. Type locality: Zekari Mountain Pass between river Kura and Rioni, Georgia.	NT
3	Djanashvili's Salamander	<i>Mertensiella djanashvilii</i> (Tartarashvili et Bakradze, 1989)	Endemic of southwestern Georgia (Adjaria); northeastern Turkey (Murgul, vicinity of Arhavi and Artvin). Type locality: Mtirala Mountain, environs of Batumi City, Adjaria, Georgia.	No status in IUCN Red List
Genus Alpine Newts – <i>Triturus</i> Rafinesque, 1815				
4	Karelin's Crested Newt	<i>Triturus karelinii</i> (Strauch, 1870)	Extreme southern Russia east of the Azov Sea and the western (Krasnodar Territory, Adygea Republic, Stavropol Territory) and eastern (Dagestan Republic) periphery of the Caucasus Range; north-eastern Turkey; Abkhazia Republic; Georgia; North Iran (Mazandaran, Golestan, Gilan, East Azerbaijan, and West Azerbaijan provinces) along the southern coast of the Caspian Sea; north-west and south-east Azerbaijan; possibly in South Ossetia Republic. Type locality: southern shore of the Caspian Sea in Persia (= Iran).	LC
Genus Banded Newts – <i>Ommatotriton</i> Gray, 1850				
5	Banded Newt	<i>Ommatotriton ophryticus</i> (Berthold, 1846)	Endemic. Russia: Krasnodar Territory, Republics of Karachay-Cherkessia and Adygea, northeastern Turkey; Abkhazia Republic; Georgia; northern Armenia; South Ossetia Republic; possibly in the extreme western Azerbaijan. Records in Stavropol Territory belong to introduced animals. Type locality: near Tiflis (= Tbilisi), Georgia.	NT
Genus Smooth Newts – <i>Lissotriton</i> Bell, 1839				
6	Lantz's Smooth Newt	<i>Lissotriton lantzi</i> (Wolterstorff, 1914)	Endemic. Russia: Krasnodar Territory, Stavropol Territory, Republics of Dagestan, Chechen, Ingushetia, North Ossetia-Alania, Karachay-Cherkessia, Adygea; Georgia; northern Armenia; extreme northeastern Turkey; Abkhazia Republic; South Ossetia Republic. Origin and current state of population from southeastern Azerbaijan is doubtful. Type localities: “Novorossiysk, Borjan (Boshan)”, “Poti”, and “Borjom (Borshom)”, northwestern section of Caucasus Mountains, Georgia.	No status in IUCN Red List

Table 1. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism; distribution in the Caucasian ecoregion; comments	Conservation IUCN status
	Common name	Latin name		
ORDER ANURA Fischer-Waldheim, 1813				
FAMILY FIREBELLY TOADS – BOMBINATORIDAE Gray, 1825				
Genus Fire-Bellied Toad – <i>Bombina</i> Oken, 1816				
7	Fire-bellied Toad	<i>Bombina bombina</i> Linnaeus, 1761	Western and Central Ciscaucasia (from Taman Peninsula to Stavropol Territory, Russia).	LC
Family TRUE TOADS – BUFONIDAE Goldfuss, 1820				
Genus True Toads – <i>Bufo</i> Garsault, 1764				
8	Hyrcanian Toad	<i>Bufo eichwaldi</i> Litvinchuk, Borkin, Skorinov et Rosanov, 2008	Endemic of Hyrcanian forests. Southeastern Azerbaijan in the Talysh Mountains and extending into the Talysh and Alborz mountains of northern Iran (reported for Golestan, Mazandaran, and Gilan provinces and probably to be found in Ardabil Province). Type locality: “near an office of the Girkansky Nature Reserve in Azfilial (vicinity of Avrora village), 38°39' N48°48' E, Lenkoran District, Azerbaijan”.	No status in IUCN Red List
9	Colchis Toad	<i>Bufo verrucosissimus</i> (Pallas, 1814):	Endemic. Russia: Krasnodar Territory, Stavropol Territory, including isolated population on Strizhament Mountain (Stavropol Highland) and forests in the middle part of Kuban River Valley from stanitsa Barsukovskaya (Stavropol Territory) to stanitsa Uspenskaya (Krasnodar Territory); Republics of Karachay-Cherkessia, Adygea; Georgia; north-western Azerbaijan; northeastern Turkey; Abkhazia Republic; South Ossetia Republic. Further research required to confirm the distribution along the southern coastal region of Turkey from eastern Antalya Province and the presence of isolated populations in western coastal Syria and Lebanon, due to lack of biogeographically basis.	NT
9a		<i>Bufo verrucosissimus verrucosissimus</i> (Pallas, 1814)	Endemic subspecies of Colchis and south slope of Grater Caucasus. Type locality: Colchis at the Black Sea shore of the Caucasus.	
9b	North-West Caucasus Toad	<i>Bufo verrucosissimus circassicus</i> Orlova et Tuniyev, 1989	Endemic subspecies of North-West Caucasus.	
9c	Stavropol Highland Toad	<i>Bufo verrucosissimus tertyshnikovi</i> Kidov, 2009	Type locality: Krepostnaya Stanitsa (settlement), 40 km from Krasnodar, Krasnodar Territory, Russia. Endemic subspecies of Stavropol Highland and probably forests in the middle part of Kuban River Valley.	
9d	Turow's Toad	<i>Bufo verrucosissimus turowi</i> Krasovsky, 1933)	Type locality: Novokaterinovskaya stanitsa (settlement), Shpakovskiy District, Stavropol Territory, Russia. Endemic subspecies of northwestern slope of Grater Caucasus. Type locality: Chernorechye cordon of Caucasian State Biosphere reserve near confluence of Urushten River and Malaya Laba River, Krasnodar Territory, Russia.	
Genus Eurasian or Palearctic Green Toads – <i>Bufo</i> es Rafinesque, 1815				
10	Green Toad	<i>Bufo</i> es viridis (Laurenti, 1768)	Entire Caucasian Isthmus.	LC
FAMILY TREE FROGS – HYLIDAE Rafinesque, 1815				
Genus Holarctic Treefrogs – <i>Hyla</i> Laurenti, 1768				
11	Eastern Treefrog	<i>Hyla orientalis</i> Bedriaga:	Almost entire Caucasian isthmus (except east semideserts of Azerbaijan); disjunctly in the Talysh Mountains of Iran (Gilan, Mazandaran and Golestan provinces).	No status in IUCN Red List

Table 1. End

№	Species / subspecies		Status of endemism; distribution in the Caucasian ecoregion; comments	Conservation IUCN status
	Common name	Latin name		
11a		<i>Hyla orientalis orientalis</i> Bedriaga, 1890	All mentioned above area, except Talysh and Alborz mountains.	
11b	Hyrceanian Treefrog	<i>Hyla orientalis gumilevskii</i> Litvinchuk, Borkin, Skorin- ov et Rosanov, 2008	Endemic subspecies of Hyrcanian forests. South-east Azerbaijan; Caspian Iran. Type locality: Lenkoranka River, about 38°44' N48°51' E, Lenkoran District, southeastern Azerbaijan.	
12	Yellow-lemon Treefrog	<i>Hyla savignyi</i> Audouin, 1812	Eastern Turkey; western Iran; Armenia; southern Georgia; isolated population in Abkhazia Republic; south Azerbaijan.	LC
FAMILY SPADEFOOTS OR SPADEFOOT TOADS – PELOBATIDAE Bonaparte, 1850				
Genus European Spadefoot Toads – <i>Pelobates</i> Wagler, 1830				
13	Common Spadefoot	<i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	The Caucasian ecoregion – Ciscaucasia (Russia): Krasnodar Territory, Stavropol Territory, Republics of Dagestan, Chechen, Ingushetia, North Ossetia-Alania, Adygea.	LC
14	Eastern Spadefoot	<i>Pelobates syriacus</i> Boettger, 1889	Northeastern Turkey; sporadically on the southern slopes of the Caucasus, from East Georgia to Azerbaijan; Armenia; Russia (south Dagestan); Iran (Golestan).	LC
FAMILY PARSLEY FROGS – PELODYTIDAE Bonaparte, 1850				
Genus Parsley Frogs – <i>Pelodytes</i> Bonaparte, 1838				
15	Caucasian Parsley Frog	<i>Pelodytes caucasicus</i> Boulenger, 1896	Endemic of the West Caucasus and south slope of Grater Caucasus. Russia (Krasnodar Territory, Adygea Republic); Abkhazia Republic; South Ossetia Republic; Georgia (except semiarid areas); extreme north-western Azerbaijan; northeastern Turkey (from Trabzon province to the east). Type locality: Lomis-Mta Mountain, vicinity of Borjomi Town, Lesser Caucasus, Georgia.	NT
FAMILY TRUE FROGS – RANIDAE Rafinesque, 1814				
Genus Green or Water Frogs – <i>Pelophylax</i> Fitzinger, 1843				
16	Lake, or Marsh Frog	<i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771)	Almost entire Caucasian ecoregion.	LC
Genus Holarctic True Frogs, Pond Frogs or Brown Frogs – <i>Rana</i> Linnaeus, 1758				
17	Caucasian Brown Frog	<i>Rana macrocnemis</i> Boulenger, 1885	Almost entire mountainous territory of the Caucasian ecoregion, except plain area of Ciscaucasia, arid regions of Kura-Araxian Lowland and high mountain belts up from 3200 m: Russia; Georgia; Armenia; Azerbaijan; Abkhazia Republic; South Ossetia Republic; north-western Iran; northeastern Turkey.	LC
18	Hyrceanian Wood Frog	<i>Rana pseudodalmatina</i> Eiselt and Schmidtler, 1971	Endemic of Hyrcanian forests. Southwestern and southern margin of the Caspian Sea in Iran; southeastern Azerbaijan (districts of Astara, Lenkoran, Lerik, Masally, Yardymly and Jalilabad). Type locality: Weyser (SW Chalus = Tschalus), 1150 m a.s.l, Mazanderan Province”, Iran.	LC



Fig. 5. Endemic Toads of the Caucasus ecoregion: 1a – *Bufo verrucosissimus circassicus*, 1b – *B. v. turowi*, 1c – *B. v. tertyshnikovii*, 1d – *B. v. verrucosissimus*, 2 – *B. eichwaldi*.



Fig. 6. Distribution of *Pelodytes caucasicus*.

update list includes 110 species: 5 species of the turtles and tortoises, 59 species of lizards and 46 species of snakes (Table 2–4). Among them 32 species (44 subspecies) are endemic to the ecoregion.

The members of four families present the Caucasian fauna of the turtles and tortoises. They are Emydidae with two genera *Emys* Dumeril, 1806 (one species with four subspecies); *Trachemys* Agassiz, 1857 (one introduced species); Geoemydidae with one genus *Mauremys* Gray, 1869 (one species); Cheloniidae with one genus *Chelonia* Brongniart, 1800 (one species) and Testudiniidae with one genus *Testudo* Linnaeus, 1758 (one species with four subspecies). Three species were included in the IUCN Red List in categories from NT to EN; one species (*Mauremys caspica*) still not assessed (Table 2).

A confusing situation arose around subspecies structure of *Emys orbicularis* and *Testudo graeca*. Eichwald described *Emys orbicularis iberica* from Astrakhan. There, according to modern concepts, lives the nominative subspecies. Animals from southern Dagestan and Transcaucasia were described as subspecies *E. o. kurae* Fritz, 1994. Later *E. o. kurae* was transferred to the list of synonyms (Uetz et al., 2024). However, we considered it possible to apply this name to turtles of this sector of the Caucasus ecoregion. It is important to note that the intraspecific taxonomy of *Emys orbicularis* and *Testudo graeca* remains controversial, also to the point of denying the validity of *Testudo graeca nikolskii* Ckhikvadze et Tuniyev, 1986 and synonymizing it with *Testudo graeca iberica* Pallas, 1814 (Türkozan et al., 2021).

The Caucasian saurofauna (Table 3) is characterized by high taxonomic diversity and is presented by the members of five families. They are: Agamidae with three genera, *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva et Bohme, 2012 (one species), *Trapelus* Cuvier, 1817 (two species) and *Phrynocephalus* Kaup, 1825 (four species); Gekkonidae with three genera *Mediodactylus* Szczerbak et Golubev, 1977 (one species), *Hemidactylus* Goldfuss, 1820 (one introduced species) and *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev, 1984 (one species); Anguidae with two genera *Anguis* Linnaeus, 1758 and *Pseudopus* Merrem, 1820, with one species each; Scincidae with three genera: *Ablepharus* Fitzinger in Eversmann, 1823 (three species), *Eumeces* Wiegmann, 1834 (one species) and *Heremites* Gray, 1845 (one species). The most taxonomically (42 species) and phylogenetically diverse is Lacertidae (Bonaparte, 1831) family. It is presented by eight genera: *Darevskia* Arribas, 1997 (29 species), *Iranolacerta* Arnold, Arribas et Carranza, 2007 (one species), *Eremias* Wiegmann, 1834 (five species), *Lacerta* Linnaeus, 1758 (three species), *Ophisops* Menetries, 1832 (one species), *Parvilacerta* Harris, Arnold et Thomas, 1998 (one species), *Phoenicolacerta* Arnold, Arribas et Carranza, 2007 (one introduced species) and *Podarcis* Wagler, 1830 (one introduced species) (Table 3). According to the First Ecoregion Conservation Plan for the Caucasus (Williams et al., 2006), that time from the known 26 species of genus *Darevskia* in the world, 25 species were noted in the Caucasus, with 23 endemics of ecoregion. The next Ecoregion Conservation Plan for the Caucasus mentioned 21 bisexual species (36 subspecies) and four parthenogenetic species (Tuniyev et al., 2020). The Caucasian Ecoregion is one of the main centre of taxonomical diversity of rock lizards from genus *Darevskia*. The present upgraded list includes 24 bisexual species (40 subspecies) within Caucasus ecoregion from the known 31 bisexual species (54 subspecies) in the world and 5 parthenogenetic species of seven in the world fauna (Table 3). In recent decades, several species and subspecies have been described in the Caucasus ecoregion, including *Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999), *D.*

Table 2. List of turtles and tortoises species of the Caucasian ecoregion

№	Species / subspecies		Status of endemism; distribution in the Caucasian ecoregion; comments	Conservation status
	Common name	Latin name		
Order TURTLES and TORTOISES – Testudines Batsch, 1788				
FAMILY AMERICAN FRESH WATER TURTLES – Emydidae Rafinesque, 1815				
Genus European Pond Turtles – <i>Emys</i> Dumeril, 1806				
1	European Pond Turtle, or Swamp Turtle	<i>Emys orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)	Russia: Ciscaucasia and West Caucasus (Krasnodar Territory, except extreme south-east Black Sea coast in Sochi City, Stavropol Territory, Adygea Republic, Chechen Republic and Dagestan Republic, except south Dagestan); Azerbaijan, Georgia, Armenia, South Ossetia Republic; Abkhazia Republic; Turkey, Iran.	NT
1a		<i>Emys orbicularis orbicularis</i> (Linnaeus, 1758)		NT
1b	Colchis Pond Turtle	<i>Emys orbicularis colchica</i> Fritz, 1994	Endemic subspecies of Colchis: Russia (extreme southeast Black Sea coast in Krasnodar Territory); Republic of Abkhazia; West Georgia; northeastern coastal Turkey. Type locality: Batumi City, Georgia (Adjara).	In Red Data Book of Russia – CR A4ab-cde; B1ab(i, ii, iii, iv, v)
1c	Westcaspiian Pond Turtle	* <i>Emys orbicularis kurae</i> Fritz, 1994 (<i>E. o. iberica</i> Eichwald, 1831)	Endemic subspecies of East Transcaucasia: Russia (south Dagestan); South Ossetia Republic; East Georgia, northernmost and south Armenia, Azerbaijan (except Lenkoran Lowland and Talysh). Type locality: Bank (Bank Promisl) an der Kura–Mundung, Aserbaidshan.	NT
1d	Persian Pond Turtle	<i>Emys orbicularis persica</i> Eichwald, 1831	Endemic subspecies of Hyrcania: southeast Azerbaijan (Lenkoran Lowland and Talysh); Caspian region of Iran. Type locality: Mazandaran, Iran.	
Genus Pond Sliders – <i>Trachemys</i> Agassiz, 1857				
2	Red-eared Slider or Red-eared Terrapin	<i>Trachemys scripta elegans</i> (Wied-Neuwied, 1839)	Introduced in Russia: Krasnodar Territory (vicinity of Sochi City), Stavropol Territory (vicinity of Mineralnye Vody City), Dagestan Republic (Tarumovsky District); introduced in coastal Abkhazia Republic.	LC
FAMILY ASIAN FRESH WATER TURTLES – GEOEMYDIDAE Theobald, 1868				
Genus Eurasian Fresh Water Turtles – <i>Mauremys</i> Gray, 1869				
3	Caspian Turtle	<i>Mauremys caspica</i> (Gmelin, 1774)	Russia (south Dagestan); East Georgia; Azerbaijan; south Armenia; Turkey; Iran.	This species has not yet been assessed for the IUCN Red List
FAMILY Cheloniid sea turtles – Cheloniidae Oppel, 1811				
Genus Green Sea Turtles – <i>Chelonia</i> Brongniart, 1800				
4	Green Seaturtle	<i>Chelonia mydas</i> (Linnaeus, 1758)	Twice found on seashore of Abkhazia (in 2010 and in 2016)..	EN A2bd
FAMILY LAND TORTOISES – Testudinidae Batsch, 1788				
Genus Mediterranean Tortoises – <i>Testudo</i> Linnaeus, 1758				
5	Mediterranean Spur-thighed Tortoise	<i>Testudo graeca</i> Linnaeus, 1758	Russia: Krasnodar Territory, Dagestan; Abkhazia Republic; Armenia; Azerbaijan; Georgia; northwest Iran; northeastern Turkey.	VU A1cd

Table 2. End

№	Species / subspecies		Status of endemism; distribution in the Caucasian ecoregion; comments	Conservation status
	Common name	Latin name		
5a	Armenian Spur-thighed Tortoise	<i>Testudo graeca armeniaca</i> Ckhikvadze et Bakradze, 1991	Endemic subspecies of South Transcaucasia: Arax River Valley: south Armenia; Northeast Turkey; Azerbaijan (Nakhichevan). Type locality: Megri Town, South Armenia.	VU A1cd
5b	Georgian Spur-thighed Tortoise	<i>Testudo graeca iberica</i> Pallas, 1814	Endemic subspecies of East Transcaucasia: East Georgia; Azerbaijan (except Nakhichevan); northernmost Armenia. Type locality: Tbilisi City, Georgia.	VU A1cd
5c	Nikolsky's Spur-thighed Tortoise	<i>Testudo graeca nikolskii</i> Ckhikvadze et Tuniyev, 1986	Endemic subspecies of north Caucasian Black Sea coast: Russia (Krasnodar Territory); Abkhazia Republic (Myussera Highland). Type locality: Nebug Settlement, Tuapse District, Krasnodar Territory, Russia. Endemic subspecies of East Ciscaucasia: Russia (Daghestan).	CR A1abcde+2bcde In Red Data Book of Russia EN A3bcd
5d	Pallas's Spur-thighed Tortoise	<i>Testudo graeca pallasi</i> Ckhikvadze et Bakradze, 2002	Type locality: vicinity of Gilyary-Dag Settlement, Dagestan.	VU A1cd In Red Data Book of Russia – EN A3bcd

Table 3. List of lizard species of the Caucasian ecoregion

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
ORDER SQUAMATES – SQUAMATA Oppel, 1811 INFRAORDER LIZARDS – SAURIA McCarthney, 1822 FAMILY AGAMAS, or AGAMIDS – AGAMIDAE Spix, 1825 Genus Asian Rock Agamas – <i>Paralaudakia</i> Baig, Wagner, Ananjeva et Bohme, 2012				
1	Caucasian Agama	<i>Paralaudakia caucasica</i> (Eichwald, 1831)	Russia: mountain Dagestan Republic; eastern Georgia; Armenia; Azerbaijan (except Northwestern part); northern Iran, northern Turkey. Type locality: Tiflis (= Tbilisi, Republic of Georgia) and Baku (Azerbaijan).	LC
Genus Plain Agamas – <i>Trapelus</i> Cuvier, 1817				
2	Horny-scaled Agama	<i>Trapelus ruderatus</i> (Olivier, 1804)	Iran; south Azerbaijan (Jebrazil, Zangelan).	LC
3	Steppe Agama	<i>Trapelus sanguinolentus</i> (Pallas, 1814) <i>Trapelus sanguinolentus sanguinolentus</i> (Pallas, 1814)	Endemic subspecies of Russian East Ciscaucasia. (Nogay Steppe in Dagestan Republic, Stavropol Territory and Chechen Republic). During last decades, it is extinct in majority of localities. Type locality: Russia, Kum-Ankatar in Terek River valley.	LC
Genus Toad-headed Agamas, or Toad Agamas – <i>Phrynocephalus</i> Kaup, 1825				
4	Spotted Toad-Headed Agama	<i>Phrynocephalus guttatus</i> (Gmelin, 1789)	Russia: East Ciscaucasia, Nogay Steppe in Dagestan Republic, Stavropol Territory and Chechen Republic.	LC

Table 3. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
5	Transcaucasian Toad Headed Agama	<i>Phrynocephalus horvathi</i> Mehely, 1894	Endemic of the Caucasus: middle Arax River valley; south Armenia (Gorovan sands), northern Turkey (Aralykh sands). It is extinct in several localities in Armenia. Type locality: Turkey, Vilayet Agri, Aralykh sands.	CR A2c
6	Dagestan Toad –Headed Agama	<i>Phrynocephalus mystaceus</i> (Pallas, 1776)	North Iran, Russia: Dagestan Republic (Sary-Kum sand dune and Nogay Steppe), Chechen Republic, Stavropol Territory (Nogay Steppe). During last decades, it is extinct in majority of localities in Nogay Steppe.	LC
7	Persian Toad Agama Persian Toad-headed Agama	<i>Phrynocephalus persicus</i> De Filippi, 1863	According to the latest data (The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2023–1) an isolated population presents in south <i>Azerbaijan</i> (Zuvand).	VU A2c
FAMILY GECKOS – GEKKONIDAE Gray, 1825				
Genus Mediterranean Thin-toed Geckos – <i>Mediodactylus</i> Szczerbak et Golubev, 1977				
8	Mediterranean Thin-toed Gecko, or Kotschy's Gecko Colchis Thin-toed Gecko	<i>Mediodactylus kotschy</i> (Steindachner, 1870) <i>Mediodactylus kotschy</i> <i>colchicus</i> (Nikolsky, 1902)	North-east Turkey.	LC
Genus <i>Hemidactylus</i> Goldfuss, 1820				
9	Mediterranean House Gecko, Turkish Gecko	<i>Hemidactylus turcicus</i> (Linnaeus, 1758)	Introduced population presents in Russia (Sochi City).	LC
Genus Bent-Toed Gecko – <i>Tenuidactylus</i> Szczerbak et Golubev, 1984				
10a	Caspian Bent-Toed Gecko, or Caspian Thin-Toed Gecko	<i>Tenuidactylus caspius</i> (Eichwald, 1831)	Eastern Georgia; Abkhazia (introduced in Sukhum); south Armenia; north-eastern Turkey; north-west Iran; Russia (Dagestan Republic – introduced; Krasnodar Territory – Sochi City in Black Sea coast – introduced). Probably, native populations present in south Armenia and south Azerbaijan. Type locality: Baku, Azerbaijan.	LC
10b	Wulf Bent-Toed Gecko	<i>Tenuidactylus caspius insularis</i> (Akhmedov et Szczerbak, 1978)	Endemic subspecies of Wulf Island. Only in type locality. Type locality: Wulf Island, Azerbaijan.	
FAMILY ANGUIDS, or LATERAL-FOLD LIZARDS – ANGUIDAE Gray, 1825				
Genus Slow Worms – <i>Anguis</i> Linnaeus, 1758				
11	Colehis Glass Lizard	<i>Anguis colchica</i> (Nordmann, 1840)	Russia: Krasnodar Territory, Stavropol Territory, Republics of Dagestan, Chechen, Ingushetia, North Ossetia-Alania, Kabardino-Balkaria, Karachay-Cherkessia, Adygea; Abkhazia; South Ossetia; Georgia; northern Armenia, northeastern Turkey; northern Iran; southeastern and northern <i>Azerbaijan</i> . Type locality: Kuban region (SW Russia) and Mingrelia (Western Republic of Georgia).	No status in IUCN Red List
Genus Armour Glass Lizards – <i>Pseudopus</i> Merrem, 1820				
12	Zheltopusik	<i>Pseudopus apodus</i> (Pallas, 1775)	South Russia: Krasnodar Territory (Black Sea coast and Taman Peninsular), northern parts of North Ossetia-Alania, Kabardino-Balkaria, Chechen republics (Tersky, Sunzhensky, Bragunsky ridges), submontane areas of Dagestan Republic; Georgia; Armenia; <i>Azerbaijan</i> ; Turkey, Iran. Type locality: Russia, North Caucasus, Terek River region.	LC

Table 3. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
FAMILY SKINKS – SCINCIDAE Oppel, 1811				
Genus Snake-Eyed Skinks, or Lidless Skinks – <i>Ablepharus</i> Fitzinger in Eversmann, 1823				
13	Two-streaked Snake-eyed Skink	<i>Ablepharus bivittatus</i> Menetries	Sporadically in north, central and southeastern Armenia; southeast <i>Azerbaijan</i> (including Nakhichevan); north Iran, easternmost Turkey. Type locality: Azerbaijan, Talysh mountains, vicinity of village Perimbel.	LC
14	Chernov’s Skink	<i>Ablepharus chernovi</i> Darevsky, 1953	Armenia (Razdan gorge), eastern Turkey. Type locality: Armenia, Ashtarak District, middle flow of Razdan River, vicinity of village Thit.	LC
15	Asian Snake-eyed Skink	<i>Ablepharus pannonicus</i> Lichtenstein, 1823	South-east Georgia (Vashlovani); eastern Azerbaijan (isolated populations in Zhiloy and Oblivnoy islands of Bakinsky Archipelago; in the mainland – in Kobystan = Gobustan); northern Iran.	LC
Genus Long-legged Skinks – <i>Eumeces</i> Wiegmann, 1834				
16	Schneider’s Long-legged Skink, or Berber Skink, Gold Skink	<i>Eumeces schneideri</i> (Daudin, 1802) <i>Eumeces schneideri princeps</i> Eichwald, 1839)	Russia (southern Dagestan Republic); Eastern Georgia; southern Armenia; submontane Azerbaijan; north Iran, easternmost Turkey.	LC
Genus African Mabuyas – <i>Heremites</i> Gray, 1845				
17	Golden Grass Mabuya, Southern Grass Skink	<i>Heremites septemtaeniatus</i> (Reuss, 1834)	Eastern Georgia; Azerbaijan; central, south and southeast Armenia; north Iran, easternmost Turkey.	LC
FAMILY LACERTIDS, or TYPICAL LIZARDS – LACERTIDAE Bonaparte, 1831				
Genus Rock Lizards – <i>Darevskia</i> Arribas, 1997 (Bisexual species)				
18	Ajarian Rock Lizard	<i>Darevskia adjarica</i> (Darevsky et Eiselt, 1980)	Endemic of Lesser Caucasus. Northeastern Turkey; southwestern Georgia. Type locality: Georgia, Abastumani (1400 m a.s.l.).	No status in IUCN Red List.
19	Agasyan’s Rock Lizard	<i>Darevskia aghasyani</i> Tuniyev et Petrova, 2019	Endemic of South Armenia. Type locality: Armenia, Ararat District, crest of Urts Ridge (2000 m a.s.l.).	No status in IUCN Red List. Conservation status CR
20	Alpine Rock Lizard	<i>Darevskia alpina</i> (Darevsky, 1967)	Endemic of the West Caucasus. Russia: high mountain areas of Krasnodar Territory, Republics of Kabardino-Balkaria, Karachay-Cherkessia, Adygea; Abkhazia; western Georgia. Type locality: Russia, Kabardino-Balkaria, Baksan River gorge, vicinity of village Terskol.	B2ac(iv) is recommended. VU B1ab(i, iii, v)
21	Arribas’s Rock Lizard	<i>Darevskia arribasi</i> Tuniyev, Lotiev et Petrova, 2023	Endemic of South Ossetia. Possible to find in neighboring Georgia. Type locality: Republic of South Ossetia. Ertso Lake (1720 m a.s.l.). Rocks near lake.	No status in IUCN Red List. Recommended Conservation status is NT

Table 3. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
22	Brauner's Rock Lizard	<i>Darevskia braueri</i> (Méhely, 1909)	Endemic of West Caucasus. Russia: Krasnodar Territory, Republics of Karachay-Cherkessia, Adygea; Abkhazia Republic; westernmost Georgia.	LC
22a		<i>Darevskia braueri braueri</i> (Méhely, 1909)	All mentioned above areas, except seashore cliff in Myussera Highland and bottom of Gagra ridge in Abkhazia Republic. Type locality: Russia, Krasnodar Territory, Krasnaya Polyana settlement.	No status in IUCN Red List. Recommended Conservation status is CR A4acd; B2ab(i, ii, iii, iv)
22b	Myussera Rock Lizard	<i>Darevskia braueri myusseri-ca</i> Doronin, 2011	Endemic subspecies of Abkhazia, narrow seashore banks and cliffs between towns Gagra and Gudauta. Type locality: Abkhazia, Gudauta District, vicinity of Lidzava village, seashore cliff of Myussera Highland.	
23	Caucasian Rock Lizard	<i>Darevskia caucasica</i> (Méhely, 1909):	Endemic of Central and East Caucasus. Russia: Republics of Kabardino-Balkaria, North Ossetia-Alania, Ingushetia, Chechen, Dagestan; north Georgia; South Ossetia Republic; northern Azerbaijan. Type localities: Georgia, Mtskheta-Mtianeti, Kazbegi Municipality, Mt. Kazbek.	LC
23a		<i>Darevskia caucasica caucasica</i> (Méhely, 1909)	All mentioned above species' areas except Vedeno District in Chechen Republic. Type localities: Georgia, Mtskheta-Mtianeti, Kazbegi Municipality, Mt. Kazbek.	
23b	Vedeno Rock Lizard	<i>Darevskia caucasica vedenica</i> (Darevsky et Roitberg, 1999)	Endemic subspecies of limited part of Chechen Republic, Russia..	
24	Green-bellied Rock Lizard	<i>Darevskia chlorogaster</i> (Boulenger, 1908)	Type locality: Russia, Chechen Republic, Vedensky District, vicinity of village Vedeno.	LC
25	Clark's Rock Lizard	<i>Darevskia clarkorum</i> (Darevsky et Vedmederija, 1977)	Endemic of Hyrcanian forests in Talysh – Albers. Southeast Azerbaijan; northern Iran. Type locality: Iran, Gilian Province, Enseli City.	
26	Dagestan Rock Lizard	<i>Darevskia daghestanica</i> (Darevsky, 1967)	Endemic of western part of Lesser Caucasus. Southwestern Georgia (Adjara); north-eastern Turkey. Type locality: Cankurtaran Pass between Hopa and Borçka, Artvin province, NE Turkey.	EN B1ab(i, iii)
27	Defilippi's Rock Lizard	<i>Darevskia defilippii</i> (Camerano, 1877)	Endemic of the East and Central Caucasus. Russia: Republics of North Ossetia-Alania, Ingushetia, Chechen, Dagestan; South Ossetia Republic; north-east Georgia; north-west Azerbaijan.	LC
28	Artvine Rock Lizard, Derjugin's Rock Lizard	* <i>Darevskia derjugini</i> (Nikolsky, 1898):	Type locality: Russia, Dagestan Republic, Levashinsky District, vicinity of village Levashi.	
28a		<i>Darevskia derjugini derjugini</i> (Nikolsky, 1898) -	Endemic of Western Alborz in Iran. Rich the south westernmost part of Caucasian ecoregion.	LC
28b	Abkhasian Derjugin's Lizard	<i>Darevskia derjugini abchasica</i> (Bischoff, 1982)	Endemic of western part of the Caucasian Isthmus. Russia: Krasnodar Territory, Adygea Republic; northeastern Turkey; Abkhazia Republic; South Ossetia Republic; West and north Georgia; extreme northwestern Azerbaijan (Zakataly). Type locality: Turkey, vicinity of Artvin..	NT
			Endemic subspecies of Artvin Hollow on Choroch River. Type locality: Artvin, Turkey.	
			Endemic subspecies of Abkhazia Republic. Type locality: vicinity of Sukhumi City (=Sukhum).	

Table 3. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
28c	Adjarian Derjugin's Lizard, or Baran's Artvin Lizard	<i>Darevskia derjugini barani</i> (Bischoff, 1982)	Endemic subspecies of south-west Georgia (Adjara) and neighboring area of Lasistan (Turkey). Type locality: Adjara, Botanical garden, Batumi City.	
28d	Boehme's Artvin Lizard	<i>Darevskia derjugini boehmei</i> (Bischoff, 1982)	Endemic subspecies of Sochi City area, Russia. Type locality: Russia, Krasnodar Territory, Sochi City, Mountain Akhun.	
28e	Orlova's Artvin Lizard	<i>Darevskia derjugini orlovae</i> (Bischoff, 1984)	Endemic subspecies of East Georgia, South Ossetia Republic and north-westernmost Azerbaijan. Type locality: Georgia, Mtskheta-Mtianeti Region, Pasanauri settlement.	
28f	Ciscaucasian Artvin Lizard	<i>Darevskia derjugini silvatica</i> (Bartenjew et Rjesnikowa, 1931)	Endemic subspecies of northern slope of West Caucasus within areas of Krasnodar Territory and Adygea Republic (Russia). Type locality: Russia, Krasnodar Territory, glade Lagernaya on the Belaya River (cor-don Lagerny of Caucasian Reserve).	
29	Charnali Rock Lizard	* <i>Darevskia dryada</i> (Darevsky et Tuniyev, 1997)	Local endemic of northeast foothills of Pontic ridge. South-west Georgia (Adjara), probably northeast Turkey. Type locality: Georgia, Adjara, Charnali River gorge.	CR B2ab(iii, v)
30	Hybrid, or Bastard Rock Lizard	<i>Darevskia mixta</i> (Méhely, 1909)	Endemic of western part of Lesser Caucasus. Southwestern Georgia; South Ossetia; northeastern Turkey. Type locality: Georgia, vicinity of Abastumani.	NT
31	Nairi Rock Lizard	<i>Darevskia nairensis</i> (Darevsky, 1967)	Endemic of northern part of Armenian Highland and western part of Lesser Caucasus. Western and central Armenia, southern Georgia and northeastern Turkey (Vilayets Kars, Erzurum, Agri). Type locality: Armenia, Gegharkunik Province, Lake Sevan, vicinity of village Lchashen.	No status in IUCN Red List.
32	Red-bellied Rock Lizard	<i>Darevskia parvula</i> (Lantz et Cyrén, 1913)	Endemic of western part of Lesser Caucasus. Northeastern Turkey. Type locality: Turkey, vicinity of Artvin, Choroch river valley near Borchkha.	LC
33	Pontic Lizard	* <i>Darevskia pontica pontica</i> (Lantz et Cyrén, 1918)	Endemic subspecies. Russia: Krasnodar Territory, Stavropol Territory, Republic of Adygea, northernmost part of Karachay-Cherkessia Republic; Abkhazia Republic. Type locality: Abkhazia, vicinity of Gagra City.	Status needs in revision. No status in IUCN Red List.
34 34a	Kura River Rock Lizard	<i>Darevskia portschinskii</i> (Kessler, 1878): <i>Darevskia portschinskii portschinskii</i> (Kessler, 1878)	Endemic of northern slope of the Lesser Caucasus. North Armenia; South Georgia; southwestern Azerbaijan. All mentioned above areas, except upper Kura River basin. Type locality: Georgia, vicinity of Tbilisi City.	LC
34b	Nigritic Rock Lizard	* <i>Darevskia portschinskii nigrita</i> (Bakradze, 1976)	Endemic subspecies of upper Kura River basin in South Georgia and probably adjoining area of Turkey (Ardahan). Type locality: Georgia, Kvemo Kartli Region, vicinity of Village Dmanisi.	
35	Meadow Lizard	* <i>Darevskia praticola</i> (Eversmann, 1834)	Endemic. Russia: Stavropol Territory, Republics of Karachay-Cherkessia, Kabardino-Balkaria, North Ossetia-Alania, Ingushetia, Chechen, Dagestan; South Ossetia Republic; Azerbaijan; Caspian Iran; north Armenia; East Georgia.	NT
35a		<i>Darevskia praticola praticola</i> (Eversmann, 1834)	Russia: Stavropol Territory, Republics of Karachay-Cherkessia, Kabardino-Balkaria, North Ossetia-Alania, Ingushetia, Chechen, Dagestan; South Ossetia Republic; East Georgia. Type locality: Russia, Stavropol Territory, Kislovodsk City, spring Narzan.	

Table 3. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
35b	Hyrcanian Meadow Lizard	<i>Darevskia praticola hyrcanica</i> Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011	Endemic subspecies of Talysh – Alborz Mountains in southeast Azerbaijan and Caspian Iran. Type locality: Azerbaijan, Astara District, place Gada-Zyga-Khi.	
35c	Lori Meadow Lizard	<i>Darevskia praticola loriensis</i> Tuniyev, Doronin, Tuniyev, Aghasyan, Kidov et Aghasyan, 2013	Endemic subspecies of northern Armenia and southmost Georgia. Type locality: Armenia, Lori Marz (Province), vicinity of Stepanavan, village Gyulagarak (1438 m a.s.l.).	
36	Azerbaijan or Radde's Rock Lizard	<i>Darevskia raddei raddei</i> (Boettger, 1892)	South Armenia, south Azerbaijan, north-west Iran, northeast Turkey. Type locality: Nyuvadi Village, Vegri District, Armenia.	LC
37	Georgian or Spiny-tailed Rock Lizard	<i>Darevskia rudis</i> (Bedriaga, 1886)	Endemic for Grater and western part of Lesser Caucasus. Russia: Republics of Ingushetia, Chechen, Dagestan Republic; Azerbaijan; Georgia; South Ossetia; Turkey.	LC
37a		<i>Darevskia rudis rudis</i> (Bedriaga, 1886)	Endemic subspecies of North-east Turkey. Type locality: Turkey, City Trabzon.	
37b	Bischoff's Spiny-tailed Rock Lizard	<i>Darevskia rudis bischoffi</i> (Bohme et Budak, 1977)	Endemic subspecies of northeast Turkey. Type locality: vicinity of Arhavi.	
37c	Chechen Republic Spiny-tailed Rock Lizard	<i>Darevskia rudis chechenica</i> (Eiselt et Darevsky, 1991)	Endemic subspecies of Central Caucasus. Type locality: Russia, Chechen Republic, vicinity of Village Sovetskoe (=Shatoy), canyon of the Argun River.	
37d	Large spotted Spiny-tailed Rock Lizard	<i>Darevskia rudis macromaculata</i> (Darevsky, 1967)	Endemic subspecies of Samtskhe-Javakheti Region of Georgia. Type locality: Georgia, Samtskhe-Javakheti Region, vicinity of City Akhalkalaki.	
37e	Pontic Ridge Spiny-tailed Rock Lizard	<i>Darevskia rudis mirabilis</i> Arribas, Ilgaz, Kumlutaş, Durmuş, Avci et Üzümlü, 2013	Endemic subspecies of Mountain Kachkar in Turkey. Type locality: Mt. Kachkar.	
37f	Dark Spiny-tailed Rock Lizard	<i>Darevskia rudis obscura</i> (Lantz et Cyrén, 1936)	Endemic subspecies of Samtskhe-Javakheti Region, Georgia. Type locality: vicinity of City Borjomi, Georgia.	
37g	Svanetia Spiny-tailed Rock Lizard	<i>Darevskia rudis svanetica</i> (Darevsky et Eiselt, 1980)	Endemic subspecies of south slope of Western Caucasus. Type locality: Georgia, Svanetia, vicinity of Mestia town.	
38	True Rock Lizard	<i>Darevskia saxicola</i> (Eversmann, 1834)	Endemic of north macroslope of easternmost part of West Caucasus and Central Caucasus. Russia: east of Krasnodar Territory, Karachay-Cherkessia Republic, Stavropol Territory, west part of Kabardino-Balkaria Republic.	LC
39	Szczerbak's Rock Lizard	<i>Darevskia szczyrbaki</i> (Lukina, 1963)	Type locality: Russia, Stavropol Territory, vicinity of City. Kislovodsk, southern slope of the Borgustan Ridge. Endemic of Black Sea coast of Krasnodar Territory. Type locality: Vysoky bereg (= Vysoky beach), Rocky cliff in City Anapa, Krasnodar Territory, Russia.	No status in IUCN Red List. Recommended Conservation status EN B2ab(ii, iii, iv, v); C2a(i). (Red Date Book of Russia)

Table 3. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
40	Tuniyev's Rock Lizard	<i>Darevskia tuniyevi</i> Arribas, Candan, Kurnaz, Kumultas, Caynak et Ilgaz, 2022	Endemic of southwestern part of Lesser Caucasus. Northeastern Turkey: Artvin Province, Meskhet and Shavshat Ridges on the right bank of Choroch River; perhaps in Georgia, along the Adjarsckhali River gorge. Type locality: Turkey, Artvin, Pirmali.	No status in IUCN Red List.
41	Valentin's Rock Lizard	<i>Darevskia valentini</i> (Boettger, 1892)	Endemic of Lesser Caucasus and Armenian Highland. Armenia; southwestern Azerbaijan; southern Georgia; northeastern Turkey. Type locality: East Armenia, Syunik Province, vicinity of village Basarkent.	LC
Genus Rock Lizards – <i>Darevskia</i> Arribas, 1997 (Unisexual species)				
42	Armenian Rock Lizard	<i>Darevskia armeniaca</i> (Méhely, 1909)	Endemic of Lesser Caucasus and Armenian Highland. Central and western Armenia; southwestern Azerbaijan; southern Georgia; northeastern Turkey. Type locality: Armenia, Gegharkunik Province, town Sevan.	LC
43	Dahl's Rock Lizard	<i>Darevskia dahl</i> (Darevsky, 1957)	Endemic of western part of the Lesser Caucasus. Northern Armenia and southern Georgia. Type locality: Armenia, Lori Province, vicinity of Village Shagali.	NT
44	Rostombekov's Rock Lizard	<i>Darevskia rostombekovi</i> (Darevsky, 1957)	Endemic of central and the eastern Lesser Caucasus. Northern Armenia; southwestern Azerbaijan. Type locality: North Armenia, Tavush Province, vicinity of City Idzhevan.	EN B1ab(i, iii)
45	White-bellied Rock Lizard	<i>Darevskia unisexualis</i> (Darevsky, 1966)	Endemic of Armenian Highland: Central Armenia (mountainland and Sevan Basin); northeastern Turkey; southernmost Georgia (upper flow of Kura River). Type locality: Armenia, Kotayk Province, vicinity of Akhta Village (= City Hrazdan), in the canyon of the Razdan River.	NT
46	Uzzell's Rock Lizard -	<i>Darevskia uzzelli</i> (Darevsky et Danielyan, 1977)	Endemic of upper flows of Arax and Ephrata rivers in Armenian Highland. Northeastern Turkey. Type locality: Turkey, Eastern Anatolia Region, 25 km southward from Kars City.	NT
Genus Persian Lizards – <i>Iranolacerta</i> Arnold, Arribas et Carranza, 2007				
47	Brandt's Persian Lizard	<i>Iranolacerta brandtii</i> (De Filippi, 1865)	Northwestern Iran: East Azerbaijan Province; southern Azerbaijan (Talysh and Zuvand). It is probably extinct in Azerbaijan.	DD
Genus Racerunners, or Desert Lacertas – <i>Eremias</i> Wiegmann, 1834				
48	Steppe-runner	<i>Eremias arguta</i> (Pallas 1773):	Russia: Ciscaucasia (Krasnodar Territory, Stavropol Territory, Republics of North Ossetia–Alania, Ingushetia, Chechen, Dagestan), submontane Dagestan Republic; Azerbaijan; eastern Georgia; northwestern Iran (western slopes of Talysh).	NT
48a	Desert Steppe-runner	<i>Eremias arguta deserti</i> Gmelin, 1789	All mentioned above areas except Sevan Lake basin.	
48b	Transcaucasian Steppe-runner	<i>Eremias arguta transcaucasica</i> Darevsky, 1953)	Endemic subspecies of Armenia (Sevan Lake basin). Type locality: Armenia, Vardenis district, environs of Mets-Mazra.	
49	Transcaucasian Racerunner	<i>Eremias pleskei</i> Bedriaga, 1907	Endemic of middle Arax River valley; south Armenia (Gorovan sands); northeastern Turkey (Aralyk sands); southern Azerbaijan (Nakhichevan), northwestern Iran. Type locality: Azerbaijan, vicinity of Nakhichevan City.	CR A2c
50	Strauch's Racerunner	<i>Eremias strauchi</i> Kessler, 1878	Endemic of Armenian Highland. Southern Armenia; southern Azerbaijan; northeastern Turkey; northwestern Iran. Type locality: Armenia, vicinity of Echmiadzin town.	LC Status needs in revision.

Table 3. End

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
51	Suphan Racerunner, Basoglu's Racerunner	<i>Eremias suphani</i> Basoglu et Hellmich, 1968	Eastern Turkey (Anatolia, Lake Van region, perhaps to Burdur in the west); northwestern Iran (on the road from Firoragh to Chaldoran in Ali Sheykh village).	LC
52	Caucasian Rapid Racerunner	<i>Eremias velox caucasicus</i> Lantz, 1928	Russia: Ciscaucasia (Stavropol Territory, Chechen, Dagestan); Azerbaijan; eastern Georgia. Type locality: Azerbaijan, Bibi-Eybat near Baku.	LC
Genus Green Lizards – <i>Lacerta</i> Linnaeus, 1758				
53	Sand Lizard	<i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758:	Russia: Eastern Ciscaucasia: Krasnodar Territory, Stavropol Territory, Republics of Dagestan, Chechen, Ingushetia, North Ossetia-Alania, Kabardino-Balkaria, Karachay-Cherkessia, Adygea; Abkhazia; South Ossetia; Georgia; northern Armenia; northwestern Azerbaijan; northeastern Turkey. Five endemic subspecies inhabit the Caucasian ecoregion.	LC
53a	Dagestan Republic Sand Lizard	<i>Lacerta agilis boemica</i> Suchow, 1929	Endemic subspecies of northern slope of Central and East Caucasus.	
53b	Short-tailed Sand Lizard	<i>Lacerta agilis brevicaudata</i> Peters, 1958	Type locality: Russia, North Ossetia-Alania, City Vladikavkaz.	
53c	Eastern Sand Lizard	<i>Lacerta agilis exigua</i> Eichwald, 1831	Endemic subspecies of southern part of Caucasian ecoregion.	
53d	Georgian Sand Lizard	<i>Lacerta agilis grusinica</i> Peters, 1960	Type locality: Armenia, town Stepanovan.	
53e	River Iori Sand Lizard	<i>Lacerta agilis iorensis</i> Peters et Muskhelischwili	Widespread subspecies of steppe zone of Eurasia..	
53f	River Mzymta Sand Lizard	<i>Lacerta agilis mzymtensis</i> Tuniyev et Tuniyev, 2008	Endemic subspecies of eastern Black Sea coast. Type locality: Abkhazia, vicinity of Sukhum City.	
54	Medium Lizard	<i>Lacerta media</i> Lantz et Cyren, 1920	Endemic subspecies of East Georgia. Type locality: Georgia, Iori River valley near town Tianeti.	LC
55	Five-streaked Lizard, Caucasus Emerald Lizard	<i>Lacerta sfrigata</i> Eichwald, 1831	Endemic subspecies of mountain north Colchis. Type locality: Russia, Krasnodar Territory, Adler area of Sochi City, Mountain Aishkha-2.	LC
Genus Snake-eyed Lizards – <i>Ophisops</i> Menetries, 1832				
56	Snake-eyed Lizard	<i>Ophisops elegans</i> Menetries, 1832	Russia: Black Sea coast of Krasnodar Territory (between City Anapa and City Gelendjik), submont Dagestan Republic; Abkhazia; eastern Georgia; Armenia; Azerbaijan; northwestern Iran, eastern Turkey. Type locality: Georgia, Tbilisi City.	LC
Genus Anatolian Lizards – <i>Parvilacerta</i> Harris, Arnold et Thomas, 1998				
57	Dwarf Lizard	<i>Parvilacerta parva</i> (Boulenger, 1887)	Russia: east of Krasnodar Territory, Stavropol Territory, Chechen Republic (Nogay Steppe), Dagestan Republic; eastern Georgia; Abkhazia (probably extinct now); Armenia; Azerbaijan; northeastern Turkey; Northern Iran (southern coast of the Caspian Sea).	LC
Genus Lebanon Lizards – <i>Phoenicolacerta</i> Arnold, Arribas et Carranza, 2007				
58	Lebanon Lizard	<i>Phoenicolacerta laevis</i> (Gray, 1838)	Russia: southern Dagestan Republic, probably extinct in southern part of Chechen Republic; eastern Georgia; Armenia; Azerbaijan; northwestern Iran; eastern Turkey (except Black Sea coast within Caucasian ecoregion boundaries). Type locality: Azerbaijan, vicinity of Baku City.	LC
59	Italian Wall Lizard	<i>Podarcis siculus</i> (Rafinesque-Schmaltz, 1810)	Northwestern Armenia: Spitak District; eastern Turkey.	LC

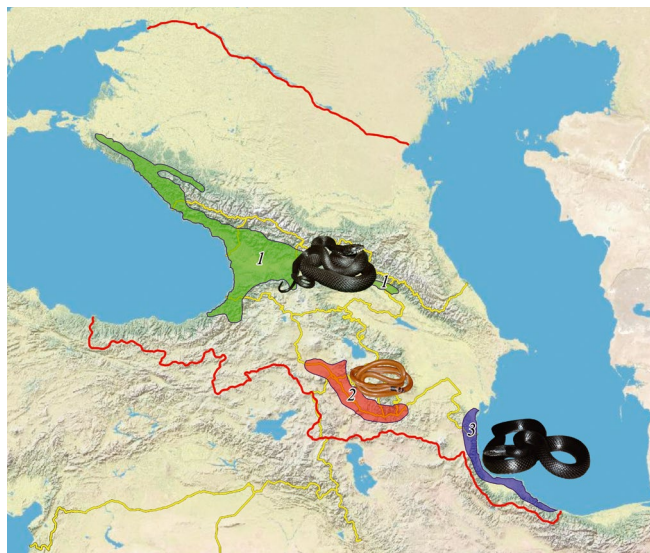


Fig. 7. Endemic colubrids of the Caucasus ecoregion: 1 – *Natrix megaloccephala*, 2 – *Rhynchocalamus satunini*, 3 – *Zamenis persicus*.

brauneri myusserica Doronin, 2011, *D. praticola hyrcanica* Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011, *D. praticola loriensis* Tuniyev, Doronin, Tuniyev, Aghasyan, Kidov et Aghasyan, 2013, *D. rudis mirabilis* Arribas, Ilgaz, Kumlutaş, Durmuş, Avci et Üzümlü, 2013, *D. aghasyani* Tuniyev et Petrova, 2019, *D. tuniyevi* Arribas, Candan, Kurnaz, Kumultas, Caynak et Ilgaz, 2022 and *D. arribasi* Tuniyev, Lotiev et Petrova, 2023. *D. raddei* and *D. defilippi* is now regarded as a complex of cryptic species as well as *D. chlorogaster* (Ahmadzadeh et al. 2013). A number of subspecies have been elevated to species level, such as *Darevskia brauneri* (Méhely, 1909), *D. szcezbaki* (Lukina, 1963), *D. pontica* (Lantz et Cyrén, 1918), *D. nairensis* (Darevsky, 1967), *D. alpina* (Darevsky, 1967), *D. daghestanica* (Darevsky, 1967), *D. adjarica* (Darevsky et Eiselt, 1980). At the same time, many open questions remain with the systematics of the Caucasian rock lizards. The allocation of subspecies to species such as *Darevskia rudis* (Bedriaga, 1886) and *Darevskia valentini* (Boettger, 1892) has been questioned (Candan et al., 2021). The status of taxa (species/subspecies) of the “*Darevskia praticola* – *pontica*” complex is controversial (Tuniyev et al., 2011; Freitas et al., 2016; Speybroeck et al., 2020). In addition, the subspecific rank of *D. p. hyrcanica* and *D. p. loriensis* is recognized by some authors (Freitas et al., 2016) and rejected by others (Saber-Pirooz et al., 2018). The validity of the name *Darevskia dryada* (Darevsky et Tuniyev, 1997) is disputed (Schmidtler et al., 2002); Arribas et al. (2021) argue the ambiguity of such a conclusion. It was suggested that the continuous range and clinal variability revealed in *Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898) indicate monotypy and conspecificity of the described

subspecies (Tuniyev, Ostrovskikh, 2006), which is also confirmed in the Turkish part of the species range (Kurnaz et al., 2017). The known parallels in the abdominal coloration and osteology characters of *Darevskia parvula* (Lantz et Cyrén, 1913) and *Darevskia defilippii* (Camerano, 1877) in two mesophilic tertiary refugia of the Caucasus ecoregion (Colchis and Hyrcanica) require further more detailed study of these species and their relationships (Arribas, 2012). In our opinion, the species status for *Darevskia portschinskii nigrita* (Bakradze, 1976), *D. caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999) and *Lacerta agilis boemica* Suchow, 1929 cannot be ruled out. Fourteen species were included in the IUCN Red List in categories from NT to CR, one species has category DD, and eight species are still not assessed (Table 3).

The analysis of taxonomic diversity of the Caucasian snakes shows that new records, phylogenetic studies and taxonomic revisions have led to the most significant changes in the numbers of genera and species. Recent taxonomic views were made on the base of the new results of study of the phylogeny of advanced snakes (Colubroidea) (Pyron et al., 2010) with resurrection of the family Psammophiidae Boie in Fitzinger, 1826 in particular with genera *Malpolon* Fitzinger, 1826 and *Psammophis* Boie in Fitzinger, 1826 for the Caucasian herpetofauna. Tuniyev et al., (2019) carried out a detailed analysis of this fauna according to its status as of 2019. This monograph provides a comprehensive bibliography on all aspects of the diversity of the ophidiofauna of the Caucasus up to 2019. In present paper, due to its limited volume, we use and review more recent works in this field, as well as new descriptions. All snake species occurring in the Caucasus are related to the five families. They are Typhlopidae with one genus *Xerotyphlops* Hedges, Marion, Lipp, Merin et Vidal, 2014 (one species), Boidae with genus *Eryx* Daudin, 1803 (two species) and taxonomically and phylogenetically diverse family Colubridae (ten genera with 21 species) with two subfamilies: Natricinae with one genus *Natrix* Laurenti, 1768 (three species), and Colubrinae with nine genera: *Dolichophis* Gistel 1868 (two species), *Hemorrhois* Boie, 1826 (two species), *Platycephalus* Blyth, 1860 (one species), *Coronella* Laurenti, 1768 (one species), *Eirenis* Jan, 1863 (four species), *Elaphe* Fitzinger, 1833 (three species), *Zamenis* Wagler, 1830 (three species), *Rhynchocalamus* Günther, 1864 (one species) and *Telescopus* Wagler, 1830 (one species). The family Psammophiidae is represented in the Caucasian ecoregion by two genera: *Malpolon* (one species) and *Psammophis* (one species). The assessment of taxonomic diversity of the groups *Elaphe* sensu lato and *Coluber* sensu lato is problematic and undergoing radical changes, stimulated by remarkable discoveries of new taxa. The system of colubrid systematics hinges on the results of intensive phylogenetic and taxonomic studies, research of nomenclature and colubrid descriptions (Salvi et al.,

Table 4. List of snake species of the Caucasian ecoregion

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
ORDER SQUAMATES – SQUAMATA Oppel, 1811 INFRAORDER SNAKES – SERPENTES Linnaeus, 1758 FAMILY WORM, or BLIND SNAKES – TYPHLOPIDAE Merrem, 1820 Genus Blind Snakes – <i>Xerotyphlops</i> Hedges, Marion, Lipp, Merin et Vidal, 2014				
1	European Blind Snake	<i>Xerotyphlops vermicularis</i> (Merrem, 1820)	Russia: southern Dagestan Republic; southern Armenia; Azerbaijan except northwestern part; eastern Georgia; northeastern Turkey; northwestern Iran..	LC
FAMILY BOAS – BOIDAE Gray, 1825 Subfamily Erycinae Bonaparte, 1831 Genus Sand Boas – <i>Eryx</i> Daudin, 1803				
2	Javelin Sand Boa West Javelin Sand Boa	<i>Eryx jaculus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Eryx jaculus familiaris</i> Eichwald, 1831	Russia: the Eastern Caucasus and Eastern Ciscaucasia (some regions of the Stavropol Territory, Chechen and Dagestan Republics; probably extinct in North Ossetia-Alania and Ingushetia Republics); southern, central and northernmost Armenia; eastern Georgia; Azerbaijan except northwestern part; northern Turkey; northwestern Iran.	LC
3	Desert Sand Boa, Nogay Steppe Sand Boa	<i>Eryx miliaris</i> (Pallas, 1773) <i>Eryx miliaris nogaiorum</i> Nikolsky, 1910	Endemic subspecies of Russia: Nogayskaya Steppe on the boundary of Chechen and Dagestan Republics, Stavropol Territory, the coastline of the Kizliarsky Bay in Dagestan Republic, Kalmykia. Type locality: “Karanogayskaya Steppe” (Dagestan).	LC
FAMILY COLUBERS – COLUBRIDAE Oppel, 1811 Subfamily Natricinae Bonaparte, 1838 Genus Grass and Water Snakes – <i>Natrix</i> Laurenti, 1768				
4	Large-headed or Colchis Water Snake	<i>Natrix megalcephala</i> Orlov et Tuniyev, 1987*	Endemic of the West Caucasus and Colchis, including Colchis refugees on the southern slope of the Greater Caucasus eastward to Zakataly in Azerbaijan, western part of Lesser Caucasus. Russia: Krasnodar Territory (from the vicinity of Gelendzhik on the northern slope of the Markotkh Ridge and Aderba River southeastward to Psou River and north-eastward to Malaya Laba River), Karachay-Cherkessia Republic (Bolshaya Laba River basin); Abkhazia (from Psou River to Inguri River); Georgia (from Inguri River to Choroh River and Borjomi Gorge; isolated near Lagodekhi); South Ossetia; Azerbaijan (Zakataly, Belokany); Turkey (along the Black Sea slope of the Pontic (Lazistan) Ridge westward to Rize). Type locality: Pitsunda Cape (Abkhazia).	VU A4ce
5	Grass Snake	<i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758);	Almost entire Caucasian ecoregion, with the exceptions of the arid areas of the Kura-Arax Lowland, Absheron Peninsula and Greater Caucasus highlands.	LC
5a	Persian Grass Snake	<i>Natrix natrix persa</i> Pallas, 1814	The eastern part of the Caucasian ecoregion from Dagestan Republic southward to north-eastern Turkey and northwestern Iran. Status of subspecies is under discussion/	
5b	Scutated Grass Snake	<i>Natrix natrix scutata</i> Pallas, 1771)	Ciscaucasia and the western half of the Caucasian ecoregion.	
6	Dice Snake	<i>Natrix tessellata</i> (Laurenti, 1768)	Throughout most of the Caucasus (along the big and small water flows and along the Azov, Black and Caspian Sea coastlines). Russia; Abkhazia; South Ossetia; Georgia; Azerbaijan; Armenia; Turkey; Iran.	LC

Table 4. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
Subfamily Colubrinae Oppel, 1811 Genus <i>Dolichophis</i> Gistel 1868				
7	Caspian Whip Snake	<i>Dolichophis caspius</i> (Gmelin, 1789)	Russia: foothill strip along the Black Sea coast from Psou River to the Taman Peninsula inclusive, steppe and forest-steppe zones in the Krasnodar Territory and the Republic of Adygea, Stavropol Territory, northern foothills of the Karachaevo-Cherkessia Republic, Kabardino-Balkaria, North Ossetia-Alania, Ingushetia, Chechen republics and Dagestan Republic. Abkhazia: foothill strip along the Black Sea coast from Psou River to Sukhum. Isolated in Artvin Hollow (Turkey).	LC
8	Red-bellied Racer	<i>Dolichophis schmidti</i> (Nikolsky, 1909)	Northern Turkey, Iran, Armenia, eastern Georgia, Azerbaijan and southern Russia (Dagestan Republic, seashore of Caspian Sea southward from Makhachkala City). Type locality: “in salsis Ad’zi, Mugan’ Steppe, Azerbaijan”.	LC
Genus <i>Hemorrhois</i> Boie, 1826				
9	Leaden-coloured Racer	<i>Hemorrhois nummifer</i> (Reuss, 1834)	Armenia (Ararat Valley and surrounding mountains); Azerbaijan, including Nakhichevan; northern Turkey and northern Iran.	LC
10	Spotted Whip Snake	<i>Hemorrhois ravergieri</i> (Ménétriés, 1832)	From the foothills and some semiarid hollows of Dagestan Republic (Russia) through the Kura-Arax Lowland to eastern Georgia, Armenia, Azerbaijan (Zuvand), northeast Turkey and Iran. Type locality: Baku (Azerbaijan).	LC
Genus Whip Snakes — <i>Platyceps</i> Blyth, 1860				
11 11a	Dahl’s Whip Snake	<i>Platyceps najadum</i> (Eichwald, 1831): <i>Platyceps najadum najadum</i> Eichwald, 1831	Russia: foothills and mountains of Dagestan Republic, Chechen Republic (Itum-Kali Hollow); Armenia, eastern Georgia, Azerbaijan, northeast Turkey and Iran. An isolated western enclave is known from the Black Sea coast of the Krasnodar Territory (Russia, from Sukko to the Psou River) and in Abkhazia (from Psou River to Sukhum). Another isolated population lives on the Black Sea coast of Adjaria (Georgia) and Lazistan (Turkey). Not conformed by recent finds in Ingushetia Republic, North Ossetia-Alania Republic and the adjacent areas of the Stavropol Territory. Type locality: Azerbaijan, City Baku.	LC
11b	Hyrcanian Whip Snake	<i>Platyceps najadum albitemporalis</i> (Darevsky et Orlov, 1994)	Endemic Hyrcanian subspecies. Southeast Azerbaijan (Talysh and Lenkoran lowland) and north Iran (Caspian coast of Alborz Mts.). Type locality: “6 km West of Lenkoran, south-eastern Azerbaijan”.	
Genus Smooth Snakes — <i>Coronella</i> Laurenti, 1768				
12	Smooth Snake	<i>Coronella austriaca</i> Laurenti, 1768	Almost entire Caucasian Isthmus to the south of the Kuma-Manych Depression, reaching the northern parts of Turkey and Iran (including the Talysh Mts. and Alborz Mts.) except the Nogay Steppe and Kura-Arax lowland.	LC
Genus Dwarf Snakes — <i>Eirenis</i> Jan, 1863				
13 13a	Collared Dwarf Snake	<i>Eirenis collaris</i> (Ménétriés, 1832): <i>Eirenis collaris collaris</i> Ménétriés, 1832;	South Russia (foothills of Dagestan Republic), south-east Georgia, south Armenia, Azerbaijan (except north-western part); Turkey. South Russia (foothills of Dagestan Republic), south-east Georgia, south Armenia (except south-west part), Azerbaijan (except north-western part); Turkey (except Armenian Par Ridge). Type locality: Beshbarmak mountain, Divichinsky District (Azerbaijan).	LC

Table 4. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
13b	Armenian Collared Dwarf Snake	<i>Eirenis collaris macrospilotus</i> (Werner, 1903)	Endemic subspecies of South-west Armenia and northeast Turkey (Armenian Par Ridge). Type locality: mountains westward from Mt. Ararat (Turkey).	LC
14	Ring-headed Dwarf Snake	<i>Eirenis modestus</i> (Martin, 1838)	Eastern Georgia, south and northernmost Armenia, Azerbaijan (except arid areas of Kurax Lowland and Absaron Peninsula), south Russia (mountainous Dagestan Republic), north-east Turkey and north-west Iran. Type locality: Trabzon (Turkey).	
15	Dark-headed Dwarf Racer	<i>Eirenis persicus</i> (Anderson, 1872)	Armenia, southern foothills of the Meghri Ridge in front of the Arax River, Tsiranidzor Gorge. Probably in adjusting area of Karadagh Ridge in north Iran.	LC
16	Dotted Dwarf Snake	<i>Eirenis punctatolineatus</i> (Boettger, 1892)	Southern Armenia, southwestern and southeastern Azerbaijan (Nakhichevan, Zuvand), Turkish and Iranian parts of the Caucasus. Type locality: Armenia.	LC
Genus Ratsnakes — <i>Elaphe</i> Fitzinger, 1833				
17	Steppes Ratsnake	<i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773)	South Russia (Stavropol territory, Ingushetia Republic, Chechen Republic, Dagestan Republic), eastern Georgia, Azerbaijan and northern Iran. Finds in Eastern Georgia and Krasnodar Territory (Russia) need conformation.	LC
18	Eastern Four-lined Ratsnake	<i>Elaphe sauromates</i> (Pallas, 1811)	North-western Ciscaucasia (Taman Peninsula to Kabardinka), Kalmykia, Chechen Republic, Stavropol Territory, Ingushetia, Dagestan, Transcaucasia (eastern Georgia, Armenia, Azerbaijan), eastern Turkey and north-western Iran.	LC
19	Urartu Four-lined Ratsnake	<i>Elaphe urartica</i> Jablonski, Kukushkin, Avci, Bunyatova, Ilgaz, Tuniyev et Jandzik, 2019	South Russia (mountainous Dagestan Republic), east Turkey, eastern Georgia, Armenia, Azerbaijan, north-west Iran.	No status in IUCN Red List
Genus <i>Zamenis</i> Wagler, 1830				
20	Transcaucasian Ratsnake	<i>Zamenis hohenackeri</i> (Strauch, 1873)	Eastern Georgia, Armenia, Azerbaijan and neighboring areas of Turkey and Iran. In the Russian part of the Caucasus, the Transcaucasian ratsnake occurs sporadically in Dagestan and Chechen Republics. Finds in Ingushetia Republic and North Ossetia-Alania Republic need conformation. Type locality: Khanlar (Azerbaijan).	LC
21	Aesculapian Snake	<i>Zamenis longissimus</i> (Laurenti, 1768)	The range is split into at least four patches: (1) foothills of the Krasnodar Territory (Russia) from the Navagir Ridge to the Psou River and then through Abkhazia Republic to Sukhum in the east; (2) Azishtau Ridge and middle-flow basin of Belaya River in the Adygea Republic (Russia) on northern macroslope of the Greater Caucasus; (3) Lagodekhi in eastern Georgia; (4) eastern foothills of the Colchis Lowland — Adjara (Georgia) and Lazistan in Turkey.	LC
22	Persian Ratsnake	<i>Zamenis persicus</i> (Werner, 1913)	Hyrcanian Endemic. Forests of southeastern Azerbaijan (Lenkoran Lowland and foothills of the Talysh Mts.); the lower belt of the Alborz Ridge along the Caspian Sea coast in Iran (Gilan and Mazandaran provinces). Type locality: Barferush, Mazandaran Province (northern Iran).	DD

Table 4. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
Genus Ground Snakes – <i>Rhynchocalamus</i> Günther, 1864				
23	Satunin’s Black-headed Dwarf Snake	<i>Rhynchocalamus satunini</i> Nikolsky, 1899	Endemic of Arax River valley and neighboring foothills of northern part of Armenian Highland. A limited number of records are known from the left bank of the Arax River in southern Armenia from Yerevan suburbs in the west to the Shvanidzor village in the east (southern foothills of the Meghri Ridge); Azerbaijan (Nakhichevan), Mentioned for northeast Turkey and north-west Iran. Type locality: vicinity of Meghri Town (Armenia).	LC
Genus Cat Snakes – <i>Telescopus</i> Wagler, 1830				
24	Soosan Snake Iberian Cat Snake -	<i>Telescopus fallax</i> (Fleischmann, 1831) <i>Telescopus fallax iberus</i> (Eichwald, 1831)	Endemic subspecies of east part of the Caucasian ecoregion: Russia (the foothills of Dagestan Republic along the Caspian Sea coast), Azerbaijan, eastern Georgia, Armenia and adjacent areas of Turkey and Iran in the south. Type locality: Tbilisi (Georgia).	LC
FAMILY OLD WORLD SAND SNAKES – Psammophiidae Boie in Fitzinger, 1826 Genus <i>Malpolon</i> Fitzinger, 1826				
25	Eastern Montpellier Snake	<i>Malpolon insignitus</i> (Geoffroy, 1827)	The range in the Caucasus ecoregion is split into two areas. The northern area is located in the East Ciscaucasia, forming a geographical isolate spread in Russia (eastern Kalmykia, Stavropol Territory, Rostov Province, and some sites on the left bank of the Volga River in the Astrakhan Province outside of ecoregion). The southern area covers almost entire Azerbaijan (with the exception of the north-western part), southern Armenia, southeastern Georgia, north-western Turkey and north-western Iran.	LC
Genus <i>Psammophis</i> Boie in Fitzinger, 1826				
26	Steppe Ribbon Racer	<i>Psammophis lineolatus</i> (Brandt, 1838)	Known only from the Nakhichevan Depression in the middle part of the Arax River basin (Azerbaijan) separated from Armenia’s Ararat Valley by the anticlinorium of the Volchie Vorota (Wolf Gates). Perhaps presents on surrounding area of Iran.	LC
FAMILY VIPERS – VIPERIDAE Laurenti, 1768 Subfamily Pit Vipers – Crotalinae Oppel, 1811 Genus Pit Vipers – <i>Gloydius</i> Hoge et Romano-Hoge, 1981				
27	Caucasian Pit Viper	<i>Gloydius caucasicus</i> (Nikolsky, 1916)	Occurs in southeastern Azerbaijan (Lenkoran Lowland, Talysh Mts. and Zuvand) and the adjacent areas of the Alborz Ridge in Iran. Type locality: Dzhi Village, Lenkoran District (Azerbaijan).	LC
Subfamily True vipers – Viperinae Laurenti, 1768 Genus Mountain Vipers – <i>Montivipera</i> Nilson, Tuniyev, Andrén, Orlov, Joger et Herrmann, 1999				
28	White-horned Mountain Viper	* <i>Montivipera albicornuta</i> (Nilson et Andrén, 1985)	A small part of the range extends into the Caucasus ecoregion in northwestern Iran. <i>Montivipera albicornuta</i> possibly conspecific with <i>M. raddei</i> (Van Wallach et al., 2014; Uezt et al., 2024). However, <i>M. albicornuta</i> has been assessed for the IUCN Red List of Threatened Species in 2008 as a distinct species and listed as Vulnerable under criteria A4d/	VU A4d.
29	Armenian or Radde’s Viper	<i>Montivipera raddei</i> (Boettger, 1890):	Endemic of Armenian Highland.	NT

Table 4. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
29a		<i>Montivipera raddei raddei</i> (Boettger, 1890)	Nominative subspecies – endemic of ecoregion. A chain of isolated habitat patches in southern Armenia and Nakhichevan (Azerbaijan) from the Mt. Aragats eastwards to the Meghri Ridge inclusive as well as in adjacent areas of Turkey and Iran. Type locality: Kazikkoparan (Tuzluca, Kars Province, Turkey).	CR A2a+4c.
29b	Kurdistan Viper	<i>Montivipera raddei kurdistanica</i> (Nilson et Andrén, 1986)	Southeast Turkey, adjacent Iraq and Iran. Occurs in southernmost part of ecoregion in bordering area of west Iran and east Turkey.	
30	Wagner's Viper	<i>Montivipera wagneri</i> (Nilson et Andrén, 1984)	Endemic of Armenian Highland. Reliable records are known from the canyons of the upper Arax River in eastern Turkey, Karakurt, Kagizman and Horasan. Possible also exist in the Arax riverside near the junction with the Akhurian River and in the Akhurian River basin in Armenia. An individual was found in the Euphrates River basin (upper Murat River).	
Genus Giant Vipers – <i>Macrovipera</i> Reus, 1927				
31	Blunt-nosed Viper, Lebetine Viper Caucasus Blunt-nosed Viper	<i>Macrovipera lebetina</i> (Linnaeus, 1758); <i>Macrovipera lebetina obtusa</i> (Dwigubsky, 1832))	The range in the Caucasus extends from the foothills of Dagestan Republic (Russia) in the north through all Azerbaijan (except for the Talysh Mts., Grater Caucasus and highlands of the Lesser Caucasus) to eastern Georgia, Armenia (aside from highlands of the Lesser Caucasus and the Armenian Highland), Nakhichevan (Azerbaijan) and further to north-eastern Turkey and north-western Iran. Type locality: Geok Tapa (Gyanja), Azerbaijan.	LC
Genus Shield-head Vipers – <i>Pelias</i> Merrem, 1820				
32	Turkish Viper, Baran's viper, Adapazar viper	<i>Pelias berus barani</i> Böhme et Joger, 1983	Endemic subspecies of the Pontic Ridge in the north Turkey. Occurs in ecoregion in northeast Turkey.	NT
33	Darevsky's viper	<i>Pelias darevskii</i> (Vedmederija, Orlov et Tuniyev, 1986)	Endemic of Armeno-Javakheti Highland (north-westernmost part of Armenian Highland) and Turkish Lesser Caucasus.	
33a	Darevsky's Viper	<i>Pelias darevskii darevskii</i> (Vedmederija, Orlov et Tuniyev, 1986);	Endemic subspecies of southeastern part of the Javakheti Ridge in Armenia (Mt. Ach-kasar) and in South Georgia (Mt. Madatapa in Javakheti Ridge and Mt. Airlanbashi in Akhaltsikhe Highland). Type locality: Mt. Sevsar, Dzhavakhet'skiy (Kechut'skiy) Ridge, Ashotsk (former Gukasyan) district, northwestern Armenia.	
33b	Uzum's Viper	<i>Pelias darevskii uzumorum</i> Tuniyev, Avci, Ilgaz, Olgun Petrova, Bodrov, Geniez et Teynié, 2018;	Endemic subspecies of southern part of the Yalvizçam Dağları (Arsiyansky) Ridge in its most warm calcareous part. Type locality: the Yalvizçam Dağları Ridge, vicinity of Zekeriya Village, Artvin Province (Turkey).	VU B1ab (iii, v)
33c	Kumlutas's Viper	<i>Pelias darevskii kumlutasi</i> Tuniyev, Avci, Ilgaz, Olgun Petrova, Bodrov, Geniez, Teynié, 2018)	Endemic subspecies of northern part of the Yalvizçam Dağları (Arsiyansky) Ridge within the limits of upper basin of Kura River from Bağdaşan Village to Ardahan pass. Type locality: the Yalvizçam Dağları Ridge, vicinity of Bağdaşan Village, Ardahan Province (Turkey).	
34	Dinnik's Viper	<i>Pelias dinniki</i> (Nikolsky, 1913)	Endemic of Grater Caucasus: Russia (Krasnodar Territory and the Republic of Adygheya, Karachaevo-Cherkesia Republic, Kabardino-Balkania Republic, North Ossetia-Alania Republic, Chechen Republic and Dagestan Republic), Republic of Abkhazia, Republic of South Ossetia, Republic of Georgia, perhaps in north-west Azerbaijan. Type locality: Upper stream of the Laba River, 8000 feet a.s.l. in Krasnodar Territory (Russia).	

Table 4. Continuation

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
35	Iranian Mountain-steppe Viper	<i>Pelias ebnari</i> (Knoepffler et Sochurek, 1955)	The northwestern periphery of the species range extends into the Caucasian ecoregion within the Zuvand area in Azerbaijan and adjacent areas of northern Iran.	VU B2ab(iii)
36	Armenian Steppe Viper	<i>Pelias erivanensis</i> (Reuss, 1933)	Endemic of Armenian Highland and Lesser Caucasus. The greater part of the Armenian Highland in Armenia, northeastern Turkey and southwestern Azerbaijan, including the Karabakh Highland and Nakhichevan. Type locality: Lake Sevan above Shordzha at 2000 m a.s.l. [Yerevan], Armenia.	VU B1ab(iii, v)
37	Kaznakov's or Caucasian Viper -	<i>Pelias kaznakovi</i> (Nikolsky, 1909)	Endemic of Western Transcaucasia: Russian Black Sea coast from Tuapse town southward to Psou River; Republic of Abkhazia, West Georgia (except Colchis Lowland) with Adjara and north-east humid Turkey with Lazistan coast. Type locality: Tsebel'da, Sukhumi district (Abkhazia).	EN B2ab (ii, iii, v)
38	Lotiev's Viper	<i>Pelias lotievi</i> Nilson, Tuniyev, Orlov, Höggren et André, 1995	Endemic of middle-mountain belt of northern macroslope of Greater Caucasus with mountain steppes and oreoxerophytic landscapes. Russia (Karachaevo-Cherkessia, Kabardino-Balkaria, North Ossetia-Alania, Ingushetia, Chechen Republics, Dagestan Republic) and north-western Azerbaijan. An isolated population is known from the eastern part of the Krasnodar Territory (Mt. Magisho). Type locality: Armkhi, near the foothills of the Mt. Stolovaya, 2000 m a.s.l., Republic of Ingushetia (formerly Checheno-Ingushetia), Russia.	NT
39	Magnificent, or Relic Viper	* <i>Pelias magnifica</i> (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001)	Endemic of north macroslope of West Caucasus: southern slope of the Skalistyi Ridge in the Republic of Adygheya (Mt. Afonka) and the Krasnodar Territory (Malyi Bambak Ridge). It is possible to expect the records of this species in Karachaevo-Cherkesskaya Republic. Type locality: Shakhgireevskoye Gorge, Malaya Laba River, Krasnodar Territory (Russia).	EN B1ab(ii, iii, v)
40	Olgun's Viper	* <i>Pelias olguni</i> (Tuniyev S., Avci A., Tuniyev B., Agasian A. et Agasian L., 2012)	Endemic of Türkğözü Plateau. Recent distribution of species is limited by vicinities of Town Posof in the borderline district of Turkey with Georgia, from where this species is known within Türkğözü Plateau and slopes of mountain Ilgar-Dağ in the left-bank basin of upper flow Kura River and from mountain Gumbati in Georgia in the Erusheti Mountains. Type locality: Mt. Ilgar-Dağ, (2020 m a.s.l.), Town Posof, Ardahan Province (Turkey).	VU B2ab(iii)
41	Orlov's Viper	<i>Pelias orlovi</i> Tuniyev et Ostrovskikh, 2001	Endemic of north-western Transcaucasus. A chain of patches in the Krasnodar Territory on both slopes of the lowest north-western part of the Greater Caucasus. It includes Mt. Papai, Ubin and Praskoveevka villages, Mikhailovsky Pass, Mt. Oblogo and Mt. Bolshoi Pseushkho. Some isolated populations can be present near Gelenjik. Type locality: Papai Mountain, Krasnodar Territory (Russia).	CR B1ab(i, v)
42	Black Sea Viper	<i>Pelias pontica</i> Billing, Nilson et Sattler, 1990	Endemic of low stream of Chorukh River. Known from its type locality in the lower Çoruh River basin downstream from Artvin, not far from the Turkish-Georgian border. Supposedly, it also exists in the Kura River basin near Gori (Georgia) and near Kemurlu in the Çoruh basin (Erzurum Province, Turkey). Type locality: Çoruh valley, Province Artvin, northeastern Turkey.	EN B1ab(i, iii, v), C1

Table 4. End

№	Species / subspecies		Status of endemism and distribution in the Caucasian ecoregion	Conservation status
	Common name	Latin name		
43	Meadow Viper	<i>Pelias renardi</i> Christoph, 1861	The range covers all Ciscaucasia (aside from the Nogayskaya Steppe and arid Caspian semi-deserts) from where vipers permeate into the foothills of the West Caucasus (Raevskaya Stanitsa, Apsheronsk and Khadyshensk Towns, Gerpegem Ridge) along the riversides (Psekups, Pshish, Belaya, Malaya Laba).	VU A1c+2c
44	Shemakha Steppe Viper	<i>Pelias shemakhensis</i> Tuniyev, Orlov, Tuniyev et Kidov, 2013	Endemic of middle flow basin of Kura River in East Georgia and west Azerbaijan. Needs to be included in the Red List of IUCN and Red Data Books of Azerbaijan and Georgia with the category of status of CR B1ab (i, ii, iii, iv, v.).	No status in IUCN Red List
44a		<i>Pelias shemakhensis shemakhensis</i> Tuniyev Orlov, Tuniyev et Kidov, 2013	Azerbaijan: Shemakha District of Azerbaijan, from here it is known from vicinity of Shemakha town, village Demirchi; Gobustan District – village Maraza. Type locality: Vicinity of Shemakhan (=Shemakha, northeastern Azerbaijan).	
44b	Kakhetia Steppe Viper	<i>Pelias shemakhensis kakhetensis</i> Tuniyev, Iremashvili, Petrova et Kravchenko, 2018	Endemic subspecies of East Georgia: sporadically distributes in vicinity of Tbilisi and in Goriyari Village, the peripheral areas Shirak Plateau in two neighboring regions – vicinity of village Chinkani and village Zemo Kedi; in vicinity of village Dedoplistskaro near Khornabudji Fortress, also known as the Fortress of Queen Tamar; at north foot of mountain Artsivis Kheoba. Type locality: vicinity of the Dedoplistskaro Village, Fortress Khornabudji, Shirak Plateau, Kakhetia, East Georgia.	
45	Tuniev's Viper	* <i>Pelias tuniyevi</i> Ananjeva, Petrova, Lotiev, Iremashvili, Gabaev, 2021	Endemic of westernmost part of East Transcaucasia in the left-bank basin of the middle flow of the Kura River from the Borzhom Georgia (east slope of Meskheti Ridge) in Georgia to middle-mountain districts of South Ossetia (east foothills of Likhsy Ridge and south spurs of Central Caucasus). Type locality: vicinity of Kharisdzhin Village (=Tormaneuli Village), 42.2504°N, 43.8398°E, 1010 m a.s.l. Znaur District, South Ossetia. Needs to be included in the Red List of IUCN and Red Data Books of South Ossetia and Georgia with the category of status of CR B1ab(ii, iii)+2ab(ii, iii).	No status in IUCN Red List
Genus True Vipers – <i>Vipera</i> Laurenti, 1768				
46	Transcaucasian Long-nosed Viper	<i>Vipera transcaucasiana</i> Boulenger, 1913	Georgia: Meskheti and Trialeti Ridges, eastern parts of the Adjara-Imereti Ridge and the canyon in the upper Kura River southeastwards to Akhalkalaki; Turkey: Artvin Province (Artvin, Ardahan, Borçka).	NT



Fig. 8. Endemic vipers of *kaznakovi*-complex of the Caucasus ecoregion: 1 – *Pelias orlovi*, 2 – *P. magnifica*, 3 – *P. dinniki*, 4 – *P. kaznakovi*, 5 – *P. pontica*, 6 – *P. olguni*, 7 – *P. tuniyevi*, 8a – *P. darevskii darevskii*, 8b – *P. d. kumlutasi*, 8c – *P. d. uzumorum*.



Fig. 9. Endemic vipers of *ursinii-renardi*-complex of the Caucasus ecoregion: 1 – *Pelias lotievi*, 2a – *P. shemakhensis kakhetiensis*, 2b – *P. sh. shemakhensis*, 3 – *P. erivanensis*.

2018; Tuniyev et al., 2019; Uetz et al., 2024) (Fig. 7). Seventeen species were included in the IUCN Red List in categories from NT to CR, one species has category DD, and three species still not assessed (Table 4).

The diverse family (20 species) of Viperidae family includes the members of two subfamilies: Crotalinae with one genus *Gloydius* Hoge et Romano-Hoge,

1981 (one species) and Viperinae with four genera: *Montivipera* Nilson, Tuniyev, Andrén, Orlov, Joger et Herrmann, 1999 (three species), *Macrovipera* Reus, 1927 (one species), *Pelias* Merrem, 1820 (14 species) and *Vipera* Laurenti, 1768 (one species). The Caucasus has been characterized by an extreme diversity of vipers *Vipera* sensu lato (19 out of approximately 40 species of this genus occur here) and represents the node

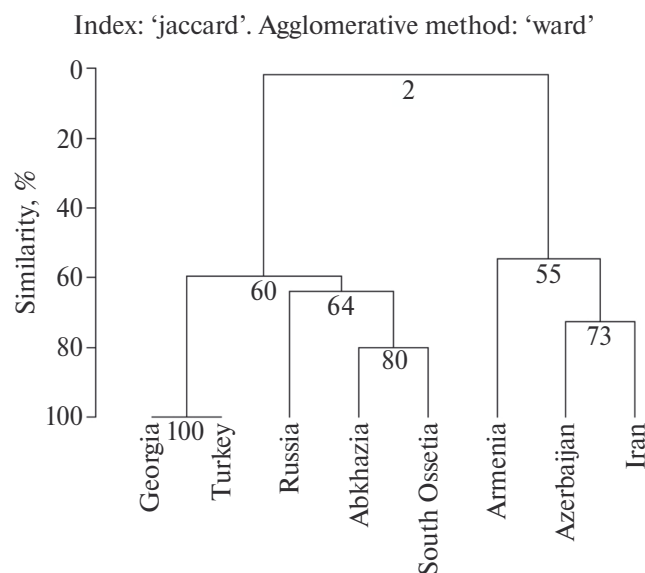


Fig. 10. Similarity of the batrachofauna of the countries of the Caucasus ecoregion according to the Jaccard coefficient.

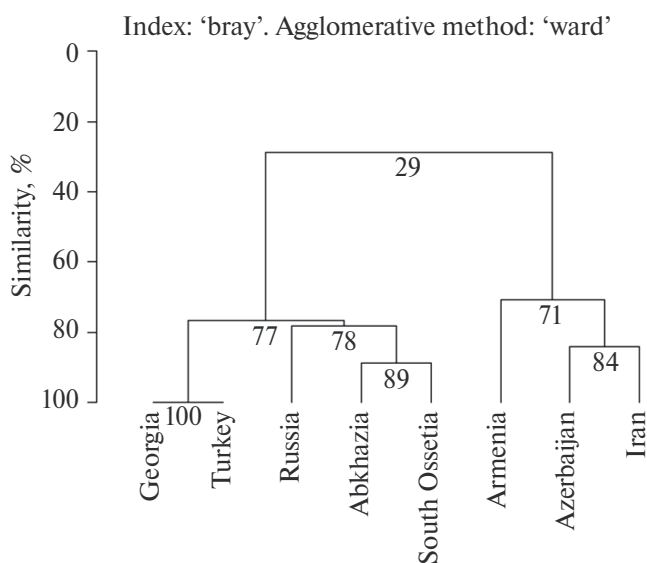


Fig. 11. Similarity of the batrachofauna of the countries of the Caucasus ecoregion according to the Sørensen-Chekanovsky coefficient.

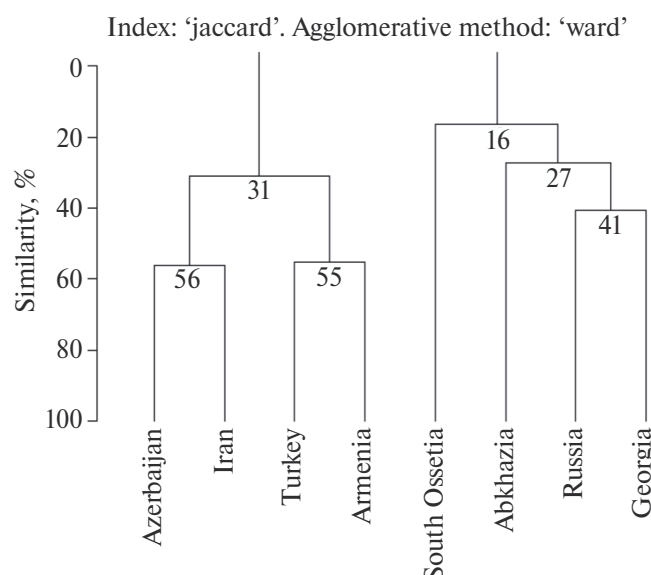


Fig. 12. Similarity of the herpetofauna of the countries of the Caucasus ecoregion according to the Jaccard coefficient.

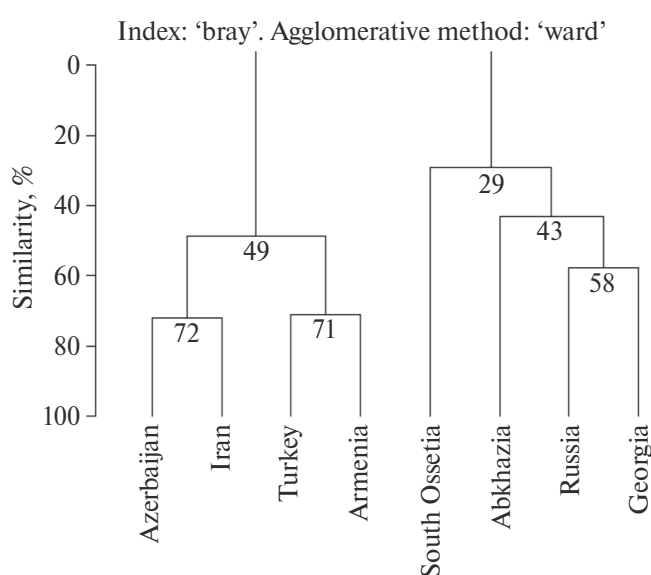


Fig. 13. Similarity of the herpetofauna of the countries of the Caucasus ecoregion according to the Sørensen-Czekanovsky coefficient.

of taxonomic diversity of the *Pelias* species (14 of 22 known species).

Cryptic speciation plays a significant role in the formation of this group. Tracking the history of research of the *Pelias* vipers in the Caucasus in the past 100 years one can find a trend in description of cryptic species from the Caucasus vipers of *P. kaznakovi* – *P. renardii* species groups (Tuniyev, 2016; Tuniyev et al., 2019; Freitas et al., 2020) (Fig. 8, 9). The results of recent phylogenetic research of the Caucasian vipers have demonstrated the polyphyly of the evolutionary lineages of *P. ursinii*, *P. orlovi*, *P. renardi* and *P. dinniki*, making the existence of complexes of cryptic species and/or the hybrid origin of some species quite possible (Zinenko et al., 2015, 2016; Thanou et al., 2023). The latest genome-wide data show the nuclear diversity of Palearctic vipers and supports the results obtained by ddRAD-seq analyses on particular species sets (Zinenko et al., 2016; Joger, Zinenko, 2021; Thanou et al., 2023; Dufresnes et al., 2024). They broadly corresponds to the mitochondrial phylogeny (Freitas et al., 2020) and underlines the importance of the hybridization both within and between the major clades. As many species living in the Caucasus ecoregion have disjunctive ranges, their distribution patterns can be considered as the result of relict insularization.

The discovery of a high level of diversity of *Pelias* vipers in the Caucasus has important implications for the assessment of conservation status of rare and narrowly distributed species many of which are recorded on the IUCN Red List of Threatened Species (Table 4). In the future, we should expect changes in the taxonomic composition of the ophidofauna because of new records, discovery of new cryptic

taxa of vipers and new revisions of taxonomically complicated genera of colubrids and viperids.

A number of species mentioned for the Caucasus ecoregion were not confirmed: (*Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758), either provided by local finds of the alien species, in particular *Phoenicolacerta laevis* (Gray, 1838) from western Georgia, *Trachemys scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1839) in Krasnodar and Stavropol Territories and Dagestan, *Hemidactylus turcicus* (Linnaeus, 1758) in Sochi (Kukushkin et al., 2017; Dunaev, Imshenitzky, 2018; Tuniyev et al., 2023).

Comparative analysis of the herpetofauna of the countries of the Caucasus ecoregion, using cluster analysis of the values of the Sørensen–Czekanovsky and Jaccard coefficients by the method of Ward (1963), showed identical results on the dendrograms (Fig. 10–13). At the same time, the results of the analysis for amphibians and reptiles were somewhat different. Stably, common clusters for amphibians and reptiles were formed by Azerbaijan and Iran. In terms of the level of similarity of the batrachofauna, the Colchis refugium contributes to the formation of a common cluster of Georgia and Turkey, with sufficient proximity to Russia, while the dominant mountainous xerophilic landscapes of the Armenian Highlands affect the high similarity of the reptile fauna of Armenia with Turkey. The presence of both mesophilic and xerophilic landscapes in Russia and Georgia unites the reptilian fauna of these countries into a common cluster, which is closest to the single cluster of small areas of the southern macroslope of the Greater Caucasus in Abkhazia and South Ossetia.

ENDEMIC SPECIES: RICHNESS AND CONSERVATION STATUS AND THREATS

Endemic species richness is high in the Caucasian ecoregion (Russia, states of Transcaucasia, northeast Turkey and Caspian Iran). They are concentrated in a number of refugia, both mesophyllic (Caucasian Black Sea coast of Russia, Georgia, Turkey; southeast Azerbaijan and Caspian coast of Iran) and xerophyllous (Turkey eastward from Anatolian Diagonal; Armenia, Azerbaijan (Nakhichevan, Zuvand), Georgia (Vashlovani), Russia (Dagestan, semiarid Hollows in East Caucasus) (Tuniyev et al., 2019). The updated list includes 18 amphibians' species with endemic 13 subspecies of 10 species, nine species of which occur in Caucasian ecoregion only (Table 1). Among 110 reptile species in the ecoregion, 32 are endemic species and 44 are endemic subspecies (Tables 2–4). The distribution of the number of endemic species across the countries of the ecoregion is uneven and depends on both the area occupied and the landscape diversity. The maximum number of endemics inhabit the territories of Georgia (28 species), Turkey (24 species) and Russia (19 species) (Fig. 14). Taking into account the artificiality of the administrative approach to assessing the originality of faunas, we note the importance of understanding the volume of biodiversity of endemic species both for the countries themselves and for the adoption of transboundary conservation strategies.

Globally threatened species: CR, EN, VU redlisting categories according to IUCN. We compiled a dataset of 18 extant species of amphibians and 110 species

reptiles occurring in the Caucasus ecoregion from the Reptile Database and IUCN Red List of Threatened Species. Of these, 112 have published assessments of extinction risk on the IUCN Red List. Twenty-two species (28 subspecies, 19.6%) were assessed as threatened with extinction (categories Vulnerable, Endangered and Critically Endangered). Two species has category Data Deficient (DD) and 17 species – Near Threatened (NT). Therefore, 71 species (63.4%) belong to category Least Concern (LC) in Caucasus ecoregion. Sixteen species (9.6%) are still not assessed, due to late descriptions or changes in taxonomy. In addition, the assessments are absent for almost all subspecies, with exceptions of *Testudo graeca nikolskii*. The declining populations present majority of species.

Regionally threatened species. In the Caucasus ecoregion, as in many other regions of the world, the conservation of herpetofauna is actually effective only in nature reserves and national parks, although it is formally organized in protected areas of a lower level. Therefore, the analysis of compliance of the extant Econet (network of protected areas) to the needs of herpetofauna preservation becomes a profoundly important task. It should be emphasized that despite the inclusion of many species in regional Red Books (Table 5), the normative form of protection, as experience shows, is not very productive and for the effective conservation of the herpetofauna of the Caucasian ecoregion. The recent international experience shows that that a territorial form of protection is optimal and should be applied as an effective conservation measure for the Caucasian ecoregion.



Fig. 14. Representation of endemic species in the countries of the Caucasus ecoregion (see Chapter Endemic Species: Richness and Conservation Status and Threats and Table 5).

Table 5. Representation of amphibian and reptile species in the regional red data books of the Caucasian ecoregion

Species / Territory	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Paradactylodon persicus</i>																
<i>Mertensiella caucasica</i>				+												
<i>Mertensiella djanaschvilii</i>				+ ²⁴												
<i>Triturus karelinii</i>	+	+			+	+					+				+	+
<i>Ommatotriton ophtyticus</i>	+		+		+					+	+					+
<i>Lissotriton lantzi</i>	+	+			+	+	+ ²²	+		+	+		+	+	+	+
<i>Bombina bombina</i>					+				+							
<i>Bufo eichwaldi</i>		+														
<i>Bufo verrucosissimus</i>	+	+			+					+	+			+		+
<i>Bufotes viridis</i>																
<i>Hyla orientalis</i>							+ ²³							+		
<i>Hyla savignyi</i>																
<i>Pelobates fuscus</i>					+ ¹⁷		+	+					+ ¹⁷		+	
<i>Pelobates syriacus</i>	+	+	+	+		+										
<i>Pelodytes caucasicus</i>	+	+			+					+	+					+
<i>Pelophylax ridibundus</i>																
<i>Rana macrocnemis</i>					+						+			+		
<i>Rana pseudodalmatina</i>																
<i>Emys orbicularis</i>	+ ¹				+						+ ¹⁶					+
<i>Trachemys scripta</i>																
<i>Mauremys caspica</i>						+										
<i>Chelonia mydas</i>																
<i>Testudo graeca</i>	+	+	+	+		+					+				+	
<i>Paralaudakia caucasia</i>																
<i>Trapelus ruderatus</i>		+														
<i>Trapelus sanguinolentus</i>	+					+								+	+	
<i>Phrynocephalus guttatus</i>						+			+					+	+	
<i>Phrynocephalus horvathi</i>		+ ¹¹	+											+	+	
<i>Phrynocephalus mystaceus</i>	+					+			+					+	+	
<i>Phrynocephalus persicus</i>		+ ¹²														
<i>Mediodactylus kotschy</i>	+															
<i>Hemidactylus turcicus</i>																
<i>Tenuidactylus caspius</i>																
<i>Anguis colchica</i>														+ ²¹		
<i>Pseudopus apodus</i>	+ ²						+	+	+		+		+	+	+	
<i>Ablepharus bivittatus</i>		+														
<i>Ablepharus chernovi</i>			+													
<i>Ablepharus pannonicus</i>		+		+												
<i>Eumeces schneideri</i>			+			+										
<i>Heremites septemtaeniatus</i>		+	+													
<i>Darevskia adjarica</i>																
<i>Darevskia aghasyani</i>																
<i>Darevskia alpina</i>					+			+		+	+					
<i>Darevskia armeniaca</i>																
<i>Darevskia brauneri</i>																
<i>Darevskia caucasica</i>																
<i>Darevskia chlorogaster</i>																
<i>Darevskia clarkorum</i>				+												

Table 5. Continuation

Species / Territory	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Darevskia daghestanica</i>																+
<i>Darevskia dahli</i>			+	+												
<i>Darevskia derjugini</i>					+						+					+
<i>Darevskia dryada</i>																
<i>Darevskia mixta</i>				+												+
<i>Darevskia nairensis</i>																
<i>Darevskia parvula</i>																
<i>Darevskia pontica</i>																
<i>Darevskia portschinskii</i>																
<i>Darevskia praticola</i>			+													
<i>Darevskia rostombekovi</i>			+													
<i>Darevskia rudis</i>													+			
<i>Darevskia saxicola</i>														+		
<i>Darevskia szczyrbaki</i>	+										+					
<i>Darevskia tuniyevi</i>																
<i>Darevskia unisexualis</i>			+													
<i>Darevskia uzzelli</i>																
<i>Darevskia valentini</i>																
<i>Iranolacerta brandti</i>																
<i>Eremias arguta</i>	+ ³		+ ¹⁹				+	+			+	+	+		+	
<i>Eremias pleskei</i>			+													
<i>Eremias strauchi</i>																
<i>Eremias suphani</i>																
<i>Eremias velox</i>	+					+			+				+		+	
<i>Lacerta agilis</i>	+ ⁴										+ ⁴		+ ¹⁸			+
<i>Lacerta media</i>	+ ⁵					+					+					+
<i>Lacerta strigata</i>									+		+					
<i>Ophisops elegans</i>	+			+		+									+	
<i>Parvilacerta parva</i>			+													
<i>Podarcis siculus</i>																
<i>Phoenicolacerta laevis</i>																
<i>Xerotyphlops vermicularis</i>																
<i>Eryx jaculus</i>	+			+		+	+		+				+		+	
<i>Eryx miliaris</i>	+					+			+					+	+	
<i>Coronella austriaca</i>		+							+			+		+		
<i>Dolichophis caspius</i>	+ ⁶				+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Dolichophis schmidtii</i>						+										+
<i>Eirenis collaris</i>				+												
<i>E. modestus</i>																
<i>E. persicus</i>			+													
<i>E. punctatolineatus</i>																
<i>Elaphe dione</i>								+		+		+	+	+	+	
<i>E. sauromates</i>	+					+		+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>E. urartica</i>	+ ⁷	+ ¹³				+ ⁷										
<i>Hemorrhois nummifer</i>																
<i>H. ravergeri</i>						+										
<i>Natrix megalcephala</i>	+				+						+					+
<i>N. natrix</i>																
<i>N. tessellata</i>																

Table 5. Continuation

Species / Territory	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Platycephalus najadum</i>	+ ⁸						+				+		+	+	+	
<i>Rhynchocalamus satunini</i>		+	+													
<i>Telescopus fallax</i>	+		+			+										
<i>Zamenis hohenackeri</i>	+	+	+			+	+						+		+	
<i>Z. longissimus</i>	+				+						+					
<i>Z. persicus</i>		+														
<i>Malpolon insignitus</i>				+ ²⁵					+					+		
<i>Psammophis lineolatus</i>		+														
<i>Gloydius caucasicus</i>																
<i>Macrovipera lebetina</i>	+					+										
<i>Montivipera albicornuta</i>																
<i>M. raddei</i>		+	+													
<i>M. wagneri</i>																
<i>Pelias berus barani</i>																
<i>P. darevskii</i>			+													
<i>P. dinniki</i>	+			+	+	+		+		+	+		+		+	+
<i>P. ebneri</i>																
<i>P. eriwanensis</i>			+													
<i>P. kaznakovi</i>	+			+	+						+					
<i>P. lotievi</i>								+		+	+		+		+	
<i>P. magnifica</i>	+				+						+					
<i>P. olguni</i>																
<i>P. orlovi</i>	+										+					
<i>P. pontica</i>																
<i>P. renardi</i>	+ ¹⁰				+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>P. shemakhensis</i>		+ ¹⁴														
<i>P. tuniyevi</i>																+ ¹⁵
<i>Vipera transcaucasiana</i>																
Total	34	21	21	14	18	23	9	11	13	11	27	6	16	18	22	15

Notes: In horizontal: 1 – Russian Federation (RF); 2 – Azerbaijan; 3 – Armenia; 4 – Georgia; 5 – Adygey, RF; 6 – Dagestan, RF; 7 – Ingushetia, RF; 8 – Kabardino-Balkaria, RF; 9 – Kalmykia, RF; 10 – Karachay-Cherkessia, RF; 11 – Krasnodar Territory, RF; 12 – Rostov Region, RF; 13 – North Ossetia – Alania, RF; 14 – Stavropol Territory, RF; 15 – Chechen Republic, RF; 16 – South Ossetia.

In columns in uppercase: 1 – subspecies *Emys orbicularis colchica* Fritz, 1994; 2 – populations from Crimea Peninsular and Caucasian Black Sea coast; 3 – populations from Crimea Peninsular and Krasnod Territory; 4 – subspecies *Lacerta agilis grusinica* Peters 1960 and *L. a. mzymtensis* (Tuniyev S. et Tuniyev B., 2008); 5 – populations from Caucasian Black Sea coast; 6 – populations from Caucasian Black Sea coast; 7 – within *Elaphe sauromatmes*; 9 – populations from Caucasian Black Sea coast; 10 – populations of Crimea Peninsular and Precaucasia; 11 – named as *Phrynocephalus helioscopus*; 12 – named as *Phrynocephalus helioscopus*; 13 – within *Elaphe sauromatmes*; 14 – within *Pelias renardi*; 15 – mentioned as *Pelias kaznakovi*; 16 – Black Sea coast population; 17 – mentioned as *Pelobates vespertinus*; 18 – subspecies *Lacerta agilis exigua*; 19 – subspecies *Eremias arguta transcaucasica*; 20 – subspecies *Darevskia caucasica vedenica*; 21 – mentioned as *Anguis fragilis*; 22 – mentioned as *Triturus vulgaris*; 23 – mentioned as *Hyla arborea*; 24 – within *Mertensiella caucasica*; 25 – mentioned as *Malpolon monspessulanus* Mertens et Mueller 1928.

The Priority Conservation Areas (PCA) and the corridors between them designated by CEPF in the Caucasus (Fig. 2) almost fully represent the key areas of the most important ecosystems in Armenia, Georgia, Azerbaijan and the neighbouring areas of Turkey and Iran. In these countries, the regional Econets are delineated as based mainly on the existing or planned

protected areas. The Caucasian parts of Turkey and Iran are nearly fully set aside as priority areas. The situation in Russia and Abkhazia is different. The central axial part of highlands of the Greater Caucasus Ridge is defined quite artificially and almost deprived of herpetofauna. The vast tracts of the Black Sea coast, remnants of pristine steppes and meadow-steppes in the West

and Central Ciscaucasus, unique dry steppes and sandy lands in the East Ciscaucasus, foothills and mid-elevations in the northern Jurassic depression between the Skalistyi and Bokovoy ridges, foothills and maritime Dagestan regions remain greatly underrepresented in protected areas (Tuniyev et al., 2019).

Biodiversity should be preserved in its intrinsic diversity and complexity, but the foremost regional goal and responsibility is set on saving endemic species from extinction. The status of such endemic species as *Natrix megalcephala*, *Zamenis persicus*, *Pelias dinniki*, *P. lotievi* and *Montivipera raddei* is quite safe because a substantial part of their ranges is covered by protected areas. Contrary to this, a number of other species are represented in protected areas insignificantly (*Phrynocephalus horvathi*, *Darevskia szczyrbaki*, *Eremias pleskei*, *Pelias kaznakovi*, *P. magnifica*, *P. eriwanensis*, *P. ebneri*, *P. tuniyevi*) or not at all (*Trapelus sanguinolentus sanguinolentus*, *Darevskia aghasyani*, *Darevskia arribasi*, *Darevskia caucasica vedenica*, *Darevskia dryada*, *Pelias orlovi*, *P. pontica*, *Eryx miliaris nogajorum*). Moreover, the habitats of *Pelias orlovi* and *P. magnifica* were not even embraced by CEPF's PCAs.

To preserve the Szczyrbak's Rock Lizard and Orlov's viper, it is essential to establish a reserve or a national park between Gelenjik and Jubga, incorporating the peaks Oblego and Papai, and to expand the territory of Sochi National Park so that to include the Mt. Bolshoi Pseushkho (Tuniyev, 2016). Some of these areas are in establishing now. Conservation of the Relict viper also implies adding the Malyi Bambak Ridge to Caucasian Biosphere Reserve. The Black Sea viper can be saved solely by creating a national park near Borçka. The Lake Arpi National Park was established in Armenia in 2009 largely for the protection of the Darevsky's viper. The Steppe Agama, Desert Sand boa and associated psammophilic communities can be protected only through the establishment of Nogaysky Steppe Reserve. The Shemakha and Kakhety Steppe Vipers need special protected areas near Shamakhi in Azerbaijan and on Shirak Plateau in Georgia.

The next regional goal is focused on conservation of globally threatened or endangered species of wide distribution, in the Caucasus – *Pelias renardi*, *Elaphe saurimates* and *Dolichophis caspius*. The first species is left beyond the PCAs and the last two are almost neglected. No large protected areas can be set aside for *Pelias renardi* for the strong patchiness of its remnant habitats. However, it is feasible to establish zoological natural monuments or cluster sites of existing protected areas, e.g. in the East Priazovie (Yasenskaya Spit and others), foothills of the West and Central Caucasus (vicinities of the Raevskaya village, Maikop and Kislovodsk towns, Gerpegem Ridge), along the Kuma-Manych Depression (Lake Manych-Gudilo shoreline). These areas are also important for preservation of the Caspian whip snake

and the Eastern four-lined ratsnake, but it also demands for the establishment of new protected areas between the Cape Bolshoi Utrish and the Kabardinka Settlement on the Black Sea coast, in Primanychie (area around the Lake Manych-Gudilo) and the Kudriavaya (Curly) Ravine in the Stavropol Territory. Caspian whip snakes will also benefit from the above-mentioned Nogaysky Steppe Reserve.

Particular attention should be paid to the hotspots of amphibians and reptiles species diversity in the Caucasian ecoregion. Such areas are the Black Sea coast (excluding the Rioni Lowland), lower çoruh basin, semi-arid depressions in the East Ciscaucasus, maritime Dagestan, Artwin Hollow, Kura-Arax Lowland (aside from its deserts), Arax riverside in Armenia and Azerbaijan, and the Talysh–Alborz massif.

The analysis of biological diversity, spatial and altitudinal distribution of existing protected areas, including water bodies and wetlands, demonstrates the inability of protected areas to fulfill their goals and to ensure sustainable management of natural ecosystems in their complexity (Krokhmal, Tuniyev, 2003). First, the Econet in Russian Caucasus and Abkhazia needs much improvement (Fig. 2). In these two countries, protected areas are concentrated in mid-elevation and highland areas of the West and Central Caucasus to protect their natural heritage. In Chechen and Dagestan Republics (East Caucasus), highlands and mid-elevations are not protected, including the unique limestone region of Inner Dagestan saturated with xerophilic endemics and relicts. In nearly all the North Caucasus, protected areas with stringent protection regime (reserves) are lacking at low elevations 800–1200 m a.s.l. The two areas retaining the unique for Russia Mediterranean semi-arid juniper and pistachio-juniper forests (Anapa – Gelenjik and foothills of Dagestan) are out of state protection as well. The northernmost enclave of the Hyrcano-Alborz biota in the Samur mouth is in Samur National Park in Dagestan and Samur-Yalama National park is located in Azerbaijan.

Much effort in international cooperation is required to establish such transboundary protected areas as East Caucasus Transboundary Area (Russia, Azerbaijan, and Georgia), North-West Caucasus (Kavkazsky, Pskhugumista reserves, Teberdinsky, Ritsa Relict and Sochi National Parks in Russia and Abkhazia) and Kolkhida International Biosphere Polygon (Sochi National Park, Psou – Bzyb interfluvium and Pitsunda-Mussera Reserve in Russia and Abkhazia). Implementation of this Econet development programme, along with other conservation measures described above for preservation of endemic and threatened species, will allow approaching the long-term goal of sustainable conservation of herpetofauna and other biodiversity in the Caucasian ecoregion.

MAIN THREATS AND PROPOSED CONSERVATION ACTIONS

The main threats to ECA reptiles, according to the IUCN Red List of Threatened Species (2024) are agriculture, residential/commercial development, and biological resource use. These threats primarily cause habitat fragmentation and loss (Visconti et al., 2018).

The major threat of habitat loss affects in particular relic forest species, and species of the steppe and semi-desert ecosystems, which are often not able to persist on agricultural and other transformed lands. *Eremias pleskei* (Armenia, Azerbaijan, Turkey and Iran) is listed as Critically Endangered, based on a population decline of more than 80% over ten years; its natural sandy habitat has virtually disappeared due to human disturbance. For habitat specialists, such as *Phrynocephalus horvathi* (Critically Endangered) which is primarily limited to patches of saltwort, wormwood semi-desert, and highly specific soils, habitat conversion can have a major impact. The disappearance of steppe vipers of the “*ursinii-renardi*” complex throughout most of the previously occupied habitats in the ECA is associated with ploughing of steppes for agriculture (Tuniyev, 2016).

Significant threats include the illegal capture of commercially valuable species for the pet trade (all representatives of the vipers, turtles, and some species of lizards) in Turkey, the Caucasus and Central Asia. Prosecution of snake species continues in the area, especially in Turkey, the Caucasus, southern regions of Russia, which is associated with low levels of environmental education (Visconti et al., 2018).

Invasive and other predatory species play a particularly important role for endemic and relic species. For example, *Procyon* impact is very high to amphibians in Western Caucasus and Lenkoran-Talysh region.

Climate change is likely to play a major role in the region in the future. Climate change has led to an increase in summer temperatures and length of dry summer period in the Western Caucasus, resulting in a reduction of habitats of mesophylic Colchis reptile species (*Darevskia derjugini*) and the increase in the number of Eastern Mediterranean species of snakes (*Dolycophis caspius*, *Platiceps najadum*) on the Black Sea Coast.

Other threats are less prominent in the IUCN Red List of Threatened species (2024) such as pollution; however, a recent risk evaluation of pesticide use to protected European reptiles suggests that ten species, including all six Habitat Directive Annex II turtles, are at above-average pesticide risk (Visconti et al., 2018).

Some examples for conservation strategy:

Aghasyan's Lizard – *Darevskia aghasyani*. Conservation status of taxa assessed as CR B2ac(iv) “Critically Endangered”, because on the basis of expert estimates found that the habitat area is less than 10 km², it may have fragmented, but at the moment consists of only one

locality and marked by extreme fluctuations in number of mature individuals (Tuniyev, Petrova, 2019). Previously Urts Ridge was part of “Khosrov Forest” State Reserve, as a cluster area. Given the exceptional uniqueness of flora and fauna of this ridge, description of about ten species of plants from Urts Ridge and the breeding for Mouflon, together with our species of relic described lizards, it is advisable to consider returning Urts Ridge to the Khosrov Reserve.

Darevsky's Viper – *Pelias darevskii*. The new finds of species in Armenia (Agasian, Agasian, 2008) were located in direct closeness (12 km) from type locality and actually did not extend the known distributional area of species. In July 2014 the species actually was found by us in Ninotsminda, Akhalkalaki, Aspindza, Akhaltsihe districts of Somkheto-Dzhavakheti Region of Georgia at Dzhavakheti Highland (Mt. Madatapa) and Erusheti Mountains (Mt. Gumbati, Mt. Airilanbashi) (Tuniyev et al., 2014). Established guidance on finding the Darevsky's viper in Turkey at a considerable distance from the known habitat were of great interest. Our research in Turkey showed that vicinity of Posof inhabits a distinct species – *Pelias olguni* (Tuniyev S. et al., 2012). Endemic subspecies live in humid (*Pelias darevskii uzumorum*) and semidry (*Pelias darevskii kumlutasi*) segments of Yalvizçam Dağları (Arsiyansky) Ridge. The taxonomic status of other finds is under discussion (Tuniyev, 2016).

The density of populations of *Pelias darevskii* in Armenia is extremely low, as the number of vipers in the identified locality in Georgia. The main threats are the killing of animals, overgrazing, trapping for the illegal zoo trade. The expansion of Darevsky's viper distribution range cannot substantially influence on its conservation status. The Darevsky's viper still remains narrow distributed sporadically spread species, not forming high-dense populations. Category rarities on the global population estimated as CR B2ab (ii, iii). Species is listed in the IUCN Red List of Threatened species (2024) and Red Data Book of the Republic of Armenia (2010) (Table 5).

Species effectively guarded exclusively in Arpilich National Park (Armenia). It is necessary to include it to recently creating Dzhavakheti National Park in Georgia area on the Dzhavakheti Highland and Erusheti Mountains and optimization borders transboundary with Arpilich National Park Mt. Madatapa in Georgia, with the participation of Darevsky's viper biotopes (Tuniyev, 2016).

Dinnik's Viper – *Pelias dinniki*. It is endemic to the Highlands of the Great Caucasus, sporadically distributed within the Russian Federation, republics of Abkhazia, Georgia and South Ossetia (Tuniyev et al., 2009). In Russian Federation, it is known from the Krasnodar Territory and republics of Adygei, Karachay-Cherkessia, Chechen and Dagestan (Tuniyev, Tuniyev, 2008; Red Data Book of Ingushetia Republic, 2007). During the last decade significantly expanded understanding of the range of the species. We have found isolated populations

on Mt. Zhitnaya of Lagonaksky Ridge, Adygei (north-western limit), the tops of Hakudzh, Lysaya of Chernomorsky Chain, Krasnodar region (western limit) (Tuniyev, Tuniyev, 2007, 2013); in vicinity of pass Genukh and upper basin of Dzhurmut River, Dagestan (eastern limit). In addition, the new localities we have discovered on Aibga Ridge (Krasnodar Territory), Kutakheku Ridge (Abkhazia), upper basin of Bolshaya Liakhvi River (South Ossetia), etc. There are no reliable findings in the territory of the republics of Kabardino-Balkaria and Ingushetia yet, but it is likely they live there too (Tuniyev, 2016). Probably represents a complex of cryptic forms in the east of range.

It is listed in the IUCN Red List of Threatened species (2024), the Red Books of the Russian Federation (2021), Krasnodar Territory (2017), the republics of Adygei (2021), Karachay-Cherkessia (2013), Chechen (2020), Dagestan (2020), Republic of North Ossetia-Alania (2022), Kabardino-Balkaria (2018) and Republic of South Ossetia (2017) (Table 5). In Chechen Republic and Dagestan species is extremely rare, sporadically distributed on most mesophyllous parts of subalpine belt. The main threats for western populations is a recreational development, construction of ski facilities on the territory of Sochi National Park, the planned mastering of the Caucasian reserve, development of resorts in the North Caucasus on existing protected territories; for eastern populations is overgrazing and absence of high rank protected areas (reserves and national parks). Category rarities on the global population estimated as VU B1ab (iii, v), in a new edition of the Red Data Book of the Russian Federation (2021) mind category VU C1 + 2a.

To save the polymorphic populations of species, it is necessary to abandon ambitious plans for transformation of natural landscapes in the Highlands of the Sochi National Park (Aibga Ridge) and in Caucasian reserve (basins of the upper flowing of rivers Mzymta and Malaya Laba); create a new Federal protected areas in the Itum-Kalinskaya Hollow of Chanty-Argun River (based on former Soviet sanctuary) in Chechen Republic and Dagestan reserve plots clustered Tokhor River, Mt. Guton and vicinity of Genukh pass (Tuniyev, 2016).

Armenian Steppe Viper – *Pelias eriwanensis*. Disjunctive distributed on the southern slopes of the Lesser Caucasus and the Armenian Highland endemic relict species. The species range includes Armenia, Azerbaijan, Turkey and Northwestern Iran (Rajabizadeh et al., 2011). Recently, the species has been found on the shores of Lake Kartsakhi in South Georgia (Tuniyev S. et al., 2014) and on Bargushat Ridge in Armenia (Tuniyev, 2016).

Isolated populations of *Pelias eriwanensis* inhabit rocky mountain meadow-steppe, juniper bushes on the slopes of quite volcanoes and arid ridges (Urc, Karabakh, etc.), rarely rise down along the canyons of the rivers to the middle-mountain belts, where the steppe outliers in the canyons (Kasakh River, Armenia). Sporadic

animals, rarely up to 5 specimens at 1 km of the route. The main threats are the killing of animals and destruction of their habitats, overgrazing both in Transcaucasian Republics and in Turkey. Category rarities on the global population estimated as VU B1ab (iii, v). Species is listed in the Red Book of Armenia (2010) (Table 5). It is necessary to list species in Red Books of Republics Azerbaijan and Georgia. .

Erevan mountain-steppe viper currently protected in Armenia on Khosrov reserve territory, formally defined in Sevan National Park and Zangezur Sanctuary. Species habitats on Urc (former Sarajbulag) Ridge has dropped out from under protection in connection with the deletion of this site from the Khosrov reserve. To save the species requires the creation of transboundary protected area around Kartsakhi Lake in South Georgia and Turkey, creating local reserves on Coast of Childyr Lake in Turkey.

Kaznakov's Viper – *Pelias kaznakovi*. The oppressed relict endemic to Colchis with slightly irradiation, sporadically distributed in foothill areas of Krasnodar Territory, Republics of Abkhazia, Adygei, in western Georgia and Adzharia within the former Soviet Union and on the Lazistan coast of Turkey (Orlov, Tuniev, 1986). In the Russian Federation, area covers foothill areas along the Black Sea coast from vicinity of Tuapse to the border with Abkhazia, on the northern slope of the Western Caucasus from the town Goryachy Kluch to the foothills of Apsheronsky District of Krasnodar Territory and Tulsy District of Adygei Republic. It is found in a number of new localities in Turkey (Afsar, Afsar, 2009; Tuniyev et al., 2019).

Pelias kaznakovi has never been numerous and now progressively disappears throughout the area (Ostrovskikh, 1991). Currently, most biotypes, or destroyed or heavily transformed in connection with the construction of Olympic venues and involving them in the infrastructure of the Mzymta – Psou Rivers area. Apparently, the total number of species in the Russian Federation is not more than 2000 individuals.

The main threats are the killing of animals and destruction of their habitats, intensive trapping for the illegal zoo trade, recreational mastering the Black Sea coast of the Caucasus, to change the zoning of the Sochi National Park, with the transfer of plots of vipers and the protected habitat of protected zones in the lower category of zoning. Category rarities on the global population estimated as EN B2ab (ii, iii, v), in a new edition of the Red Data Book of the Russian Federation (2021) mind category EN A4abcd; B2ab (i, ii, iii, iv, v). *Pelias kaznakovi* is listed in the IUCN Red List of Threatened species (2024), was listed the Red Book of the USSR (1984), the Red Data Book of Georgian SSR of the former Georgian Soviet Socialist Republic (1982). It is included into the Red List of Georgia (2024), Red Books of Russian

Federation (2021), Krasnodar Territory (2017), Republic of Adygei (2021) (Table 5).

The bulk of the range in Russia remains on the territory of Sochi National Park, small populations are found in the Caucasian reserve. Formally, species is protected in Ritza relic National Park, Pskhu-Gumista reserve (Abkhazia), in the Kintrish reserve and Mtirala National Park (Georgia), Kamili National Park (Turkey).

To save *Pelias kaznakovi* in Sochi National Park it should be included in the functional zoning in especially protected or reserved zone. Important measure is breeding in captivity with subsequent reintroduction (Tuniyev, 2016).

Lotiev's Viper – *Pelias lotievi*. Endemic species probably represents a complex of cryptic forms. The total area covers mainly middle mountain area of Great Caucasus within Russia, with little penetration in Georgia and Azerbaijan. In the Russian Federation, this snake was found in semi-arid hollows in Eastern and Central Caucasus, where it inhabits shibliaks, frigana, mountain-steppe areas from 1200 to 1800 m a.s.l. In the Krasnodar Territory found in the midlands band at an altitude of 1500–1700 m a.s.l., where *Pelias lotievi* inhabits xerophyllous subalpine meadows, scrub and rocky associations and talus slopes. For species description material was available only from 8 localities; but later after the numerous expeditions, covering the whole of the Northern Caucasus the detailed distribution data (about 70 localities) were collected. In the East, the range of *Pelias lotievi* reaches coastal Dagestan in vicinity of settlement Izerbash (Kolichi River), covering almost the entire foothill and mountainous Dagestan, except in the highland sections of the Main Ridge. To the west, *Pelias lotievi* inhabits semiarid hollows of Chechen Republic, Ingushetia, North Ossetia-Alania, xerophyllous slopes of Mt. Elbrus and Skalisty (Rocky) Ridge in Kabardino-Balkaria. Further west it is a chain of isolates in hemixerophyllous landscapes of Bokovoy (Forward) and Skalisty (Rocky) ridges in the Karachay-Cherkessia Republic up to the extreme western finds at the watershed of Bolshaya Laba and Malaya Laba Rivers in the Krasnodar Territory.

The main threats are overgrazing, reducing the protective properties of biotopes, direct destruction of man, and weak coverage of the habitats of the species by existing network of high rank protected areas, i.g. reserves and national parks. Category rarities on the global population estimated as NT, in relation to the total area of the species, not exceeding 20000 km². *Pelias lotievi* is listed in the Red Books of Krasnodar Territory (2017), the Chechen (2020), North Ossetia-Alania (2022), Kabardino-Balkaria (2018) and Karachay-Cherkessia Republics (2013) (Table 5). An isolated population is protected in the territory of the Caucasian reserve; part of the range is included in Teberdinsky, Prielbrusye, Alania National Parks, Erzi, Kabardino-Balkarsky

Vysokogornyy and Severo-Osetinsky reserves. Formally preserved on the territory of Charodinsky sanctuary in Dagestan. It is necessary to create new protected areas in Sadono-Unal'skaya Hollow of North-Ossetia-Alania, Itum-Kalinskaya Hollow of Chechen Republic, and in several places of inner-mountain Dagestan (Tuniyev, 2016).

Relic Viper – *Pelias magnifica*. The oppressed endemic relict species, has a limited amount of habitat, conservation depends even on short anthropogenic influences. The entire area is located in the Russian Federation and covers Skalysty (Rocky) Ridge within Krasnodar Territory, Republic of Adygei, possibly being in the Karachay-Cherkessia Republic (Tuniyev, Ostrovskikh, 2006). Species range covers so-called Belo-Labinsky Refugio of Colchis biota (Tuniyev, 1990) and represents a complex option derivatives of Colchis vegetation enriched with elements of Mediterranean and even the steppe vegetation. Habitats represented by light oak groves, dry stretches of grassy meadows and shrubs on rocky limestone cornices of arrays in the range of heights from 700 to 1000 m a.s.l. (Tuniyev, 2016; Tuniyev et al., 2016).

Population's density is extremely low for a day excursion numbered no more than three specimens. The main threats are naturally archaic area, which constantly highlights the grassroots fires, increasing recreational press, trapping animals for illegal zoo trade.

Pelias magnifica included in the IUCN Red List of Threatened species (2024) category EN A1cd + 2 CD, Red Data Book of the Russian Federation (2021) with category EN A2abc; B2ac(iv), Red Book of Krasnodar Territory (2017) with category EN A1cd+2cd and Red Book of Adygei Republic (2021) with category EN B1ab(i, ii, iii, v); C2a(i) (Table 5). Thus, a rapid assessment of the year 2014 allowed to state the existence of stable small, exposed to anthropogenic limiting factors population of Relic Viper in the type locality and agree to the terms in the IUCN Red List of Threatened species (2024) category of threats the existence of species within Krasnodar Territory – EN A1cd+2cd (Tuniyev S. et al., 2016). Insignificant part of the population is protected in the Caucasian reserve, to which it is necessary to include the Maly Bambak Ridge.

Orlov's Viper – *Pelias orlovi*. Endangered relict endemic species with number declining progressively. The entire area is located in the Krasnodar Territory of the Russian Federation and covers both slopes of the lowest Northwestern part of the Greater Caucasus from Markhot Ridge in the West to the peak Bolshoy Pseushkho in the East. Distribution area lies entirely within the area of influence of the Mediterranean climate and development of xero-mesophyt habitats. Species occurs in different versions of submediterranean landscapes: from intrazonal riparian glades to steppe-meadows and ecotones of Juniper forests. Range of high-altitude

distribution ranges from 450 to 950 m a.s.l. (Tuniyev, 2016).

The number of species is very low, at the end of the last century for a day excursion numbered no more than 3 specimens. Express score 2014–2016 years testified to the disappearance of a species in a number of localities (northern foothill of Mt. Papay, vicinity of Gelendzhik City, etc.) and a catastrophic populations' density decreasing in the surviving habitats. The main threat was and it remains illegal trapping of animals for zoo trade. Category rarities on the global population estimated as CR B1ab (i, v); C2A(i), in a new edition of the Red Data Book of the Russian Federation (2021) has category EN A2abcd. It is listed in the IUCN Red List of Threatened species (2024) and Red Book of Krasnodar Territory (2017).

This species formally defined at recent organizing regional Markhot Nature Park. It is necessary to organize cluster plot of Utrish reserve at Mt. Papay, or creation of a full-fledged Novorossiysk reserve. It is in accordance with the earlier recommendations as well as implementing the decision of UNEP within the framework of the compensatory actions Sochi-2014 Winter Olympics to include in the composition of the Sochi National Park Mt. Bolshoy Pseushkho (Tuniyev, Timukhin, 2013).

Eastern Steppe Viper — *Pelias renardi*. Species is reduced and continuing to reduce population size and habitat caused by human activities. The total area covers the steppe and semi-desert area of the South-Eastern European countries, Kazakhstan and Central Asia. In the Russian Federation, it is found from the Volga-Kama region north to the Precaucasia region South and Central Altai Mountains in the East (Ananjeva et al., 2006). In the Caucasus ecoregion, area covers the lowland and the foothills of the Northern Caucasus. According to our observations, in the Central Caucasus *Pelias renardi* maximum penetrates mountain country.

Found on the plains of various types (loess, alluvial-loess, terraced), on hills, in lower-mountain belts. It inhabits forest edge, shrub associations, shibliaks, steppe slopes (Ostrovskikh, Plotnikov, 2003). In the Southeast of the range rises up in Krasnodar Territory to 1000 m a.s.l., is able to live on the sandy sea spits. In conditions of anthropogenic landscape forms narrow stripe-like settlements in badlands and bargain sites, tree planting, etc. (Ostrovskikh, Plotnikov, 2003a). In the Central Caucasus, in the area of the Elbrus gap forest vegetation, *Pelias renardi* together with other steppe species of plants and animals penetrate mountains up to 1500 m a.s.l. (Tuniyev, 2016).

At the end of the last century, the density in the Caucasus had up to 30 animals per 1 hectare. Currently the number of habitats and the number of snakes they declined sharply. Major threats remain steppe and forest-steppe landscape transformation and physical

extermination by man. Category rarities on the global population estimated as VU A1c+2c, in a new edition of the Red Data Book of the Russian Federation (2021) has category VU A4cd; B1ab (i, ii, iii, iv). *Pelias renardi* is listed in the IUCN Red List of Threatened species (2024), in the Caucasus ecoregion – in the Red Books of Stavropol (2013) and Krasnodar (2017) territories, republics of Dagestan (2020), Chechen (2020), Karachay-Cherkessia (2013), Adygei (2021), North Ossetia-Alania (2022), Kabardino-Balkaria (2018).

In the Caucasian part of the distributional area species it is not protected, a tiny population exists on the northern periphery of the reserve Utrish and Kislovodsk National Park. The cluster is required to organize sections of the existing reserves in areas of dense habitation vipers, an extension of the recently established Kislovodsk National Park, with including of *Pelias renardi*'s biotopes in the Region of Caucasian Mineral Waters (Tuniyev, 2016).

Shemakha Viper — *Pelias shemakhensis*. Narrow-endemic, oppressed relic species, whose area covers the Shamakhi District of Azerbaijan. Until recently, no records was known from the northeastern steppe regions of Eastern Georgia. In 2016, it was rediscovered here (Tuniyev et al., 2018). Alekperov (1978) wrote that in vicinity of Shemakha a viper occurs on the altitude of a 700 m a.s.l. on the stony areas of mountains, covering by a xerophyllous grasses and shrub vegetation, also in the small agricultural sowing, in the heaps of stone on the plough-lands and along the roads. According to our observations, the biotopes of species (in both Azerbaijan and Georgia) are presented by shibliaks of *Paliurus spina-christy* and ecotones of dry *Andropogon* steppes and derivatives of the broad-leaved forests on the stony slopes of foothills. Alekperov (1978) recorded the numerous specimens originated from Shemakha: only for feeding study, 22 specimens were dissected. At present, the species became very rare in Northwest Azerbaijan; in Northeast Georgia is on the verge of extinction. As a rare taxa, limited in range and abundance, *Pelias shemakhensis* named as *Pelias renardi* is included in the Red Book of Azerbaijan (2013). *Pelias shemakhensis* should be included in the IUCN Red List of Threatened species (2024) and Red Book of Georgia with the status category CR B1ab (i, ii, iii, iv, v).

To save the species it is necessary to organize protected areas in vicinity of Shemakha in Azerbaijan and cluster plots of Vashlovani reserve on the Shirak Plateau in Georgia.

Tuniyev's Viper — *Pelias tuniyevi*. Endangered narrow distributed relict endemic species with declining progressively number. All known finds are located in the left-bank basin of the middle flow of the Kura River from the Borzhom Gorge (east slope of Meskheti Ridge) in Georgia to middle-mountain districts of South Ossetia (east foothills of Likhsky Ridge and south

spurs of Central Caucasus) (Ananjeva et al., 2021). It inhabits mid-altitude broad-leaved forests, *Carpinus orientalis* shibliak and post-forest glades in the range of elevations from 700–850 m in the Borzhom Gorge of Georgia to more than 1300 m a.s.l. in the ruins of Atsriskhevi of South- Ossetian Reserve. Currently, biotopes of *P. tuniyevi* are characterized by more xero-mesophilic traits and moderately warm mezo-climate in comparison with typical mesophilic biotopes of North-Colchian (Krasnodar Territory – Abkhazia) and, especially, Adzharo-Lazistanian for *P. kaznakovi*, living in the humid subtropical climate.

Pelias tuniyevi is listed in the Red Books of Republic of South Ossetia (2017) (named *P. kaznakovi*) and partly under name *P. kaznakovi* in Red Data Book of Georgian SSR (1982). Small parts of area protected in South-Ossetian Reserve and Borjomi-Kharagauli National Park.

As can be seen from the foregoing material, relatively positive protection present with such endemics as *Pelias darevskii*, *P. dinniki*, *P. lotievi*, a significant part of the habitats of these vipers is covered by the territories of the nature reserves and national parks. At the same time, it is not a case for *Pelias orlovi*, *P. shemakhensis*; *Pelias kaznakovi*, *P. magnifica*, *P. ebneri*, *P. eriwanensis* and *P. tuniyevi* which are poorly represented within the protected areas. Moreover, *Pelias orlovi* and *P. magnifica* habitats were not even included in the priority regions of the CEPF.

We provide the recommendations on the organization of new protected areas, or the expansion of existing protected areas within the Caucasian Isthmus. Analysis of biological diversity and spatio-altitudinal characteristics of protected natural territories and species in the Caucasus showed that they not fully ensure the main goals for the protection and rational use of natural resources, including long-term preservation of shield-head vipers. In some cases, international cooperation is required to create protected areas. They are East-Caucasian Transboundary Territory, uniting Mt. Guton, Tlyaratinsky Sanctuary, vicinity of Genukh pass, Lagodekhi and Zakataly State Reserves, Shakhdag National Park (Russia, Azerbaijan, Georgia); North Colchis Transboundary Territory, uniting Caucasian, Pskhu-Gumista, Pitsunda-Myussera Reserves, Sochi and Ritza National Parks (Abkhazia, Russia) and Ashotsk-Javakheti Transboundary Territory, uniting the Arpilich National Park, Javakheti National Park and Erusheti Mountains (Armenia, Georgia, Turkey).

Of course, this is not a complete list of protected areas which should be considered for the transboundary cooperation between Georgia and Turkey, between Armenia, Iran and Azerbaijan. This important goal should be the subject of a separate discussion. The implementation of this programme, along with suggested above other protected areas for the protection of all endemic

and endangered species, will come as close to a sustainable long-term reliable completeness of viperidae snakes biodiversity conservation (as an umbrella-species) in the Caucasian ecoregion.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Nikolai Orlov and Igor Doronin for valuable comments an earlier version of the manuscript and all the colleagues and friends who shared field work in the Caucasus with us. We are grateful to Alexey Egoshin, who performed cluster analysis of our data, Sofia Tuniyeva and Mikhail Kravchenko for processing photographs and drawings. We are sincerely grateful to anonymous reviewers for their kind help and useful comments, which helped us to improve the previous version of the manuscript. Thanks a lot for Ted Papenfuss for his kind help with English translation.

FUNDING

This study was completed with partial financial support from under the state theme 122031100282-2. No additional grants to carry out or direct this particular research were obtained.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

The present work is based on the literature sources and own long-term study of the Caucasian ecoregion which does not contain any sources on human, or animals that meet the criteria of Directive 2010/63/EU.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare no conflicts of interest.

REFERENCES

- Afsar M., Afsar B., 2009. A new locality for *Vipera (Pelias) kaznakovi* Nikolsky, 1909 (Reptilia, Viperidae) in the North-Eastern Anatolia // Russ. J. Herpetology. V. 16. № 2. P. 155–158.
- Agasian L.A., Agasian A.L., 2008. New information about distribution and conservation of Darevsky's viper (*Vipera darevskii* Vedmederya, Orlov et Tuniyev, 1986) // Problems of Herpetology. Materials of the Third International conference of Herpetological Society named after A.M. Nikolsky. N.B. Ananjeva edit. St.-Petersburg. P. 7–10. [in Russian].
- Alekperov A.M., 1978. Amphibians and reptiles of Azerbaijan. Baku: Elm. 262 p. [in Russian].
- Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Barabanov A.V., 2006. The Reptiles of Northern Eurasia. Sofia–Moscow: Pensoft. 232 p. [in Russian].

- Ananjeva N.B., Gabaev V.N., Iremashvili G.N., Lotiev K.Yu., Petrova T.V., 2021. The taxonomic status of the vipers of the *Pelias (kaznakovi)* complex in the mid flow of the Kura River basin in the East Transcaucasia // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 325. № 1. P. 3–33.
- Arribas O.J., 2012. Osteology of *Darevskia defilippi* (Camerano, 1877) raises doubts: is it really a close relative of *Darevskia raddei* (Boettger, 1892) // Herpetozoa. V. 25. № 1/2. P. 72–74.
- Arribas O., Candan K., Kumulstas Y., Ilgaz Ç., 2021. Multivariate analysis of geographic variation in *Darevskia clarkorum* (Darevsky et Vedmederja, 1977), correlation with geographic and climatic parameters, and true status of *Darevskia dryada* (Darevsky et Tuniyev, 1997) // Zootaxa. V. 4990. № 1. P. 1–22.
- Bini L.M., Diniz-Filho J.-A.S.F., Rangel T.F.V.B., Pereira Bastos R., Pinto M.P., 2006. Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot // Diversity and Distributions. V. 12. № 5. P. 475–482.
- Candan K., Kornilios P., Ayaz D., Kumlutaş Yu., Gül S., Caynak E.Y., Ilgaz Ç., 2021. Cryptic genetic structure within Valentin's Lizard, *Darevskia valentine* (Boettger, 1892) (Squamata, Lacertidae), with implications for systematics and origins of parthenogenesis // Systematics and Biodiversity. P. 1–17. Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF, www.panda.org/caucasus/cepf and www.cepf.net). CEPF (www.panda.org/caucasus/cepf)
- Dufresnes C., Ghielmi S., Halpern B., Martínez-Freiría F., Mebert K., Jelić D., Crnobrnja-Isailović J., Gippner S., Jablonski D., Joger U., Laddaga L., Petrovan S., Tomović L., Vörös J., İğci N., Mert Kariş M., Zinenko O., Ursenbacher S., 2024. Phylogenomic insights into the diversity and evolution of Palearctic vipers // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 197, August 2024, 108095. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108095>
- Dunaev E.A., Imshenitzky A.V., 2018. Amphibians and Reptiles – introduced and invasive species // Russ-Terra Mag. V. 5. № 4. P. 4–16. [in Russian].
- Freitas S., Vavakou A., Arakelyan M., Drovetski S.V., Crnobrnja-Isailović J., Kidov A.A., Cogălniceanu D., Corti C., Lymberakis P., Harris D.J., Carretero M.A., 2016. Cryptic diversity and unexpected evolutionary patterns in the meadow lizard, *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834) // Systematics and Biodiversity. P. 1–14.
- Freitas I., Ursenbacher S., Mebert K., Zinenko O., Schweiger S., Wüster W., Brito J.C., Jelka Crnobrnja-Isailović J., Bálint Halpern B., Soumia Fahd S., Santos X., Pleguezuelos J.M., Joger U., Orlov N., Lourdaís M.E.O., Zuffi M.A.L., Strugariu A., Zamfirescu S.-R., Martínez-Solano I., Velo-Antón G., Kaliontzopoulou A., Martínez-Freiría F., 2020. Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae) // Amphibia–Reptilia. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10007>
- Frost D.R., 2024. Amphibian Species of the World: An Online Reference; Version 6.2; American Museum of Natural History: New York, USA. Available online: <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php> (accessed on 14 July 2024)
- Hortal J., de Bello F., Diniz-Filho J.A.F., Lewinsohn T.M., Lobo J.M., Ladle R.J., 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 46. № 1. P. 523–549.
- IUCN Red List of Threatened species. <https://www.iucn-redlist.org/> accessed on July 31, 2024.
- Joger U., Zinenko O., 2021. Is *Vipera orlovi* a distinct species? // Russ. J. Herpetology. V. 28. № 1. P. 60–66.
- Krokhmal A.G., Tuniyev B.S., 2003. Condition and perspectives of development of protected areas of North Caucasus Ecoregion // 80-years of Caucasian Reserve: way from Grate Duce Hunting area to World Nature Heritage. Sochi: Prospect. P. 46–57.
- Kukushkin O.V., Doronin I.V., Tuniyev B.S., Ananjeva N.B., Doronina M.A., 2017. Introduction of amphibians and reptiles in Caucasus and Crimea: general review and some facts // Current Studies in Herpetology. V. 17. № 3/4. 157–197.
- Kurnaz M., Bülbül U., Eroğlu L.J., Koç H., Kutrup B., 2017. Morphological Reevaluation on the Subspecific Position of *Darevskia derjugini* in Turkey // Russ. J. Herpetology. V. 24. № 3. P. 209–216.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Gustavo A.B., da Fonseca G.A.B., Jennifer Kent J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities // Nature. V. 403. P. 853–858.
- Nilson G., Tuniyev B.S., Orlov N.L., Hoggren M., Andrén C., 1995. Systematics of the Vipers of the Caucasus: Polymorphism or Sibling Species? // Asiatic Herpetological Research. V. 6. P. 1–26.
- Nilson G., Andrén C., 2001. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // Acta Zoologica. V. 47. № 2–3. P. 87–267.
- Orlov N.L., Tuniyev B.S., 1986. Contemporary ranges, possible ways of their formation and phylogeny of three viper species of the Euro-Siberian group of the *Vipera kaznakowi* complex in the Caucasus // Trudy Zool. Inst. AN SSSR. V. 157. P. 107–135. [in Russian].
- Orlova V.F., Tuniyev B.S., 1989. On the taxonomy of the Caucasian common toads belonging to the group *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Bull. Mosk. Obshchestvo Ispytatelei Prirody. Ser. Biol. V. 94. № 3. P. 13–24. [in Russian, with English abstract].
- Ostrovskikh S.V., 1991. On biology of Caucasian viper // Actual problems of ecology and Nature conservation of Black Sea coast. Krasnodar. Part. 1. P. 159–160. [in Russian].

- Ostrovskikh S.V., Plotnikov G.K.*, 2003. To spread the steppe Viper (*Vipera renardi* Christ., 1861) in the Krasnodar region and the Republic of Adygei // Actual problems of ecology and Nature conservation of south regions of Russia and adjusted territory. Krasnodar. P. 89–91. [in Russian].
- Ostrovskikh S.V., Plotnikov G.K.*, 2003a. Tape settlements steppe Viper (*Vipera renardi* Christ.) in the anthropogenic landscape // Animals in anthropogenic landscape. Materials 1 International Confer. Astrakhan. P. 48–50. [in Russian].
- Özdemir N., Dursun C., Üzümlü N., Kutrup B., Gül S.*, 2020. Taxonomic assessment and distribution of common toads (*Bufo bufo* and *B. verrucosissimus*) in Turkey based on morphological and molecular data // Amphibia–Reptilia. V. 41. P. 399–411.
- Pyron R., Burbrink F.T., Colli G.R., de Oca A.N., Vitt L.J., Kuczynski C.A., Wiens J.J.*, 2010. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees // Mol. Phylogenet. Evol. V. 58. № 2. P. 329–342.
- Rajabizadeh M., Nilson G., Kami H.G., Naderi A.R.*, 2011. Distribution of the subgenus *Acridophaga* Reuss, 1927 (Serpentes: Viperidae) in Iran // Iranian Journal of Animal Biosystematics (IJAB). V. 7. № 1. P. 83–87.
- Red Data Book of Adygei Republic. Part 2. Animals, 2021. Third ed. Majkop: Department of Environmental Protection and Natural Resources of the Republic of Adygea. 401 p. [in Russian].
- Red Data Book of the Republic of Armenia. Animals, 2010. Yerevan. 367 p.
- Red Book of the Republic of Azerbaijan. Rare and endangered animal species, 2013. Resp. edit. Alakbarov I. Kh. Second edit. Baku. 517 p.
- Red Data Book of Chechen Republic. Rare and endangered species of plants and animals, 2020. Grozny. 432 p. [in Russian].
- Red Data Book of Dagestan. Plants and animals, 2020. / Ed. By Abdurakhmanov G.M. Makhachkala: Dagestan publ. 552 p. [in Russian].
- Red Data Book of Georgian SSR. Rare and endangered species of animals and plants, Some Nature Monuments, 1982. Ed. by Kacharava V. Ja. Tbilisi. 225 p. [in Georgian].
- Red Data Book of Ingushetia Republic. Plants and animals, 2007. Magas: Serdalo. 368 p. [in Russian].
- Red Data Book of Kabardino-Balkar Republic, 2018. Nalchik: Pechatnyi Dvor. 496 p. [in Russian].
- Red Data Book of Karachay-Cherkessia Republic, 2013. Cherkessk: Natrizdat. 360 p. [in Russian].
- Red Data Book of Krasnodar Territory (Animals), 2017. / Ed. by Zamotaylov A.S. Third ed. Krasnodar. V. 1. 504 p. [in Russian].
- Red Data Book of the Russian Federation. Animals, 2021. Moscow: Izdatelstvo Eksmo. 1128 p. [in Russian].
- Red Data Book of Republic North Ossetia – Alania. Rare and endangered species of plants and animals, 2022. Resp. ed. Komzha A.L., Lipkovich A.D. and Popov K.P. Vladikavkaz: Pero i Kist. 248 p. [in Russian].
- Red Data Book of the Republic of South Ossetia, 2017. Nalchik: M. and V. Kotliarov Press. 304 p. [in Russian].
- Red Data Book of USSR. Rare and endangered species of animals and plants, 1984. Ed. By Borodin A.M. et al. Second ed. Moscow: Lesnaya promyshlennost. V. 1. 392 p. [in Russian].
- Red Data Book of Stavropol Territory, 2013. Resp. ed. Likhovid A.A. Stavropol: Asterix. V. 2. Animals. P. 157. [in Russian].
- Red List of Georgia (in Georgian) https://ka.wikipedia.org/wiki/%E1%83%A1%E1%83%90%E1%83%A5%E1%83%90%E1%83%A0%E1%83%97%E1%83%95%E1%83%94%E1%83%9A%E1%83%9D%E1%83%A1_%E1%83%AC%E1%83%98%E1%83%97%E1%83%94%E1%83%9A%E1%83%98_%E1%83%9C%E1%83%A3%E1%83%A1%E1%83%AE%E1%83%90. Accessed 08/02/2024.
- Saberi-Pirooz R., Ahmadzadeh F., Ataei S., Taati M., Qashqaei A.T., Carretero M.A.*, 2018. A phylogenetic assessment of the meadow lizard *Darevskia praticola* (Eversmann, 1834) from Iran // Zootaxa. V. 4441. № 1. P. 046–058.
- Salvi D., Carranza S., Mendez Y., Davis J.H.*, 2018. Evolution, biogeography and systematics of the western Palaearctic *Zamenis* ratsnakes // Zoologia Scripta. V. 47. № 4. P. 441–461.
- Schmidtler J.F., Heckes U., Bischoff W., Franzen M.*, 2002. Altitude-dependent character variation in rock lizards of the *Darevskia clarkorum* (Darevsky et Vedmederja 1977) / *D. dryada* (Darevsky et Tuniyev 1997) complex: a case of climate parallel variation of pholidosis? (Reptilia: Squamata: Sauria: Lacertidae) // Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden. V. 23. P. 141–156.
- Speybroeck J., Beukema W., Dufresnes C., Fritz U., Jablonski D., Lymberakis P., Martínez-Solano I., Razzetti E., Vamberger M., Vences M., Vörös J., Crochet P.-A.*, 2020. Species list of the European herpetofauna – 2020 update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica // Amphibia-Reptilia. V. 41. P. 139–189.
- Thanou E., Jablonski D., Kornilios P.*, 2023. Genome-wide single nucleotide polymorphisms reveal recurrent waves of speciation in niche-pockets, in Europe's most venomous snake // Mol. Ecol. 32. P. 3624–3640.
- Tuniev B.S.*, 1990. On the Independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile Speciation // Asiatic Herpetological Research. V. 3. P. 67–84.
- Tuniev B.S.*, 2016. Rare species of shield-head vipers in the Caucasus // Nature Conservation Research. V. 1. № 3. P. 11–25.
- Tuniev B.S., Avci A., Ilgaz C., Olgun K., Petrova T.V., Bodrov S.Yu., Geniez P., Teynie A.*, 2018. On taxonomic

- status of shield-head vipers from Turkish Lesser Caucasus and East Anatolia // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 322. № 1. P. 3–44.
- Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Aghasyan A.L., 2019. Snakes of the Caucasus: Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation. Saint Petersburg, Moscow: KMK Scientific Press. 276 p.
- Tuniyev B.S., Timukhin I.N., 2013. Mountain Bolshoy Pseushkho – new unique plot of Sochi National Park // Proc. of scientific papers. Sochi: RIO SNIC RAN. P. 175–180. [in Russian].
- Tuniyev B.S., Shagarov L.M., Olkhovsky D.A., 2023. Trends in the transition of alien herpetofauna species to the status of invasive in the Krasnodar Kray // Russ. J. Herpetology. V. 30. № 1. P. 20–26.
- Tuniyev S.B., Ostrovskikh S.V., 2006. Intraspecific taxonomy and geographical variation of *Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898) (Reptilia: Sauria) in the northwestern part of its habitat // Current Studies in Herpetology. № 5/6. P. 71–92. [in Russian].
- Tuniyev S.B., Tuniyev B.S., 2007. Vipers of the Krasnodarsky Territory, Russia // 2nd Biology of the Vipers Conference. CIBIO. 24–27 September 2007 Fundação Dr. António Cupertino de Miranda Porto. Portugal. P. 39.
- Tuniyev S.B., Tuniyev B.S., 2008. 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) // Russ. J. Herpetology. V. 24. № 3. P. 209–216.
- Tuniyev B.S., Tuniyev S.B., 2009. Conservation strategy for endemic species of Caucasian vipers (*Pelias kaznakovi*, *P. dinniki*) // Status and protection of globally threatened species in the Caucasus (eds Zazanashvili N., Mallon D.). Tbilisi. P. 165–169.
- Tuniyev B.S., Tuniyev S.B., 2013. Dinnik's viper (*Pelias dinniki* (Nikolsky, 1913)) // Red Data Book of Adygei Republic. Rare and endangered animals and plants. Majkop. V. 2. Animals. P. 247–248. [In Russian]
- Tuniyev B., Nilson G., Agasyan A., Orlov N.L., Tuniyev S., 2009. *Vipera dinniki* (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T23001A114547350. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T23001A9407314.en>.
- Tuniyev S.B., Doronin I.V., Kidov A.A., Tuniyev B.S., 2011. Systematic and geographical variability of meadow lizard, *Darevskia praticola* (Reptilia: Sauria) in the Caucasus // Russ. J. Herpetology. V. 18. № 4. P. 295–316.
- Tuniyev S.B., Avci A., Tuniyev B.S., Agasian A.L., Agasian L.A., 2012. Description of a New Species of Shield-Head Vipers – *Pelias olguni* sp. nov. from Basin of Upper Flow of the Kura River in Turkey // Russ. J. Herpetology. V. 19. № 4. P. 307–313.
- Tuniyev S.B., Iremashvili G.N., Heras B. de las, Tuniyev B.S., 2014. About type locality and finds of Darevsky's viper (*Pelias darevskii* Vedmederja, Orlov et Tuniyev, 1986), Reptilia: Viperinae) in Georgia // Russ. J. Herpetology. V. 4. № 4. P. 1–10.
- Tuniyev S.B., Kidov A.A., Tuniyev B.S., 2016. Additions to the description and rapid assessment of the status of a population of the relic viper (*Pelias magnifica* (Tuniyev et Ostrovskikh, 2001)) (Ophidia, Viperinae) at a type locality // Current Studies in Herpetology. V. 16. № 1/2. P. 43–50. [in Russian].
- Tuniyev B.S., Tarkhnishvili D., Aghasyan A.L., Bunyatova S.N., Kamali K., Mirghazanfari S.M., Tok C.V., Çiçek K., 2020. Amphibians and reptiles of the Caucasus. –in Zazanashvili N., Garforth M. and Bitsadze M., eds. Ecoregional Conservation Plan for the Caucasus, 2020 Edition: Supplementary Reports. WWF, KfW, Tbilisi. P. 83–96.
- Turkozan O., Karacaoğlu Ç., Parham J.F., 2021. Reconstructions of the past distribution of *Testudo graeca* mitochondrial lineages in the Middle East and Transcaucasia support multiple refugia since the Last Glacial Maximum // Herpetological Journal. V. 31. P. 10–17.
- Uetz P., Freed P., Aguilar R., Reyes F., Kudera P., Hošek J. (eds), 2024. The Reptile Database. <http://www.reptile-data-base.org/>. Accessed 08/02/2024.
- Visconti P., Elias V.V., Sousa P.I., Fischer M., Ali-Zade V., Baldi A., Bruget S., Bukhareva E.N., Byrne K., Caplat P., Feesta A., Guerra C., Gozlian R., Jelic D., Kikvidze Z., Lavrillier A., Le Roux X., Lipka O.N., Petrik P., Schatz B., Smelyansky I.E., Viard F., Anker Y.A., Bellard C., Boch S., Bohm M., Dahlberg A., Dobrolyubova K.O., Ekroos J., Faith D.P., Feldman A., Galil B., Criado M.G., Geltman D.V., Guisan A., Joosten H., Kari-mov B., Korotenko V.A., Kotta J., Kreizberg E., Krylenko M.V., Kurokhtina A., Kuznetsova D., Lukic Bielle-la L., Meiri S., Minaeva T.Yu., Molau U., Morato T., Nakhutsrishvili G., Nikitina O.I., Nieto A., Novitsky R., Nurkse K., Perez R.A., Raab K., Raab K., Roll U., Rossberg A.G., Selimov R., Shukurov E., Sirin A.A., Smith H.G., Snethlage M., Snethlage M., Leroy B., Solovev B.A., Svetasheva T., Tanneberger F., Thullier W., Tuniyev B.S., Van der Plas F., Vandik V., Venn S., Vershinin V., Winter M., Zadereev E.S., Zazanashvili N., 2018. Status, trends and future dynamics of biodiversity and ecosystems underpinning Nature's contributions to people // The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem services for Europe and Central Asia. IPBES. Bonn: Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Germany. P. 187–384.
- Ward Jr. J.H., 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function // Journal of the American Statistical Association. V. 58. P. 236–244.
- Williams L., Zazanashvili N., Sanadiradze G., Kandaurov A. (Eds), 2006. Ecoregional Conservation Plan for the Caucasus. Tbilisi: Contour Ltd. 220 p.

- Zazanashvili N., 2009. The Caucasus Hotspot // Status and Protection of Globally Threatened Species in the Caucasus. Tbilisi: CEPF, WWF. Contour Ltd. P. 15–25.
- Zazanashvili N., Sanadiradze G., Bukhnikashvili A., Kandaurov A., Tarkhnishvili D., 2004. Caucasus. In: Mittermaier R.A., Hoffmann P.G., Gil M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermaier C.G., Lamoreux J., da Fonseca G.A.B. (eds). Hotspots Revisited, Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. Arlington, VA, USA: CEMEX/Agrupacion Sierra Madre. P. 148–153.
- Zinenko O., Sovic M., Joger U., Gibbs H.L., 2016. Hybrid origin of European Vipers (*Vipera magnifica* and *Vipera orlovi*) from the Caucasus determined using genomic scale DNA markers // BMC Evolutionary Biology. V. 16. P. 1–13.
- Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L., Bakiev A., Shiryayev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Y., Duisebajeva T., Nilson G., Orlov N.L., Tuniyev S., Ananjeva N.B., Murphy R.W., Joger U., 2015. Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 84. P. 85–100.

ВЫСОКОЕ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КАВКАЗСКОГО ЭКОРЕГИОНА: АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ, ВКЛЮЧАЯ КОММЕНТАРИИ ПО БИОГЕОГРАФИИ И ОХРАНЕ

Б. С. Туниев^{1,*}, Н. Б. Ананьева^{2,**}

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение “Сочинский национальный парк”,
Московская ул., 21, Сочи, 354000 Россия

²Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: btuniev@mail.ru

**e-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru

Кавказ всегда был одним из самых интересных регионов для герпетологов. Несмотря на многолетнюю историю герпетологических исследований, многие вопросы остаются нерешенными. Мы представляем наиболее полный список видов, отражающий герпетологическое разнообразие фауны этого региона, учитывая различные взгляды на таксономическое положение и внутривидовую структуру видов, населяющих Кавказ. Эти данные использованы для разработки теоретических основ охраны уникального фаунистического разнообразия. Используя современные публикации, сведения из баз данных и опубликованные результаты собственных многолетних исследований, мы предлагаем обновленный аннотированный список видов амфибий и рептилий Кавказского экорегиона, в том числе комментарии по их биогеографии и охране. Полный список содержит 128 видов амфибий и рептилий. Для фауны региона известно 18 видов амфибий, относящихся к двум отрядам; половина из них (девять видов) являются эндемиками. Кавказский экорегион населяют 110 видов рептилий: пять видов черепах, 59 видов ящериц и 46 видов змей. Из этого количества рептилий 32 вида (44 подвида) являются эндемиками для экорегиона.

Ключевые слова: амфибии, рептилии, биоразнообразие, эндемизм, Кавказ

СТРЕСС У КРАПЧАТЫХ СУСЛИКОВ (*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD. 1770) ПРИ ПЕРЕСЕЛЕНИИ ИЗ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ В УСЛОВИЯ ПОЛУВОЛЬНОГО СОДЕРЖАНИЯ

© 2024 г. О. Н. Шекарова^а, Л. Е. Савинецкая^а, О. А. Бурканова^б,
Е. Н. Суркова^а, А. В. Чабовский^а, К. А. Роговин^{а*}

^а Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

^б ФГБУ “Государственный природный заповедник “Воронинский”, Тамбовская область, 393310 Россия

* e-mail: krogovin@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.09.2024

После доработки 17.09.2024

Принята к публикации 25.09.2024

Используя неинвазивный подход, мы оценивали изменения в уровне стрессированности у крапчатых сусликов при переселении их на новое место в условия полувольного содержания. Вольера площадью 0.16 га обеспечивала сусликам естественные условия и ресурсы, а также была защищена от хищников. Сначала, используя физиологическую валидацию (введение адренокортикотропного гормона), мы подтвердили пригодность коммерческого набора для иммуноферментного анализа на кортизол (ООО “ХЕМА”) для оценки глюкокортикоидного ответа в фекалиях как показателя уровня стрессированности. Исходя из этого, индивидуальный уровень стрессированности оценивали по содержанию иммунореактивных метаболитов глюкокортикоидов в фекалиях сразу после отлова в природе (фоновый уровень в донорской популяции), после транспортировки до выпуска в специально подготовленную уличную вольеру, через трое суток после выпуска и через месяц перед залеганием в спячку. Уже через трое суток после переселения уровень стрессированности у сусликов оказался ниже этого показателя на этапе транспортировки, но и не отличался значимо от фонового уровня в донорской популяции. Подтверждением успешной адаптации служит отсутствие падения массы тела у молодых зверьков в первые дни после переселения и их успешная наживка перед залеганием в спячку. Учет сусликов после пробуждения весной 2024 г. показал, что 72.5% из них успешно перезимовали. Это превышает известные показатели в природе.

Ключевые слова: редкий вид, грызун, неинвазивные методы, метаболиты глюкокортикоидов в фекалиях

DOI: 10.31857/S0044513424120046, **EDN:** tgrtby

Численность крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* G黦ldenst鋎t 1770, Sciuridae, Rodentia) неуклонно сокращается. Этот процесс, начавшийся во второй половине XX века, и сегодня продолжается на большей части ареала вида (Сапельников, Сапельникова, 2021) как на территории России (Титов, 2001; Шилова и др., 2010; Шекарова, Савинецкая, 2019; Брандлер, 2021 и др.), так и за ее пределами (Загороднюк и др., 2005; Gondek, 2004; Русин, 2013; Ziόłek et al., 2017; Шокало, 2019; Abramchuk et al., 2021 и др.). Среди причин вымирания крапчатого суслика назывались: повсеместная распашка лугов, закраин полей, переход к стойловому содержанию крупного рогатого скота на фермах, отказ от содержания коров в домашних хозяйствах, зарастание покосов, палы сухой

травы на неиспользуемых землях (Лобков, 2006; Шокало, 2019; Сапельников, Сапельникова, 2021). Все это ведет к изменению качества свойственных виду местообитаний (Шилова и др., 2010). Немалое негативное значение могло сыграть использование ядохимикатов, поскольку десятилетиями вид считался вредителем сельского хозяйства (Шокало, 2019). Ныне крапчатый суслик занесен в Красный список МСОП (IUCN Red List (NT), Appendix II and Resolution No. 6 of the Bern Convention), в Красные книги государств и государственных административных областей.

В нашей стране меры охраны, принимаемые в традиционном формате, по-видимому, не способны остановить катастрофическое падение численности вида. Помимо разведения крапчатого суслика



Рис. 1. Вольера в заповеднике “Воронинский” (фото С.В. Павловой).

в питомниках и зоопарках, эффективной мерой для России может стать создание искусственных популяций сусликов в непосредственной близости от населенных пунктов, вблизи людей и под их защитой, в местах с низким прессом хищников (Сапельников, Сапельникова, 2021) с последующим расселением в естественные биотопы. Основанием для такого пути сохранения вида может быть предполагаемая способность крапчатого суслика легко преодолевать стрессовые ситуации, быстро адаптироваться к новым условиям, в том числе к соседству с человеком. Крапчатый суслик легко приручается (Сапельников, Сапельникова, 2021). В недавно проведенном болгарскими коллегами исследовании было показано, что уровень стрессированности переселенных на новое место близких к крапчатому европейских сусликов (*S. citellus*) начал неуклонно снижаться сразу после выпуска и в течение первого месяца стал ниже, чем у сусликов в донорской популяции (Kachamakova et al., 2021).

Переселение представителей угрожаемых видов на новое место для восстановления популяций — общепринятая в мире природоохранная практика — неразрывно связана со стрессом. Манипуляции, связанные с отловом и переселением, в том числе транспортировка, как правило, вызывают острый стресс,

тогда как незнакомая среда и социальное окружение на новом месте, разрыв родственных и социальных связей потенциально могут вызвать хронический стресс, определяя в конечном итоге успех или неуспех переселения (Letty et al., 2007; Dickens et al., 2010). Поэтому при планировании и проведении переселения животных на новое место необходимо, по возможности, оценивать уровень их стрессированности (Kachamakova et al., 2021).

В статье описан проведенный нами эксперимент по переселению крапчатых сусликов из природной популяции в условия полувольного содержания в специально построенной в природной обстановке вольере, защищающей зверьков от наземных и пернатых хищников в организуемом на базе ФГБУ “Государственный природный заповедник “Воронинский” Центре сохранения и реинтродукции крапчатого суслика (Бурканова и др., 2024). Переселение в вольеру нацелено на создание устойчивой полувольной популяции для дальнейшего выпуска сусликов в природу. Для этого необходимо оценить способность вида адаптироваться к новым условиям — задача, решению которой посвящена статья. В частности, мы попытались оценить, насколько легко крапчатый суслик способен преодолеть стресс, связанный с переселением в ограниченную

Таблица 1. Половозрастной состав сусликов, переселенных из донорской популяции в вольеру на территории Государственного природного заповедника “Воронинский”

Половозрастная категория	Отловлено			
	Всего для переселения в 2023 г.	Первый отлов		Дополнительно
		Выпущено в вольеру сразу	Взято для валидации	
Самцы взрослые	6	5	0	1
Самки взрослые	13	5	0	8
Самцы молодые	10	7	3	0
Самки молодые	11	3	2	6
Итого	40	20	5	15

по площади вольеры. Эта задача решалась нами путем сравнения состояния животных сразу после отлова в природе, после транспортировки и передержки в индивидуальных отсадниках до выпуска в вольеру (первые сутки), через трое суток после выпуска и через месяц перед залеганием в спячку. В качестве характеристик состояния животных использовали массу тела и показатель стрессированности зверька — уровень иммунореактивных к антигенам на кортизол метаболитов глюкокортикоидов (ИМГ) в фекалиях сусликов, собранных на каждом из означенных выше этапов исследования. Помимо этого, мы оценили успешность зимовки крапчатых сусликов в новых условиях.

Кортизол — глюкокортикоидный гормон стресса, вырабатываемый корой надпочечников. Из двух глюкокортикоидных гормонов (кортизол и кортикостерон) именно он доминирует у наземных белых рода *Spermophilus* (Boswell et al., 1994; Mateo, Cavigelli, 2005; Mateo, 2008; Delehanty, Boonstra, 2012 и др.), включая и близкого к крапчатому европейского суслика (Aschauer et al., 2006; Brenner et al., 2017; Kachamakova et al., 2021). Для оценки уровня стрессированности сусликов мы использовали не сыворотку крови, в которой присутствует нативный кортизол, а фекалии, где глюкокортикоид представлен в основном продуктами его метаболизма (Möstl, Palme, 2002; Palme et al., 2005). Поэтому сопутствующей задачей исследования была валидация применимости иммуноферментного анализа с использованием антител, специфичных к кортизолу, в коммерчески доступной тест-системе. Необходимость валидации методики обусловлена в том числе и видовыми различиями в выделении глюкокортикоидов в ответ на одни и те же стрессоры. Различия наблюдаются даже у близкородственных видов (Navarro-Castilla et al., 2021).

В последние десятилетия анализ содержания метаболитов глюкокортикоидов в фекалиях млекопитающих получил широкое распространение, поскольку сбор образцов для анализа исключает травмирование животного при отлове и манипуляциях с ним (Герлинская и др., 1993; Möstl, Palme, 2002; Touma, Palme, 2005; Palme, 2019 и др.).

Другое преимущество неинвазивного подхода обусловлено тем, что в фекалиях представлен сглаженный уровень метаболизированных глюкокортикоидов, который меньше зависит от краткосрочных стрессирующих воздействий, что предпочтительно при исследовании долгосрочных процессов (Touma, Palme, 2005; Колосова и др., 2008).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Донорская популяция. Источником для переселения послужила изолированная (далее донорская)

популяция крапчатого суслика на окраине города Липецка (52.6074° с.ш., 39.4408° в.д.), обитающая на площади около 60 га. Хотя мы не располагаем количественными оценками плотности донорской популяции, ее безусловно можно оценить как высокую. В поле зрения одновременно можно было наблюдать до 5–7 сусликов. Достаточно сказать, что при первом отлове в донорском поселении было выставлено 50 ловушек на площади около 15 га, и всего за 7 часов было поймано 45 сусликов. Вторая особенность донорской популяции — высокая рекреационная нагрузка: традиционно эту территорию регулярно посещает большое количество людей (Пиванова, Шубина, 2011).

Отлов и перевозка. Сусликов в донорском поселении (затем и в вольере) отлавливали цилиндрическими “Донскими” ловушками из металлической сетки (Лобков, 1999; Павлова, 1951), которые устанавливали в нору после ухода в нее суслика, а также сетчатыми ловушками конструкции Щипанова (1987) около нор на тропях с приманкой из семян подсолнечника. Пойманного суслика в течение 15 мин пересаживали в клетку для сбора фекалий (см. ниже). Суслики на территории отловов не боялись людей. Поэтому постоянные проверки ловушек не влияли отрицательно на активность зверьков. После сбора образцов фекалий сусликов помещали в индивидуальные 10-литровые отсадники из пластика с опилками и кормом, закрытые крышками из металлической сетки. В этих отсадниках животных перевозили и содержали до выпуска в вольеру. Отлов проводили дважды с 9 ч до 16 ч. Первый раз 04.07.2023 было отловлено 25 сусликов. Дополнительно 06 и 07.07.2023 для переселения были отловлены еще 15 сусликов (табл. 1). Время переселения (начало июля) выбрано с учетом особенностей годового цикла крапчатых сусликов: в это время большинство молодых зверьков, вышедших на поверхность в мае-июне, уже самостоятельны и расселяются или уже расселились (Titov, 2003). Среди молодых зверьков выбирали особей массой тела не менее 140 г, что исключало из выборки детенышей, недавно вышедших на поверхность. Учитывая, что залегание в спячку происходит в августе (Пиванова, Шубина, 2011), у переселенных зверьков оставалось 1.5–2 месяца для того, чтобы освоиться на новом месте и подготовиться к спячке. Кроме того, поскольку для крапчатого суслика характерна полигиния (Смирин, 2008), соотношение полов (самки: самцы) среди зверьков, выбранных для переселения, было сдвинуто в сторону самок (24: 16, табл. 1). Все отловленные суслики были перевезены в ФГБУ “Государственный заповедник “Воронинский” (Тамбовская обл., РФ, 52.3675° с.ш., 42.6052° в.д.). Транспортировка зверьков проводилась в прохладное время суток 04.07.2023 с 18 до 24 часов и 08.07.2023 с 4 до 9 часов.

Индивидуальное мечение. Сусликов при отлове метили магнитными чипами с индивидуальным номером: Animal ID Стандарт ISO: 11784/11785 1.25 × 7 мм (молодые суслики), 1.4 × 8 мм (взрослые суслики). Чипы вводили подкожно в область холки, место прокола заклеивали медицинским клеем БФ-6. Для визуального распознавания сусликов метили красителем для шерсти — урзолом черным.

Условия жизни переселенных сусликов. На территории заповедника на участке сусодольного луга, где еще в конце XX века по свидетельствам местных жителей обитали крапчатые суслики, была подготовлена вольера размером 40 × 40 м, огороженная металлической сеткой с ячейей 2.5 × 2.5 см. Высота сетки над землей 2 м; сетка была закопана в землю на глубину 1.5 м. Сверху вольера по всей площади была накрыта нейлоновой сетью для защиты от пернатых хищников. Площадь вольеры была размечена на 64 квадрата (5 × 5 м) для удобства наблюдения (рис. 1). В центре каждого квадрата предварительно под углом 30°–45° к поверхности были пробурены норы диаметром 6 см и глубиной 80–90 см. Для европейского суслика было показано, что наклонные искусственные норы — важный фактор успеха переселения (Gedeon et al., 2012). Перед выпуском сусликов трава в вольере была скошена на высоту 3–4 см. В дальнейшем до залегания сусликов в спячку покос проводили 3 раза при достижении высоты травостоя 15–20 см ручной газонокосилкой на высоту 5 см. Как было показано, поддержание низкого травостоя при помощи кошения или выпаса скота способствовало успешному закреплению европейских сусликов в местах переселения (Matějů et al., 2012; Koshev et al., 2019). С момента заселения и до залегания в спячку сусликам давали дополнительную подкормку (яблоки, морковь, семечки подсолнечника, сухари), регулярно удаляя недоеденное.

На следующее утро после транспортировки (05.07.2024 с 11 до 12 ч) 20 сусликов из первой серии отлова (12 самцов и 8 самок) были выпущены в вольеру. Утренние часы, до пика дневной активности — наиболее подходящее время для выпуска, как было показано для европейского суслика (Gedeon et al., 2011). Пять сусликов (3 самца и 2 самки) были оставлены в индивидуальных клетках из металлической сетки для валидации методики оценки ИМГ в фекалиях. Эти суслики были выпущены в вольеру утром 09.07.23, то есть на пятые сутки после перевозки и завершения проведения с ними необходимых манипуляций (см. ниже). Восьмого июля утром в вольеру выпущены 15 дополнительно отловленных сусликов. Всего в июле 2023 г. в вольеру было переселено 40 сусликов (табл. 1). Плотность популяции в вольере, таким образом, составила 250 особей на 1 га. Это высокая плотность,

однако для крапчатого суслика, как в южных, так и в северных частях его ареала, показано, что местами плотность достигала в прошлом 200–300 и даже более особей на 1 гектар (Лобков, 1999; Чабовский и др., 2005; Бабицкий и др., 2006).

Сбор и хранение образцов фекалий. Образцы фекалий от каждого суслика после отлова в донорском поселении и вольере собирали, пересадив суслика максимально быстро в клетку (10 × 10 × 33 см) с сетчатым полом, под который подкладывали чистый лист флизелина для предупреждения намокания фекалий при попадании на них мочи. Сбор образцов продолжался в течение двух часов после попадания в ловушку. Двухчасовой лимит при сборе образцов должен был исключить эффект кратковременного стресса, вызванного манипуляциями с животным. Этот отрезок времени в 4 раза короче времени до статистически значимого превышения концентрации ИМГ в фекалиях после стрессового воздействия у рыжей полевки (Роговин, Найденко, 2010), в 7 раз короче такового у большой песчанки (Колосова и др., 2008). Двухчасовой период, в течение которого мы собирали образцы, также существенно короче времени прохождения пищи через желудочно-кишечный тракт у таких филогенетически удаленных, полностью или частично растительноядных видов, как кролик (3.8 ч), морская свинка (4.2 ч), серая крыса (7.2 ч), золотистый хомячок (3.3 ч) (Sakaguchi et al., 1987).

Для оценки динамики концентрации ИМГ образцы фекалий собирали четыре раза и только у сусликов из первой серии отлова: 1 — после отлова в донорской популяции, для характеристики фонового уровня стрессированности (04.07.23); 2 — после перевозки непосредственно перед выпуском (05.07.23); 3 — после отлова в вольере через трое суток после выпуска в нее и до выпуска второй партии сусликов (08.07.23); 4 — после отлова в вольере через месяц после выпуска, перед залеганием в спячку. На первых двух этапах пробы собирали у всех 25 сусликов, отловленных 04.07.23 (табл. 1). Сюда вошли и 5 молодых сусликов, которых использовали для валидации методики оценки уровня ИМГ (см. ниже). Эти 5 молодых отсутствовали среди отловленных через 3 суток после выпуска, поскольку были выпущены только 09.07. К сожалению, нам не удалось отлавливать всех сусликов на каждом из двух этапов после выпуска 04.07.23. Через трое суток было отловлено 17 сусликов, через месяц перед спячкой — 10 сусликов. На этом последнем этапе большинство взрослых уже залегли в спячку (отловлен только один взрослый самец).

Пробы фекалий помещали в индивидуальные бумажные пакетики и клали в проветриваемое сухое, защищенное от солнца место (дневные температуры в этот период составляли 27–30°C, а ночные

до 15–22°C). Сразу после возвращения в лабораторию пробы досушивали в течение 12–16 часов при температуре +60°C в термостате. Пробы хранили при –20°C до дальнейшего анализа.

Сусликов взвешивали три раза с точностью до 1 г: 1 – при отлове в донорской популяции, 2 – через трое суток после выпуска в вольеру, 3 – через месяц после выпуска перед залеганием в спячку. На следующий день после отлова и переезда взвешивание не проводили, чтобы дополнительно не травмировать животных.

Валидация методики оценки уровня стрессированности сусликов по содержанию ИМГ в фекалиях. Наиболее точным и часто используемым методом проверки применимости коммерческих тест-систем для иммуноферментного анализа (ИФА), созданных для оценки содержания нативных глюкокортикоидов (кортизола или кортикостерона), является введение тестируемым животным адренокортикотропного гормона (АКТГ; Goymann et al., 1999; Touma, Palme, 2005; Sheriff et al., 2010; Роговин, Найдено, 2010; Palme, 2019). АКТГ вырабатывается передней долей гипофиза (в ответ на продукцию под влиянием стрессоров кортиколиберина в мозге) и по кровяному руслу направляется в кору надпочечников, где стимулирует выработку глюкокортикоидов. Если после инъекции АКТГ в образцах фекалий повысится уровень ИМГ, детектируемый тест-системой ИФА, то мы вправе считать, что тест-система ИФА пригодна для измерения уровня ИМГ и может быть использована для индикации уровня стрессированности у данного вида.

Пять молодых сусликов-сеголетков (2 самки и 3 самца) были отобраны для физиологической валидации метода. Этих зверьков после отлова в донорской популяции и перевозки не выпустили в общую вольеру 05.07.2023, а продолжали содержать в индивидуальных клетках из сетки. Образцы фекалий у каждого из пяти сусликов собирали при отлове 04.07.23 в донорской популяции (описано выше), после перевозки в заповедник 05.07.2023 (11:00–12:00), а также 06.07.2023 в 08:00, 12:00, 16:00 и 20:00. В 8 часов утра 07.07.2023 каждому животному сделали инъекцию синактена – синтетического АКТГ (Synacthen, Alphasigma, Nederland) внутримышечно в дозировке 40 мкг на 100 г веса (средняя дозировка для АКТГ-теста, Palme, 2019). Продолжали собирать фекалии еще двое суток в 8, 12, 16 и 20 часов, последний сбор 09.07.2023 в 8 часов утра. В дальнейшем пробы досушивали в течение 12–16 часов в термостате при температуре +60°C и хранили при –20°C.

Экстракция ИМГ. Экстракцию иммунореактивных глюкокортикоидов из фекалий проводили по стандартной процедуре (Павлова, Найдено, 2008) с небольшими изменениями: замороженные

фекалии измельчали в фарфоровой ступке пестиком, отмеряли аликвоты измельченных фекалий массой 0.1 г с точностью до 0.001 г на весах Ohaus (ScoutSPX 123) и переносили в микроцентрифужную пробирку 1.5 мл для дальнейшей экстракции. Далее в каждую пробирку добавляли 0.9 мл 80% метанола (наиболее пригодная концентрация для экстракции метаболитов ГК у млекопитающих, Palme et al., 2013) и экстрагировали 30 мин в ротационном шейкере (BioSanBio RS-24). Затем экстракты центрифугировали 10 мин при 1500 g (Eppendorf, Centrifuge 5424) и 400 мкл полученного супернатанта переносили в чистые пробирки. Поскольку метанол при проведении ИФА может влиять на аффинность антител и снижать чувствительность анализа, для снижения конечной концентрации метанола в пробе к полученному экстракту добавляли 400 мкл дистиллированной воды (Павлова, Найдено, 2008; Pribbenow et al., 2014). Экстракты хранили при –20°C до проведения ИФА.

Иммуноферментный анализ. Концентрацию ИМГ в фекалиях оценивали при помощи метода твердофазного иммуноферментного анализа (ELISA). Мы использовали готовые коммерческие наборы фирмы ХЕМА (г. Москва) для определения кортизола в сыворотке крови в соответствии с инструкцией, за одним исключением. Поскольку мы работали не с сывороткой крови, а с экстрактами фекалий в метаноле, максимальный стандарт, поставляющийся с набором реагентов (2000 нмоль/л), пересчитывали в нг/г и разбавляли 40% метанолом так, чтобы первый стандарт соответствовал 400 нг/г, следующие стандарты получали разбавлением (40% метанолом) в 2 раза, а последний стандарт содержал только спирт (200, 100, 50, 25, 12.5, 6.25, 0 нг/г). Конечная концентрации метанола в ячейке планшета (8%) не оказывала влияния на результат определения концентрации ИМГ. Каждое измерение в каждой пробе проводили дважды для определения коэффициента вариации, а для дальнейшей обработки принимали среднее значение. При величине коэффициента вариации более 5% для данного образца проводили повторные измерения. Коэффициент вариации составил в среднем 2.2.

Статистический анализ. Анализ результатов проведен с использованием пакета статистических программ Statistica 12.0. (Stat. Soft. Inc.).

Статистические оценки при валидации методики неинвазивной оценки уровня стрессированности по концентрации ИМГ в фекалиях сусликов проведены с помощью дисперсионного анализа для связанных измерений (Repeated Measures ANOVA). Использовали логарифмированные показатели ИМГ; в этом случае распределения не отличались от нормальных.

Поскольку значимые различия между полами в уровне ИМГ среди взрослых и среди молодых отсутствовали на каждом из этапов исследования (тест Манна-Уитни, $p > 0.05$) и выборки были ограниченного размера, анализ динамики уровня ИМГ был проведен без разделения по полу сначала для всей выборки (взрослые и молодые) и затем отдельно для сравнительно многочисленной выборки молодых особей.

В анализ динамики ИМГ вошли не все собранные у сусликов пробы фекалий. Пробы с недостаточным количеством субстрата (< 0.1 г) были исключены. Недостаточные для ИФА пробы были характерны для конца сезона, когда суслики уже мало потребляли корма: 6 проб из 12 были отбракованы по этой причине на последнем этапе, и лишь одна проба — на всех предшествующих этапах. Кроме того, для семи проб анализ не получился по неясным причинам. Таким образом, в целом в статистический анализ вошло 65 проб. Размеры выборок для каждого из этапов указаны на рисунках.

Для анализа динамики массы тела и уровня ИМГ в пробах фекалий мы использовали смешанную линейную модель (Mixed General Linear Model, MGLM) с номером особи в качестве случайного фактора и фиксированного фактора “Этап” в качестве категориальной независимой переменной. В том случае, когда зависимой переменной был уровень ИМГ, переменная “Этап” включала четыре градации состояния животных: 1 — отловленных в донорской популяции перед транспортировкой (базовая характеристика); 2 — после транспортировки, непосредственно перед выпуском в вольеру; 3 — через трое суток после выпуска в вольеру и 4 — через месяц, перед залеганием в спячку. В случае, когда зависимой переменной была масса тела, модель включала три градации фиксированного фактора “Этап”, поскольку мы не взвешивали сусликов сразу после транспортировки перед выпуском. Данные по массе тела и концентрациям ИМГ в фекалиях предварительно логарифмировали. Поскольку распределения логарифмов массы тела и показателя стрессированности не отличались визуально или статистически (критерий Шапиро-Уилка, Shapiro-Wilk Test) от нормальных, использование смешанной линейной модели мы сочли оправданным. Модель позволила учесть влияние повторно отлавливаемых сусликов и отдельно фиксированного фактора “Этап”. Post hoc сравнения проведены с помощью теста Тьюки (Tukey HSD Test).

Ввиду малого размера выборок, для сравнения несвязанных данных мы использовали непараметрический тест Манна-Уитни (Mann-Whitney U Test), а для сравнения связанных измерений — парный тест Вилкоксона (Wilcoxon Matched Pairs Test).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суточный ритм. Контроль уровня ИМГ у трех самцов и двух самок, содержавшихся в индивидуальных клетках 05–07.07.2023 до инъекции АКТГ, показал отсутствие у этих особей сколько-нибудь выраженной суточной вариации уровня ИМГ (рис. 2А, 2Б). Единственное аномально низкое значение концентрации ИМГ у самца 39m в 16 ч 06.07.2023 едва ли можно интерпретировать как свидетельство проявления у него циркадного ритма адренокортикальной активности.

Валидация методики оценки стрессированности. Проверка пригодности тест-системы ИФА для оценки стрессированности крапчатых сусликов по пробам фекалий показала выраженные индивидуальные особенности ответа на АКТГ у каждой из пяти особей. Тем не менее все пять сусликов продемонстрировали отсроченный подъем концентрации ИМГ в фекалиях, пик которого наблюдался через 8–12 ч после инъекции АКТГ (рис. 2А, 2Б), в среднем через 12 ч, рис. 3), а возвращение

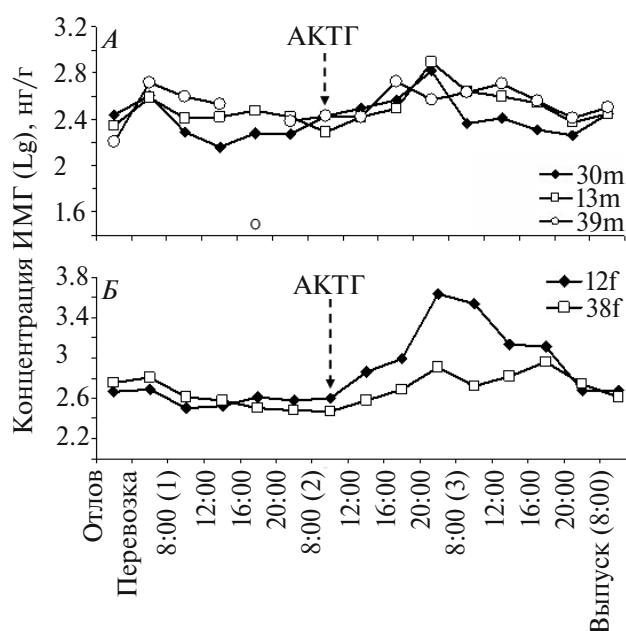


Рис. 2. Динамика уровня ИМГ у пяти крапчатых сусликов, использованных для валидации методики определения уровня ИМГ в фекалиях. Временной интервал включал отлов в донорской популяции (фоновый уровень стрессированности), транспортировку, передержку в клетках в течение последующих трех суток (с 07.07.2023 по 09.07.2023) и выпуск в вольеру утром на четвертые сутки. В скобках указан порядковый номер суток. А — самцы, Б — самки. Аномально низкое значение ИМГ в пробе от самца 39m, взятой 07.07.2023 в 16 ч, показано отдельным кружком и не было включено в последующий анализ.

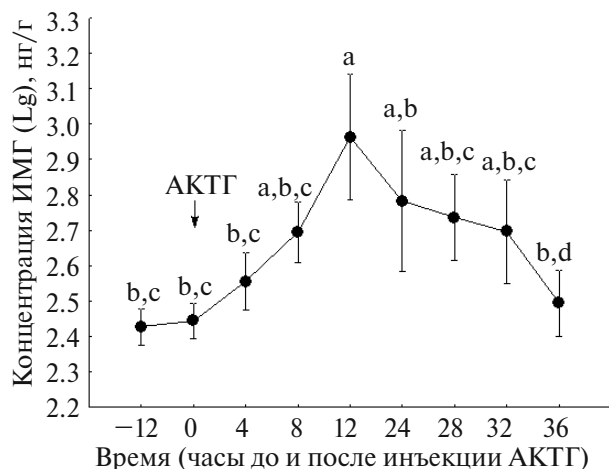


Рис. 3. Валидация методики неинвазивной оценки уровня ИМГ в фекалиях пяти крапчатых сусликов через оценку физиологического ответа на инъекцию адренокортикотропного гормона. Инъекция АКТГ каждому зверьку была сделана через сутки после перевозки сусликов к месту выпуска в 8 утра 07.07.2023 г. Приведены средние концентрации ИМГ и их ошибки. Одинаковые латинские буквы показывают отсутствие значимых различий ($p > 0.05$, тест Тьюки).

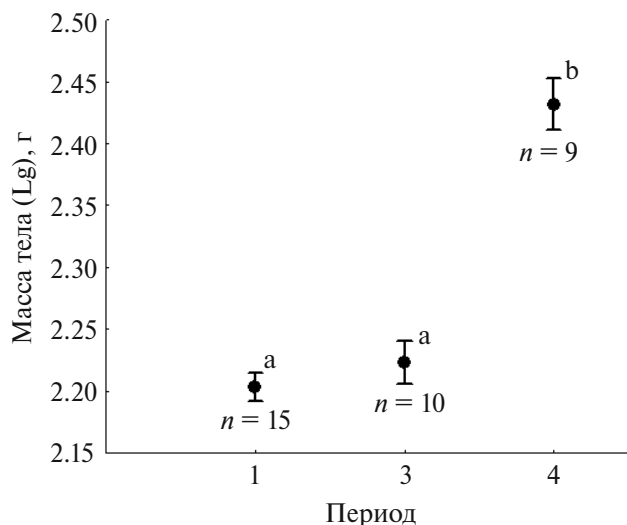


Рис. 4. Масса тела сеголетков крапчатых сусликов (среднее \pm ошибка), отловленных в донорской популяции (1), через трое суток после перевозки и выпуска (3) и перед залеганием в спячку (4). Результат использования смешанной линейной модели (Mixed General Linear Model) с номером особи в качестве случайного фактора (random effect) и этапа в качестве категориального фиксированного фактора (fixed effect). Одинаковые латинские буквы показывают отсутствие значимых различий ($p > 0.05$, тест Тьюки); n – размер выборки.

до уровня, предшествовавшего инъекции, или близкого к нему уровню наблюдалось у одного самца через сутки после инъекции, у остальных – к концу вторых суток (рис. 2А, 2В); в среднем – через 36 ч после инъекции (рис. 3). Дисперсионный анализ для повторяющихся измерений (Repeated Measure ANOVA) продемонстрировал наличие статистически значимого эффекта ($F_{8, 32} = 6.3$, $p < 0.001$). Значимые отличия от пикового уровня ИМГ получены для уровня ИМГ за 12 ч до инъекции АКТГ, для уровня ИМГ непосредственно перед инъекцией и для уровня через 4 ч после инъекции АКТГ. Значимое падение уровня ИМГ зарегистрировано через 36 ч после пика (тест Тьюки: $p < 0.05$), когда уровень ИМГ опустился почти до базового уровня, предшествовавшего инъекции АКТГ и значимо от него не отличался (рис. 3). Отметим также, что на протяжении суток до инъекции АКТГ значимые изменения в уровне ИМГ отсутствовали ($F_{4, 16} = 0.7$, $p = 0.61$). Подъем уровня ИМГ произошел именно в ответ на АКТГ и не был связан с вероятным суточным ритмом, поскольку в те же часы накануне инъекции повышения уровня ИМГ не было.

В свою очередь, транспортировка сказалась на уровне адренокортикальной активности. У каждого из трех самцов подъем уровня ИМГ был выше, чем у каждой из двух самок. У всех пяти сусликов

наблюдалось значимое повышение уровня ИМГ после перевозки по сравнению с показателем фонового уровня ИМГ непосредственно после отлова (тест Вилкоксона (Wilcoxon Matched Pairs Test): $Z = 2.0$, $N_1 = N_2 = 5$, $p = 0.04$), а также при сравнении уровня ИМГ после перевозки с уровнем ИМГ утром следующего дня (через сутки), через 28 и 32 часа (тест Вилкоксона: $Z = 2.0$, $N_1 = N_2 = 5$, $p = 0.04$ во всех случаях). Повышение уровня ИМГ в результате перевозки может рассматриваться как биологический тест, также подтверждающий валидность использованной нами методики оценки стрессированности крапчатых сусликов по пробам фекалий (Palme et al., 2005; Touma, Palme, 2005).

Динамика массы тела и уровня стрессированности у переселенных сусликов. Масса тела взрослых сусликов при отлове составляла 295 ± 15 г (среднее и ошибка), а после переселения через трое суток после выпуска уменьшилась до 272 ± 13 г (тест Вилкоксона: $Z = 2.0$; $N_1 = N_2 = 7$; $p = 0.04$). У молодых сусликов изменения массы тела не произошло (167 ± 6 г при отлове и 168 ± 7 г через трое суток после выпуска (тест Вилкоксона: $Z = 0.4$; $N_1 = N_2 = 10$; $p = 0.7$). Анализ динамики массы тела молодых сусликов-сеголетков с помощью смешанной линейной модели с номером особи в качестве случайного фактора и этапа исследования в качестве

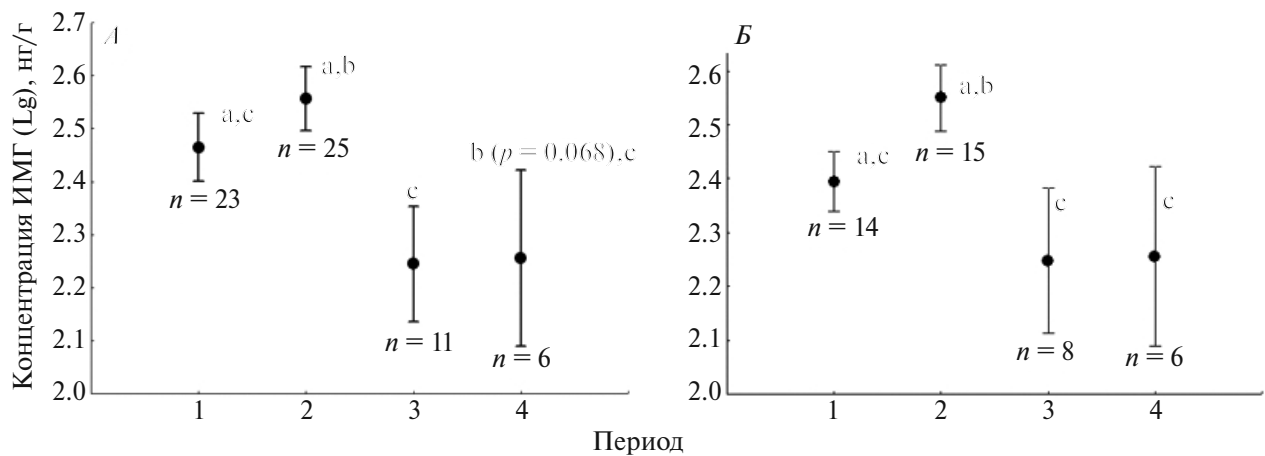


Рис 5. Уровень ИМГ (среднее \pm ошибка) на разных этапах эксперимента у крапчатых сусликов, изъятых из донорской популяции: *А* – все особи ($F_{3,32} = 4.1, p = 0.014$), *Б* – сеголетки ($F_{3,21} = 6.3, p = 0.003$). 1 – сразу после отлова (фоновый уровень стрессированности), 2 – после перевозки, 3 – через трое суток после выпуска в вольеру, 4 – перед залеганием в спячку. Приведен результат использования смешанной линейной модели (Mixed General Linear Model) с номером особи в качестве случайного фактора (random factor) и этапа в качестве категориального фиксированного фактора (fixed effect). Одинаковые латинские буквы показывают отсутствие значимых различий ($p > 0.05$, тест Тьюки); n – размер выборки.

Таблица 2. Сравнение уровней ИМГ (нг/г) в фекалиях взрослых и молодых крапчатых сусликов на разных этапах

Возраст, показатель	Отлов								
	Фоновый уровень			После перевозки			Через трое суток после выпуска		
	Среднее \pm E	N	Медиана (мин. – макс.)	Среднее \pm SE	N	Медиана (мин. – макс.)	Среднее \pm SE	N	Медиана (мин. – макс.)
Взрослые	497.5 \pm 100.3	9	534 (65–1001)	520.4 \pm 141.0	9	285 (99–1133)	210.6 \pm 77.1	3	239 (65–328)
Молодые	277.3 \pm 37.8	14	214 (145–560)	407.6 \pm 52.3	16	373 (138–822)	222.2 \pm 42.1	8	214 (24–406)
Статистика: M-W-U test	Z = 1.76; p = 0.077			Z = 0.339; p = 0.734			Z = –0.204; p = 0.838		

N – размер выборки.

фиксированной (категориальной зависимой) переменной показал наличие статистически значимого эффекта как номера особи ($F_{20,11} = 5.1, p < 0.01$), так и этапа исследования ($F_{2,11} = 69.66, p < 0.001$). Средняя масса тела сеголетков перед залеганием в спячку составила 274 ± 16 г ($N = 9$) и была существенно более высокой по сравнению с этим показателем при первом отлове в донорской популяции и при отлове в вольере спустя трое суток после выпуска (тест Тьюки: $p < 0.001$) (рис. 4). Единственный взрослый самец, не залегший через месяц после выпуска в спячку, весил 390 г.

В донорской популяции на этапе отлова животных уровень стрессированности (ИМГ в фекалиях) был значимо выше у взрослых особей по сравнению с молодыми, однако после перевозки перед выпуском в вольеру, а также через трое суток после

выпуска различий между взрослыми и молодыми не было (табл. 2). Анализ динамики уровня ИМГ в фекалиях у переселенных сусликов с помощью смешанной линейной модели с номером особи в качестве случайного фактора и этапа исследования в качестве фиксированной переменной показал наличие статистически значимого эффекта как номера особи ($F_{32,29} = 2.2, p = 0.015$), так и этапа ($F_{3,32} = 4.1, p = 0.014$). Парные post hoc сравнения (тест Тьюки) показали наличие значимо меньшего уровня стрессированности уже через трое суток после перевозки и выпуска ($p = 0.011$) и тенденции к меньшей стрессированности перед залеганием в спячку по сравнению с этапом перевозки ($p = 0.069$) (рис. 5А). Результат такого же анализа только для молодых особей оказался сходным, но с более высокой статистической поддержкой,

и показал наличие статистически значимого эффекта как номера особи ($F_{21,19} = 3.04, p = 0.007$), так и номера этапа ($F_{3, 21} = 6.3, p = 0.003$). Парные *post hoc* сравнения продемонстрировали наличие значимо меньшего уровня стрессированности молодых сусликов как через трое суток после перевозки и выпуска ($p = 0.013$), так и перед залеганием сусликов в спячку ($p = 0.032$) по сравнению с этапом перевозки (рис. 5Б). Наиболее важно, однако, то, что уже через трое суток после перевозки и выпуска уровень стрессированности сусликов значимо не отличался от уровня в донорской популяции. Значимые различия отсутствовали и при сравнении уровня ИМГ у сусликов в донорской популяции и перед залеганием в спячку (рис. 5А, 5Б).

Зимовка переселенных сусликов. В июле 2023 г. в вольеру Воронинского заповедника было выпущено 40 сусликов. К середине августа 2023 г. все суслики залегли в спячку. Первая открывшаяся нора-веснянка обнаружена 26 марта 2024 г., а 31 марта в вольере было уже 20 открытых нор. С 11 по 14 апреля нами было отловлено в вольере и помечено урзолом для визуального опознавания 25 сусликов, что составляет 62.5% от выпущенных в вольеру. Среди них было 8 самцов (50% от числа переселенных) и 17 самок (68%). В результате визуального учета сусликов в период их максимальной активности 14 апреля с 16:10 до 16:25 на поверхности был зарегистрирован 21 суслик. Из них помеченных красителем — 18 особей (72%). Расчетное число успешно перезимовавших сусликов составило 29 особей из 40 выпущенных в вольеру в 2023 г. (72.5%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Общепринятой практикой при решении задач восстановления популяций угрожаемых видов является переселение животных. Это неизбежно сопряжено со стрессом, не только острым, связанным непосредственно с перевозкой и сопутствующими манипуляциями, но и с хроническим, который часто имеет кумулятивную природу и может быть вызван разрывом родственных, социальных связей, новой экологической и социальной средой (Letty et al., 2007; Dickens et al., 2010). Хронический стресс влияет на репродуктивные, иммунные функции, когнитивные способности перемещенных животных, тормозит или делает невозможной адаптацию в новых условиях (Teixeira et al., 2007). Оценивать, насколько легко животные преодолевают стресс, связанный с переселением на новое место, — важная и даже необходимая задача при переселении редких видов с целью создания новых популяций. Однако мало кто из исследователей эту задачу намечает (Teixeira et al., 2007; Kachamakova et al., 2021).

Мы попытались это сделать в рамках эксперимента по созданию полувольной популяции крапчатого суслика. Проведенная валидация методики определения концентрации иммунореактивных метаболитов глюкокортикоидов в фекалиях сусликов подтвердила возможность использования коммерчески доступного набора ИФА для анализа кортизола в сыворотке крови (ООО “Хема”) у крапчатых сусликов. Повышение уровня ИМГ после перевозки по сравнению с состоянием на этапе отлова (отражавшим предшествующий уровень ИМГ) мы отчетливо наблюдали на стандартизированной выборке из пяти молодых сусликов. Инъекция им же АКГГ провоцировала отсроченный статистически значимый подъем концентрации ИМГ. Это дало нам возможность оценивать у сусликов индивидуальный уровень стрессированности по пробам фекалий и позволяет другим исследователям неинвазивно оценивать уровень стрессированности в природных и искусственных популяциях этого краснокнижного вида с помощью ИФА, и при использовании коммерческих наборов компании Хема.

Важный результат нашего исследования состоит в том, что после перевозки и сопутствующих манипуляций, которые в совокупности должны вызывать острый стресс, (Letty et al., 2007), уже через трое суток уровень стрессированности у сусликов не только значимо снизился, но и перестал отличаться от фонового уровня в донорской популяции. Срок в трое суток после перевозки и выпуска мог оказаться недостаточным для оценки хронического уровня стрессированности возможного в новых условиях вольерного содержания. Высокий уровень стрессированности мог сохраняться в течение более длительного времени, мог снижаться медленно или даже возрасти. Известно, что острый стресс повышает толерантность к новым стрессорам, в частности таким, как новизна и сопутствующая ей непредсказуемость обстановки (Bugne et al., 2020). В свою очередь хронический стресс подавляет глюкокортикоидную реакцию на новые стрессоры (Rich, Romero, 2005). Однако именно то, что снижение уровня стрессированности до фонового уровня в донорской популяции произошло уже за трое суток, может свидетельствовать о быстром привыкании крапчатого суслика к новым условиям, которые сами по себе могут вызывать хронический стресс, негативно влияя на физическое состояние, здоровье, размножение и, в итоге, на успех переселения (Dickens et al., 2009, 2010).

В имеющихся на сегодня единичных работах по исследованию стресса в связи с переселением у мелких млекопитающих показано, что физиологическая адаптация к новым условиям происходит быстро. Так, у переселенных серых белок (*Sciurus carolinensis*) динамика концентрации ИМГ

в фекалиях не отличалась от динамики этого показателя у белок в донорской популяции (Bosson et al., 2013). У европейского суслика в Болгарии — филогенетически близкого крапчатому суслику вида — уровень стрессированности был высоким лишь в первые 10 дней после переселения и лишь у некоторых зверьков, и в течение месяца, неуклонно снижаясь, он стал ниже, чем у резидентов (Kachamakova et al., 2021). Снижение стрессированности до фонового уровня (как мы наблюдаем у крапчатого суслика) или даже ниже (как у европейского) указывает именно на адаптацию к новым условиям, а не просто на восстановление после острого стресса, вызванного переселением (Kachamakova et al., 2021). В противном случае восстановление было бы заторможенным или вообще не происходило бы.

Уровень стрессированности у оставшихся активными перед залеганием в спячку в августе молодых крапчатых сусликов также не отличался от фонового уровня в донорской популяции в начале июля. Интерпретировать этот результат в контексте адаптации сложно, поскольку у нас нет сравнительных данных об уровне стрессированности в донорской популяции перед залеганием в спячку. Повышение уровня глюкокортикоидов может быть сопряжено с интенсивным накоплением жировых запасов к концу сезона активности. Так, у золотистой земляной белки (*Spermophilus saturatus*) уровень кортизола постепенно снижался в течение первой половины активного сезона у представителей обоих полов, но позже увеличился до сезонного максимума в конце сезона, совпадающего с пиком увеличения массы тела (Boswell et al., 1994). У свободноживущих сусликов Белдинга (*Spermophilus beldingi*) концентрация кортикостерона повышалась в течение активного сезона. Годовой пик концентрации кортизола в плазме крови наблюдался непосредственно перед увеличением массы тела, связанным с накоплением жира перед спячкой (Nunes et al., 2006). Повышенный уровень стрессированности скорее всего обусловлен перестройкой физиологии на интенсивную подготовку к гибернации и не обязательно должен совпадать по времени с залеганием в спячку (Sheriff et al., 2012). Именно с таким предгибернационным состоянием сусликов мы скорее всего столкнулись, поскольку на последнем этапе отловов взрослые суслики уже залегли, а сеголетки уже накопили запас жира. Интересно, что у переселенных европейских сусликов уровень стрессированности в конце активного сезона заметно снизился в отличие от резидентов (Kachamakova et al., 2021). Тем не менее, с учетом высокой массы тела молодых сусликов, отсутствие у них отличия в уровне ИМГ от уровня в донорской популяции косвенно указывает на их хорошее состояние перед спячкой.

Побочный, но важный результат исследования динамики стрессированности крапчатых сусликов в процессе переселения — наличие устойчивых межиндивидуальных различий в уровне ИМГ. На это указывает значимый эффект номера особи (случайного фактора) в смешанных моделях, свидетельствующий о том, что межиндивидуальные различия в уровне ИМГ выражены сильнее, чем изменчивость повторных измерений ИМГ у одной и той же особи — признак персональности (Dingemanse, Dochtermann, 2013). Индивидуальность в паттерне динамики ИМГ хорошо видна на рис. 2. До сих пор устойчивые межиндивидуальные различия в стресс-реактивности были показаны в очень небольшом количестве исследований (Carere et al., 2003; Cockrem, 2013; Qu et al., 2018; Surkova et al., 2024).

Отсутствие падения массы тела у молодых зверьков после перевозки и их успешная наживка перед залеганием служат подтверждением успешной адаптации. Достигнутая сеголетками масса тела (274 г) в августе была даже выше, чем масса тела сусликов в донорской популяции в аналогичный период (Проявка и др., 2017). Не было обнаружено различий в динамике массы тела между переселенцами и резидентами и у европейского суслика (Kachamakova et al., 2021).

Очевидно, что низкий уровень стрессированности и нормальный набор массы после переселения говорят не только о присущей крапчатым сусликам, как и другим беличьим (Bosson et al., 2013; Kachamakova et al., 2021), способности быстро адаптироваться к новой незнакомой среде, но и об адекватности процедуры переселения и хороших условиях, созданных в вольере. Сочетание того и другого обеспечило успешную перезимовку сусликов (72.5%). Хотя в публикациях отмечается, что смертность во время спячки у видов — гибернаторов, такие как сурки и суслики, ниже, чем в период активности (Калабухов, 1985; Neuhaus, Pelletier, 2001), опубликованные данные все же говорят о возможности высокой смертности в этот период. Документированная зимняя смертность крапчатого суслика в Польше достигала 63% (Surdasky, 1968 — цит. по: Лобков, 1999). Данные по европейскому суслику в Чешской республике также подтверждают высокую смертность во время зимней спячки; так, смертность взрослых самцов зимой 2002–2003 и 2003–2004 гг. составляла 20 и 87.5% соответственно, взрослых самок — 25 и 80%, а смертность молодых сусликов в зимний период в эти годы была стабильно высокой 83.3–90.9% (Matějů, 2008). В одном из экспериментов по переселению европейских сусликов в Болгарии выживаемость составила всего 10%, и в результате новая колония быстро вымерла

(Koshev et al., 2019). В целом по всей Европе переселения европейских сусликов приводят к успеху лишь в 50% случаев (Matějů et al., 2012).

Таким образом, согласно полученным нами результатам, формирование благополучной полувольной популяции крапчатого суслика в условиях ограниченного пространства и высокой плотности возможно. У нас есть веские основания считать, что, первый эксперимент по созданию такой полувольной популяции на его первом этапе прошел успешно, а разработанная методология переселения может быть использована для создания новых полувольных популяций этого краснокнижного вида. Полученные данные о снижении уровня ИМГ в фекалиях, успешной наживке и перезимовке сусликов подтверждают возможность их быстрой адаптации к новым условиям жизни.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Сергею Федоровичу Сапельникову и Инне Игоревне Сапельниковой за помощь в организации работы по переселению сусликов и при отлове зверьков, сотрудникам Воронинского заповедника и особенно Сергею Валентиновичу Скобееву, без технической и моральной поддержки которых эта работа была бы невозможной, Аркадию Борисовичу Савинецкому за многократную и разностороннюю помощь в процессе подготовки и организации работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственной программы исследований Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова “Наземные экосистемы – структура и функционирование”, FFER-2024-0018.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работы одобрены комиссией по биоэтике ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, протоколы № 73 от 03.07.2023 и № 73а от 01.04.2024. Отлов крапчатых сусликов в донорском поселении (г. Липецк) проведен в соответствии с разрешением Росприроднадзора № 053 от 21.04.2023.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабицкий А.Ф., Чабовский А.В., Савинецкая Л.Е., 2006. Плата за размножение у самок крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld., 1770) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 111. № 5. С. 80–84.

Брандлер О.В., 2021. Крапчатый суслик *Spermophilus suslicus* Guldenstadt, 1770 // Красная книга Российской Федерации. С. 968–970.

Бурканова О.А., Чабовский А.В., Сапельников С.Ф., Сапельникова И.И., Батова О.Н., Скобеев С.В., Савинецкая Л.Е., Шекарова О.Н., 2024. Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Güld., 1770) возвращается в Тамбовскую область (организация Центра сохранения и реинтродукции крапчатого суслика в Воронинском заповеднике) // Материалы XIII Всероссийского популяционного семинара с международным участием памяти Н.В. Глотова (к 85-летию со дня рождения) «Проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 9–11 апреля 2024 года). В печати.

Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Евсиков В.И., 1993. Методические подходы к оценке стрессированности диких млекопитающих // Экология. № 6. С. 97–100.

Загороднюк И., Дикий И., Сребродольская Е., 2005. Современное распространение и ретроспективный анализ ареала крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) на западе Украины // Суслики Евразии (Роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 37–39.

Калабухов Н.И., 1985. Спячка млекопитающих. М.: Наука. С. 1–258.

Колосова И.Е., Роговин К.А., Мошкин М.П., 2008. Возможности и ограничения неинвазивной оценки уровня стресса на основе определения глюкокортикоидов в фекалиях большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // Зоологический журнал. Т. 87. № 1. С. 104–113.

Лобков В.А., 1999. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт. 272 с.

Лобков В.А., 2006. Экологические причины изменений численности и распространения крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Güldenhst., 1770) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 111. № 5. С. 59–64.

Павлова Е.А., 1951. Суслик. Библиотека промысл. охотника. М.: Заготиздат. 80 с.

Павлова Е.В., Найденов С.В., 2008. Неинвазивный мониторинг глюкокортикоидов в экскрементах дальневосточного лесного кота (*Prionailurus bengalensis euptilurus*) // Зоологический журнал. Т. 87. № 11. С. 1375–1381.

Пиванова С.В., Шубина Ю.Э., 2011. Экологические особенности локальной популяции крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Guldenstaedt 1770), населяющей городское кладбище // Региональные геосистемы. Т. 14. С. 134–140.

Проявка С.В., Шубина Ю.Э., Савинецкая Л.Е., Шекарова О.Н., 2017. Морфологическая характеристика крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* Центральной части европейской России // Известия

- высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Т. 2. С. 3–10.
- Роговин К.А., Найденов С.В., 2010. Неинвазивная оценка стрессированности рыжих полевок (*Myodes glareolus*, Rodentia, Cricetidae) методом твердофазного иммуноферментного анализа (ELISA) // Зоологический журнал. Т. 89. № 11. С. 1380–1386.
- Русин М.Ю., 2013. Редкие и исчезающие виды грызунов степной зоны Восточной Украины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 22 с.
- Сапельников С.Ф., Сапельникова И.И., 2021. Ретроспективный анализ состояния популяций крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* G黦ldenst鋎t, 1770) в Центральном Черноземье с сопредельными территориями и возможные пути сохранения вида // Полевой журнал биолога. Т. 3. № 2. С. 167–212.
- Смирин В.М., 2008. Портреты степных зверей Европы и Северной Азии (Сост. А.И. Олексенко, А.В. Зименко, П.П. Дмитриев, Е.В. Зубчанинова). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. 92 с.
- Титов С.В., 2001. Современное распространение и изменение численности крапчатого суслика в восточной части ареала // Зоологический журнал. Т. 80. № 2. С. 230–235.
- Чабовский А.В., Бабицкий А.Ф., Савинецкая Л.Е., 2005. Регуляция годового цикла и смертности в популяции крапчатого суслика на севере ареала в зависимости от плотности // Доклады Академии наук. Т. 405. № 4. С. 571–573.
- Шекарова О.Н., Савинецкая Л.Е., 2019. Крапчатый суслик в Московской области (ретроспективный анализ) // В кн.: Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. Материалы конференции (Ростов-на-Дону, 17–19 апреля 2019 г.) М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 321–324.
- Шилова С.А., Неронов В.В., Шекарова О.Н., Савинецкая Л.Е., 2010. Динамика поселений крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld., 1770) на северной границе ареала // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 5. С. 619–624.
- Шокало С.И., 2019. О состоянии крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) в Центральной Беларуси. С. 208–215. / Проблемы зоокультуры и экологии. Вып. 3. Ред. Остапенко В.А. // Сборник научных трудов. М.: ГАУ «Московский зоопарк»; ЕАРАЗА; СОЗАР: Изд. «ЗооВетКнига». 264 с.
- Щипанов Н.А., 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 66. № 5. С. 759–761.
- Abramchuk A., Shokalo S., Yankevich Y., 2021. The speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) in Belarus: new localities, old threats, and prospects of conservation // Theriologia Ukrainica. V. 21. P. 84–90.
- Aschauer A., Hoffmann I.E., Millesi E., 2006. Endocrine profiles and reproductive output in European ground squirrels after unilateral ovariectomy // Animal Reproduction Science. V. 92. № 3–4. P. 392–400.
- Byrne K.A., Peters C., Willis H.C., Phan D., Cornwall A., Worthy D.A., 2020. Acute stress enhances tolerance of uncertainty during decision-making // Cognition. V. 205. P. 104448.
- Bosson C.O., Palme R., Boonstra R., 2013. Assessing the impact of live-capture, confinement, and translocation on stress and fate in eastern gray squirrels // Journal of Mammalogy. V. 94. № 6. P. 1401–1411.
- Boswell T., Woods S.C., Kenagy G.J., 1994. Seasonal changes in body mass, insulin, and glucocorticoids of free-living golden-mantled ground squirrels // General and Comparative Endocrinology. V. 96. P. 339–346.
- Brenner M., Turrini T., Millesi E., 2017. Stress load in European ground squirrels living in habitats with high and low human impact: Stress load in European ground squirrels living in habitats with high and low human impact // Journal of Wildlife and Biodiversity. V. 1. № 2. P. 94–109.
- Carere C., Groothuis T.G.G., Möstl E., Daan S., Koolhaas J.M., 2003. Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress // Hormones and Behaviour. V. 43. P. 540–548.
- Cockrem J.F., 2013. Individual variation in glucocorticoid stress responses in animals // General and Comparative Endocrinology. V. 181. P. 45–58.
- Delehanty B., Boonstra R., 2012. The benefits of baseline glucocorticoid measurements: maximal cortisol production under baseline conditions revealed in male Richardson's ground squirrels (*Urocitellus richardsonii*) // General and Comparative Endocrinology. V. 178. № 3. P. 470–476.
- Dickens M.J., Delehanty D.J., Romero L.M., 2009. Stress and translocation: alterations in the stress physiology of translocated birds // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 276. № 1664. P. 2051–2056.
- Dickens M.J., Delehanty D.J., Romero L.M., 2010. Stress: an inevitable component of animal translocation // Biological Conservation. V. 143. № 6. P. 1329–1341.
- Dingemanse N.J., Dochtermann N.A., 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches // Journal of Animal Ecology. V. 82. P. 39–54.
- Gedeon C.I., Boross G., Németh A., Altbäcker V., 2012. Release site manipulation to favour European ground squirrel *Spermophilus citellus* translocations: translocation and habitat manipulation // Wildlife Biology. V. 18. № 1. P. 97–104.
- Gedeon C.I., Váczi O., Koósz B., Altbäcker V., 2011. Morning release into artificial burrows with retention caps facilitates success of European ground squirrel (*Spermophilus citellus*) translocations // European Journal of Wildlife Research. V. 57. P. 1101–1105.

- Gondek A., 2004. Sytuacja susła perełkowanego w Polsce – zagrożenia i program ochrony // Biuletyn Monitoringu Przyrody. № 1/2004. P. 21–27.
- Goymann W., Mostl E., Van't Hof T., East M.L., Hofer H., 1999. Noninvasive fecal monitoring of glucocorticoids in spotted hyenas, *Crocuta crocuta* // General and Comparative Endocrinology. V. 114. № 3. P. 340–348.
- Kachamakova M., Koshev Y., Millesi E., 2021. Resident European ground squirrels exhibit higher stress levels than translocated individuals after conservation reinforcement // Mammalian Biology. V. 101. P. 127–136.
- Koshev Y., Kachamakova M., Arangelov S., Ragyov D., 2019. Translocations of European ground squirrel (*Spermophilus citellus*) along altitudinal gradient in Bulgaria—an overview // Nature Conservation. V. 35. P. 63–95.
- Letty J., Marchandeau S., Aubineau J., 2007. Problems encountered by individuals in animal translocations: lessons from field studies // Ecoscience. V. 14. P. 259–271.
- Mateo J.M., 2008. Inverted-U shape relationship between cortisol and learning in ground squirrels // Neurobiology of Learning and Memory. V. 89. № 4. P. 582–590.
- Mateo J.M., Cavigelli S.A., 2005. A validation of extraction methods for noninvasive sampling of glucocorticoids in free-living ground squirrels // Physiological and Biochemical Zoology. V. 78. № 6. P. 1069–1084.
- Matějů J., 2008. Ecology and space use in a relict population of the European ground squirrel (*Spermophilus citellus*) at the north-western edge of its distribution range // Lynx. V. 39. № 2. P. 263–276.
- Matějů J., Říčanová Š., Poláková S., Ambros M., Kala B., Matějů K., Kratochvíl L., 2012. Method of releasing and number of animals are determinants for the success of European ground squirrel (*Spermophilus citellus*) reintroductions // European Journal of Wildlife Research. V. 58. P. 473–482.
- Möstl E., Palme R., 2002. Hormones as indicators of stress // Domestic animals endocrinology. V. 23. № 1. P. 67–74.
- Navarro-Castilla Á., Garrido M., Hawlena H., Barja J., 2021. Non-invasive monitoring of adrenocortical activity in three sympatric desert gerbil species // Animals. V. 11. № 1. P. 75.
- Neuhaus P., Pelletier N., 2001. Mortality in relation to season, age, sex, and reproduction in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) // Canadian Journal of Zoology. V. 79. P. 465–470.
- Nunes S., Pelz K.M., Muecke E.M., Holekamp K.E., Zucker I., 2006. Plasma glucocorticoid concentrations and body mass in ground squirrels: seasonal variation and circannual organization // General and Comparative Endocrinology. V. 146. № 2. P. 136–143.
- Palme R., Rettenbacher S., Touma C., El-Bahr S.M., Mostl E., 2005. Stress hormones in mammals and birds. Comparative aspect regarding metabolism, excretion, and non-invasive measurement in fecal samples // Annals of the New York Academy of Sciences journal. V. 1040. № 1. P. 162–171.
- Palme R., Touma C., Arias N., Dominchin M.F., Lepschy M., 2013. Steroid extraction: get the best out of faecal samples // Wiener Tierärztliche Monatsschrift. № 100. P. 238–246.
- Palme R., 2019. Non-invasive measurement of glucocorticoids: Advances and problems // Physiology and Behavior. № 199. P. 229–243.
- Pribbenow S., Jewgenow K., Vargas A., Serra R., Naidenko S., Dehnhard M., 2014. Validation of an enzyme immunoassay for the measurement of faecal glucocorticoid metabolites in Eurasian (*Lynx lynx*) and Iberian lynx (*Lynx pardinus*) // General and Comparative Endocrinology. V. 206. P. 166–177.
- Qu J., Fletcher Q.E., Réale D., Li W., Zhang Y., 2018. Independence between coping style and stress reactivity in plateau pika // Physiology and Behavior. V. 197. P. 1–8.
- Rich E.L., Romero L.M., 2005. Exposure to chronic stress downregulates corticosterone responses to acute stressors // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 288. № 6. P. R1628–R1636.
- Sakaguchi E.I., Itoh H., Uchida S., Horigome T., 1987. Comparison of fibre digestion and digesta retention time between rabbits, guinea-pigs, rats and hamsters // British Journal of Nutrition. V. 58. № 1. P. 149–158.
- Sheriff M.J., Krebs C.J., Boonstra R., 2010. Assessing stress in animal populations: do fecal and plasma glucocorticoids tell the same story? // General and comparative endocrinology. V. 166. № 3. P. 614–619.
- Sheriff M.J., Wheeler H., Donker S.A., Krebs C.J., Palme R., Hik D.S., Boonstra R., 2012. Mountain-top and valley-bottom experiences: the stress axis as an integrator of environmental variability in arctic ground squirrel populations // Journal of Zoology. V. 287. № 1. P. 65–75.
- Surkova E.N., Savinetskaya L.E., Khropov I.S., Tchabovsky A.V., 2024. Flexible males, reactive females: faecal glucocorticoid metabolites indicate increased stress in the colonist population, damping with time in males but not in females // Journal of Comparative Physiology B.P. 1–10.
- Teixeira C.P., De Azevedo C.S., Mendl M., Cipreste C.F., Young R.J., 2007. Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress // Animal behaviour. V. 73. № 1. P. 1–13.
- Titov S.V., 2003. Juvenile dispersal in the colonies of *Spermophilus major* and *S. suslicus* ground squirrels // Russian Journal of Ecology. V. 34. P. 255–260.
- Touma C., Palme R., 2005. Measuring fecal glucocorticoid metabolites in mammals and birds: the importance of validation // Annals of the New York Academy of Sciences. V. 1046. № 1. P. 54–74.
- Ziółek M., Kozieł M., Czubla P., 2017. Zmiany liczebności populacji susła perełkowanego *Spermophilus suslicus* w polsce wschodniej // Polish Journal of Natural Science. V. 32. № 1. P. 91–104.

**STRESS IN SPECKLED GROUND SQUIRRELS
(*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD. 1770) RELOCATED FROM
A NATURAL POPULATION TO A SEMI-FREE OUTDOOR ENCLOSURE**

**O. N. Shekarova¹, L. E. Savinetskaya¹, O. A. Burkanova², E. N. Surkova¹,
A. V. Tchabovsky¹, K. A. Rogovin^{1,*}**

¹*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

²*FSBO "State Nature Reserve "Voroninsky", Tambov Region, 393310 Russia*

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

Using a non-invasive approach, changes in the level of physiological stress in speckled ground squirrels (*Spermophilus suslicus*) relocated from a natural population to an outdoor enclosure were assessed. The enclosure of 0.16 ha in area provided ground squirrels with natural conditions and resources and was protected against predators. First, using the physiological test with ACTH injection, we validated a commercial ELISA kit for cortisol in blood serum ("OOO XEMA", RF) for measuring a glucocorticoid response in fecal samples as an indicator of individual stress level. We collected faeces from ground squirrels immediately after capture in nature (to characterize a basal level of stress in the donor population), after transportation before release to the outdoor enclosure, three days after release, and after one month, before hibernation. Three days after relocation, the stress level in speckled ground squirrels was significantly lower than after transportation and did not differ significantly from the initial level in the donor population. The absence of a body mass loss in young animals after the relocation, the successful accumulation of fat before hibernation, and the high overwinter survival rate (72.5%) indicate the successful adaptation of speckled ground squirrels to a novel environment.

Keywords: endangered species, rodent, noninvasive assessment, fecal glucocorticoid metabolites

УДК 599.323.5: 576.316.7

ПОЛЕВКИ РОДА *ALEXANDROMYS* (RODENTIA, ARVICOLINAE) СРЕДНЕАМУРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ И ОПИСАНИЕ ЧЕТЫРЕХ НОВЫХ ВАРИАНТОВ КАРИОТИПА *ALEXANDROMYS* *MAXIMOWICZII* (RODENTIA, ARVICOLINAE)

© 2024 г. И. В. Картавец*, А. И. Степанова

Федеральный научный центр биоразнообразия наземных организмов Восточной Азии
Дальневосточного отделения РАН, пр. Столетия Владивостока, 159, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: kartavtseva@biosoil.ru

Поступила в редакцию 12.04.2024 г.

После доработки 18.09.2024 г.

Принята к публикации 21.09.2024 г.

Ранее для северо-восточной части Среднеамурской низменности было установлено распространение только *A. fortis*. Исследование кариотипа полевок в крайней северной точке низменности в окрестностях пос. Эльбан позволило выявить второй вид – *A. maximowiczii* и сместить его восточную границу ареала на 200 км восточнее известной. Впервые для полевок Максимовича, имеющей множественный хромосомный полиморфизм, описаны четыре варианта кариотипа, обнаруженных у особей из Среднеамурской низменности. Два варианта кариотипа были преобладающими – $2n = 40a$, $NF = 58$ и $2n = 41a$, $NF = 60$, два варианта – редкими $2n = 41b$, $NF = 59$ и $2n = 41c$, $NF = 59$. По хромосомным характеристикам эти варианты соответствуют хромосомной форме “С”. Изменчивость числа хромосом этого вида обусловлена tandemным слиянием метацентрических хромосом № 3 и № 4 с образованием крупного метацентрика № 3/4. Центрическое слияние акроцентрических хромосом № 11 и № 20 с образованием метацентрической хромосомы средних размеров № 11.20, как правило, стабилизировано, за исключением одной особи из 54 исследованных. Для особей из средней части низменности отмечено резкое снижение частоты гетерозигот по tandemному слиянию, в то время как в северо-восточной части частота гетерозигот была высокая. Из хромосомной формы “С” исключено число хромосом 39 как не обоснованное. Редкие варианты имеют по одной паре аутосом в гетерозиготном состоянии (SM/A). Такая изменчивость связана со смещением центромеры в хромосоме № 10 в варианте 41b и перичентрической инверсией в хромосоме № 16 в варианте 41c. По ранее опубликованным данным генетического анализа – аллозимного, хромосомного и молекулярно-генетического, – для двух видов (*A. maximowiczii* и *A. fortis*) представлены хромосомные характеристики, места их обитания, в том числе симбиотопического.

Ключевые слова: хромосомы, изменчивость, дальневосточная полевка, полевка Максимовича, Приамурье, *Alexandromys fortis*

DOI: 10.31857/S0044513424120054, **EDN:** tgqojt

Многие виды серых (*Microtus* Schrank 1798) и восточноазиатских (*Alexandromys* Ognev 1914) полевок имеют слабые морфологические различия, однако уникальные хромосомные характеристики позволяют хорошо их диагностировать (Орлов, 1974; Загороднюк, 1992; Мейер и др., 1996; Орлов и др., 2023). В ряде таксономических сводок по грызунам данные о числе хромосом введены в ключи для определения современных видов полевок (Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Костенко, 2000). В южных регионах Дальнего Востока России обитают два вида восточноазиатских полевок – дальневосточная

полевка (*Alexandromys fortis* (Büchner 1889)) (рис. 1А) и полевка Максимовича (*Alexandromys maximowiczii* (Schrenck 1859)) (рис. 1Б), имеющих изменчивые дифференцирующие признаки, что затрудняет их диагностику и, как было показано при исследовании коллекций черепов полевок (Лисовский и др., 2018), может приводить к ошибочному определению вида. По числу и морфологии хромосом эти виды хорошо различаются. *A. fortis* имеет стабильное диплоидное число ($2n = 52$) и мелкие хромосомы. *A. maximowiczii* имеет изменчивое число хромосом ($2n = 36–44$), размеры которых варьируют

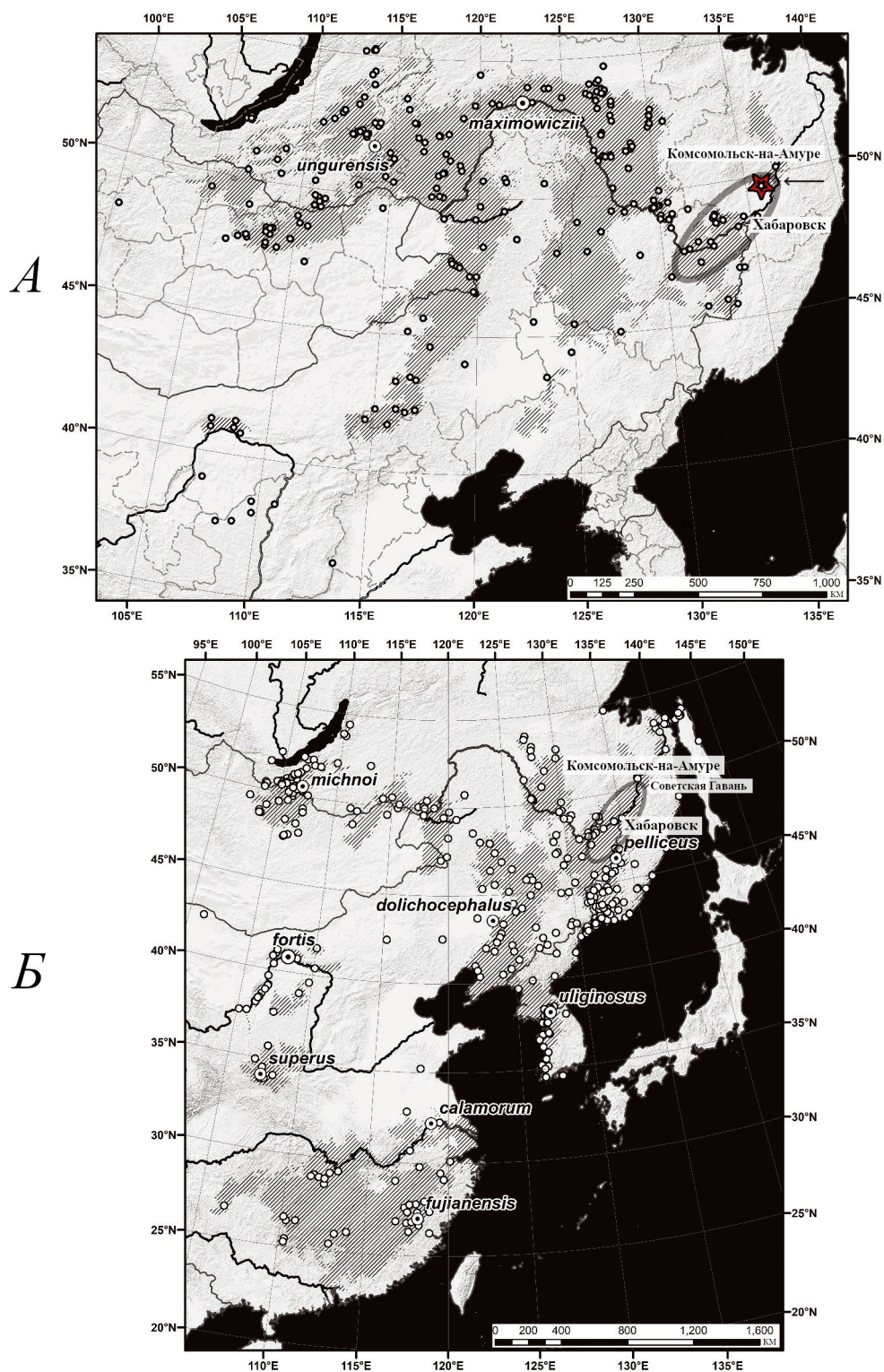


Рис 1. Ареалы двух видов восточноазиатских полевков рода *Alexandromys*: А – *Alexandromys maximowiczii*, Б – *Alexandromys fortis* (по: Kryštufek, Shenbrot, 2022). Эллипсом выделена Среднеамурская низменность, штриховкой обозначен предполагаемый ареал вида, мелкими точками – места отлова полевков, большими точками – места тегга туриса и названия подвидов. Звездочкой и стрелкой отмечена новая находка кариотипированной полевки Максимовича.

от крупных до мелких. В популяциях юга Дальнего Востока России это число варьирует от 39 до 42 (Kartavtseva et al., 2008). Полевка Максимовича оказалась сложным объектом для выяснения внутривидовой изменчивости кариотипа, так как имеет множественную хромосомную изменчивость, включающую тандемные, центрические (Робертсоновские) слияния, инверсии и смещения центромеры (Мейер и др., 1996). Впервые множественный хромосомный полиморфизм *A. maximowiczii* был обнаружен для популяций Забайкалья (Бурятии), откуда было описано тринадцать вариантов кариотипа (Ковальская, 1977) и выделено три хромосомные формы – “А”, “Б”, “В” (Ковальская и др., 1980). Описание вариантов кариотипа было сделано без дифференциального окрашивания, что привело к неверному определению хромосомных перестроек и, соответственно, вариантов кариотипа (Мейер и др., 1996). Для 242 полевок Максимовича из Забайкалья, Дальнего Востока России и Монголии был проведен анализ хромосомных характеристик. Из этой выборки у новых 74 особей из ранее не исследованных 12 локальных популяций Забайкалья и Дальнего Востока России было выделено шесть хромосомных форм “А”, “В”, “V”, “D”, “С” и “I”. Первые три хромосомные формы были выделены ранее для полевок Забайкалья (Ковальская и др., 1980), затем для этого региона была выделена еще одна хромосомная форма (“D”) (Kartavtseva et al., 2008). Для популяций юга Дальнего Востока России выделены две новые хромосомные формы – “С” и “I” (Kartavtseva et al., 2008). Позднее полевки хромосомной формы “I” (подвида *Microtus maximowiczii gromovi* Vorontsov 1988) были выведены из состава *M. maximowiczii* и определены как полёвка Громова (*Alexandromys shantaricus* Ognev 1929 (Шереметьева, 2023)).

Следует заметить, что в этих двух работах хромосомные формы различались только по значениям $2n$ и NF , без указания характера хромосомных перестроек и описания хромосомных вариантов кариотипа. Применение метода дифференциального G-окрашивания хромосом полевок трех популяций из Бурятии, Забайкальского и Хабаровского краев позволило описать для вида семь хромосомных перестроек, приводящих к изменению числа и морфологии хромосом (Мейер и др., 1996). Три перестройки из семи были структурные: одна – тандемное слияние и две – центромерные слияния. В этой работе был выявлен характер хромосомных перестроек в трех популяциях полевок Максимовича (две популяции из Забайкалья и одна популяция из Дальнего Востока России). Число исследованных особей было невелико, что не позволило авторам описать варианты кариотипа хромосомных форм.

Данные о числе хромосом в кариотипе полевок Максимовича Среднеамурской низменности опубликованы в трех работах, где был использован метод дифференциального окрашивания без указания номеров пар хромосом (Мейер и др., 1996; Kartavtseva et al., 2008; Фрисман и др., 2011). Последовательность расположения хромосом и их группы (двуплечих и одноплечих) в этих работах различались. В первой работе кариотип ($2n = 39-41$) представлен двумя морфологическими группами хромосом: двуплечими (метацентрические, субмета- и субтелоцентрические) и одноплечими (acroцентрические). Во второй работе кариотип ($2n = 40-41$) представлен тремя группами хромосом: две группы с двуплечими (метацентрические и субмета–субтелоцентрические) и одна группа с одноплечими (acroцентрические) хромосомами. В третьей работе кариотип ($2n = 40-41$) представлен четырьмя группами хромосом: метацентрические, субметацентрические, субтелоцентрические и акроцентрические. Такие же числа и группы хромосом, как и в последней работе, без дифференциального окрашивания, приведены для хабаровской популяции (Картавцева и др., 2017).

Использование метода молекулярной цитогенетики – флуоресцентной гибридизации (FISH) зондов целых хромосом полевок *Microtus agrestis* (Linnaeus 1761) на метафазные хромосомы полевок Максимовича – позволило выявить видоспецифичные консервативные хромосомные сегменты. Дифференциальное G-окрашивание дало возможность определить номера пар хромосом в кариотипе *A. maximowiczii* ($c\ 2n = 41$, $NFa = 54$) и показать две структурные перестройки – тандемное (№ 3/4) и центромерное (№ 11.20) слияния хромосом (Lemskaya et al., 2010). Номера хромосом в этой работе базировались на максимальном числе хромосом ($2n = 44$), не имеющих структурных перестроек, что сделало удобным использование такой нумерации для дальнейшего исследования хромосомной изменчивости вида и выявления хромосомных перестроек. В этой работе точка отлова одной самки полевок Максимовича не указана, но из устного сообщения Ф.Н. Голенищева, предоставившего эту особь для кариотипирования, следует, что полевка была отловлена в Забайкальском крае и, возможно, соответствует хромосомной форме “А”. Чтобы понять, какие номера хромосом сопровождали структурные перестройки полевок Максимовича хромосомной формы “С”, были исследованы кариотипы особей из популяции Норского заповедника Амурской обл. с применением методов FISH и G-окрашивания хромосом (Картавцева и др., 2013). При этом кариотипы этих особей ранее были исследованы и вошли в работу (Kartavtseva et al., 2008), посвященную выделению хромосомных форм. Согласно приведенным

данным, и для этого кариотипа особей этой популяции характерны те же две структурные перестройки, что и для кариотипа особи хромосомной формы “А” из Забайкалья. Исследований по наличию других хромосомных перестроек для популяции Норского заповедника не проводили. Внутри- и межпопуляционная кариотипическая изменчивость пяти хромосомных форм *A. maximowiczii* (четырех в Забайкалье и одной на Дальнем Востоке России) все еще не известна.

Помимо хромосомных методов (Мейер и др., 1996; Картавцева и др., 2009; Kartavtseva et al., 2008), для диагностики *A. fortis* и *A. maximowiczii* юга Дальнего Востока России были использованы аллозимные (Фрисман и др., 2009, 2011, 2016) и молекулярно-генетические методы (Шереметьева и др., 2015, 2022; Wang et al., 2014; Sheremetyeva et al., 2024). Эти исследования позволили достоверно выявить обитание двух видов на территории Среднеамурской низменности, однако полная картина их распространения отсутствует. Также *A. maximowiczii* и *A. fortis* можно дифференцировать и по форме головки сперматозоидов (Мейер и др., 1996). Этот метод самый простой, так как позволяет определять виды в полевых условиях, однако он применим только для половозрелых самцов и не используется зоологами.

До начала генетических исследований полевок в Среднеамурской низменности зоологи полагали, что на этой территории распространен один вид — *A. fortis*. Еще в 1991 г. в популяции дальневосточной полевки, обитающей близ г. Хабаровск, были обнаружены два штамма хантавируса “Хабаровск” (HBRV) и “Владивосток” (VIIV) (Dzagurova et al., 1995; Hörning et al., 1996), что было необычно, поскольку определенный штамм вируса соответствует определенному виду хозяина (Kariwa et al., 1999). Только в 2008 г. результаты генетических исследований в Китае (виды определены с помощью анализа гена *cytb* мтДНК) показали, что носителем генотипа HBRV, описанного ранее для хабаровской популяции *A. fortis*, является другой вид — *A. maximowiczii* (Zou et al., 2008). По результатам этой работы был сделан вывод, что и в хабаровской популяции штамм HBRV принадлежит *A. maximowiczii*, а штамм VIIV — *A. fortis* (Яшина и др., 2008). Хромосомные (Картавцева и др., 2009) и молекулярно-генетические данные (Шереметьева и др., 2022; Sheremetyeva et al., 2024) полевок этой популяции подтвердили совместное обитание двух видов — *A. fortis* и *A. maximowiczii*.

Долгое время без подтвержденных данных считали, что в Хабаровском крае, в окрестностях г. Советская Гавань и близлежащих поселках обитает *A. maximowiczii* (Костенко, 2000). По данным других источников, здесь (рис. 1Б) обитает *A. fortis*

(Shenbrot, Krasnov, 2005; Kryštufek, Shenbrot, 2022), на основании чего в первой работе распространение вида было указано на всей территории Сихотэ-Алиня, во второй — вдоль восточных склонов горного хребта морского побережья Японского моря до г. Советская Гавань. Однако кариотипирование полевок из г. Советская Гавань и окрестных поселков (Картавцева и др., 2011) позволило выявить инвазивный вид — восточноевропейскую полевку (*Microtus rossiameridionalis* Ognev 1924). Молекулярно-генетический анализ (Шереметьева и др., 2021) подтвердил нахождение здесь восточноевропейской полевки, а также неоднократный ее завоз и в г. Хабаровск. Все три вида, обнаруженных в Хабаровске, являются носителями видоспецифичных штаммов различных вирусных и бактериальных инфекций, опасных для человека (Лапин и др., 2015), поэтому знание об их распространении представляет интерес не только для зоологов, но и для эпидемиологов.

Среднеамурская низменность представляет собой плоское, сильно заболоченное пространство. Главная река Среднеамурской низменности — Амур, для русла которой характерно наличие многочисленных протоков, рукавов, стариц и озерных котловин (Крюкова, 1999). Северо-восточная часть этой низменности (Амуро-Сунгарийская низменность) расположена в России (Хабаровский край), а средняя часть — на территории как России (Еврейская автономная область (Еврейская АО) и Хабаровский край, вдоль долины р. Усури), так и на северо-востоке Китая (Саньцзянская равнина), южная часть — только на северо-востоке Китая. В средней части низменности отмечали (до появления генетических методов) только один вид — *A. fortis*, а восточная граница ареала *A. maximowiczii* доходила до р. Зея в Амурской обл. (Костенко, 2000). Данные хромосомных исследований (Мейер и др., 1996) позволили обнаружить *A. maximowiczii* на берегу р. Тунгуска, впадающей в Амур близ г. Хабаровск, и на этом основании сдвинуть восточную границу ареала вида до Хабаровска (Shenbrot, Krasnov, 2005). Позднее восточная граница ареала была смещена на восток до г. Комсомольск-на-Амуре (Kryštufek, Shenbrot, 2022), где появилась новая точка находки полевки Максимовича (близ г. Комсомольск-на-Амуре), без ссылки на источник с описанием этой находки, и далее на север, в район Эворон-Чукчагирской низменности, также без указания ссылок на находки (рис. 1А). По данным генетических исследований полевок рода *Alexandromys*, в Эворон-Чукчагирской низменности обитает только эворонская полевка (*Alexandromys evoronensis* (Kowalskaya et Sokolov 1980)) (Картавцева и др., 2022). В северо-восточной части Среднеамурской низменности между городами Хабаровск

и Комсомольск-на-Амуре достоверно отмечено обитание только *A. fortis* (Шереметьева и др., 2022).

Отсутствие географических барьеров для полевок Максимовича в Среднеамурской низменности позволило предположить, что этот вид может обитать во влажных биотопах северо-восточной части низменности. Именно поэтому целью нашего исследования был анализ распространения восточноазиатских полевок в ранее не исследованном районе северо-восточной части Среднеамурской низменности с применением хромосомного метода не только для видовой диагностики, но и для выяснения характера хромосомных перестроек и их роли во внутривидовой изменчивости на клеточном уровне. Использование ранее опубликованных данных о кариотипе полевок Максимовича позволило определить варианты кариотипа и хромосомные перестройки в ранее исследованных популяциях средней части Среднеамурской низменности. На основании литературных данных о комплексном генетическом (хромосомном, молекулярно-генетическом и аллозимном) исследовании полевок Максимовича и дальневосточной полевок в Среднеамурской низменности установлены места как раздельного, так и их совместного обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В результате полевых работ в северо-восточной части Среднеамурской низменности (северный берег р. Амур), в окрестностях пос. Эльбан в Хабаровском крае (рис. 1А) нами были отловлены полевки рода *Alexandromys* ($n = 20$). Отлов проводили ловушками Шермана 20–23 июля 2023 г. в двух точках. Точка 1 ($n = 18$) находилась в 4 км западнее пос. Эльбан, расположенного на правом берегу одноименной реки, притока р. Амур (50°06'03" с.ш., 136°27'39" в.д). Точка 2 ($n = 2$) находилась в 10 км к юго-востоку от поселка, на левом берегу р. Эльбан (50°02'45" с.ш., 136°33'43" в.д). Обе точки были приурочены к заброшенным сельскохозяйственным полям (залежам), расположенным вблизи небольших широколиственных лесов, с двумя типами биотопов — влажными (преобладание осоки и вейника) и сухими (преобладание кровохлебки).

Суспензии хромосом полевок готовили в полевых условиях стандартным методом с небольшой модификацией по общепринятому методу (Ford, Namerton, 1956; Макгрегор, Варли, 1986): из клеток костного мозга, взятых из бедренной кости с предварительным введением 0.04% раствора колхицина на 25–30 минут (а не 40 минут). Костный мозг из бедренной кости вымывали в пробирку при помощи медицинского шприца, наполненного гипотоническим раствором (0.56% KCl), и затем оставляли для инкубации на 20–25 минут при комнатной

температуре (не 15 мин при температуре 37°C). Затем раствор центрифугировали (800–1000 об/мин) 5 минут. После центрифугирования надосадочную жидкость сливали, а клеточный осадок, без его разбивания, фиксировали свежеприготовленным фиксатором — смесью 96% этанола (а не метанола) и ледяной уксусной кислоты (в соотношении 3:1) не менее 10 минут. Затем осадок (состоящий из ядер и хромосом на разных стадиях деления) разбивали до однородной взвеси. Смену фиксатора производили не менее трех раз, центрифугируя осадок в течение 5 минут. Общее время фиксации не менее 40 минут. В последней порции фиксатора суспензию клеток оставляли в холодильнике для хранения при температуре –20°C.

Для анализа хромосомных чисел и морфологии хромосом препараты окрашивали 2% орсеином, растворенным в ледяной уксусной кислоте. В полевых условиях использовали небольшой микроскоп Longway LW91–06E (Китай), окуляры: 40/0.65 и 100/1.25. Дальнейшую обработку хромосомных препаратов проводили в лабораторных условиях. При микрофотографировании использовали микроскоп Axio Imager 1, цифровую камеру и программное обеспечение Metasystems фирмы Carl Zeiss MicroImaging GmbH (Германия) Центра коллективного пользования “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (Владивосток). Используемая нами номенклатура хромосом кариотипа была разработана ранее для полевок Максимовича из Забайкалья (Lemskaya et al., 2010) и применена к полевым Амурской области (Картавец и др., 2013). Номенклатура была создана с помощью методов FISH и G-окрашивания хромосом, которые позволили дать характеристику хромосомной форме “С”, определить структурные перестройки и вовлеченные в эти перестройки номера хромосом. Так, метацентрической хромосоме, образованной в результате центрического слияния хромосом пар № 11 и № 20, присвоен номер 11.20 (точка указывает на Робертсоновское слияние), другой метацентрической хромосоме, образованной в результате тандемного слияния пар № 3 и № 4, присвоен номер 3/4 (косая черта указывает на тандемное или теломерное слияние). Вариантам кариотипа с одинаковым числом хромосом, различающихся по числу плеч (NF), присваивали букву, которую ставили после диплоидного числа, например $2n = 41a$, $2n = 41b$ и т.д. Такое обозначение вариантов кариотипа было использовано ранее для эвронской полевок, имеющих множественные хромосомные перестройки (Kartavtseva et al., 2021). Вариант $2n = 41b$, NF = 59 описан по опубликованной раскладке хромосом (Мейер и др., 1996, вклейка рис. 86 г), вариант $2n = 41c$, NF = 59 описан

Таблица 1. Места генетического исследования — хромосомного, молекулярно-генетического и аллозимного — полевки Максимовича (*Alexandromys maximowiczii*) на территории Среднеамурской низменности

№	Локалитет	Методы исследования						Источник
		молекулярный	хромосомный			аллозимный		
			2n = 40a	2n = 41				
				a	b		c	
Хабаровский край левый берег Амура								
1	Пос. Эльбан		10	8				Наши данные
правый берег Амура								
2	Пос. Кукан.	10	3		1		13	Фрисман и др., 2011
3	Жд разъезд Утиная, р. Тунгуска (восточный берег)		4					Мейер и др., 1996
4	Пос. Галкино, южный берег р. Амур							
	Там же	8		1				Шереметьева и др., 2015; Sheremetyeva et al., 2024
5	О-в Большой уссурийский (Китай)	11						Картавцева и др., 2017 Sheremetyeva et al., 2024; Wang et al., 2014
6	Пос. Оренбургское, левый берег р. Бикин	2						Шереметьева и др., 2015, Sheremetyeva et al., 2024
Еврейская АО левый берег Амура								
7	Пос. Кульдур.	3					4	Фрисман и др., 2011, 2019
8	Пос. Известковый						17	Фрисман и др., 2011, 2019
9	Пос. Пашково						1	Фрисман и др., 2019
10	Пос. Радде	3					3	Фрисман и др., 2011
11	Пос. Амурзет						Шереметьева и др., 2015; Sheremetyeva et al., 2024,	
	Там же						Фрисман и др., 2011	
12	Пос. Садовое	9	2					Шереметьева и др., 2015; Sheremetyeva et al., 2024
13	Пос. Ленинское	4						Шереметьева и др., 2015
	Там же	6	1					Kartavtseva et al., 2008
	Там же	3					3	Фрисман и др., 2011
	Там же						5	Фрисман и др., 2009
14	Пос. Желтый Яр, р. Бира	1						Sheremetyeva et al., 2024
15	Г. Биробиджан	5						Sheremetyeva et al., 2024
	Там же	1						Kartavtseva et al., 2008
16	13 км к югу от г. Биробиджан	1						Фрисман и др., 2011
17	Природный заповедник Бастак (основной кластер)	4						Sheremetyeva et al., 2024
	Там же	3					8	Фрисман и др., 2011,
	Там же						4	2019
18	Пос. Аур		1					Фрисман и др., 2009
	Там же	1						Kartavtseva et al., 2008
	Там же						2	Фрисман и др., 2009
Число особей		49	42	10	1	1	60	
Число локалитетов		9	10	3	1	1	7	

Таблица 2. Места генетического исследования — хромосомного, молекулярно-генетического и аллозимного — дальневосточной полевки (*Alexandromys fortis*) на территории Среднеамурской низменности

№	Локалитет	Методы исследования			Источник
		молекулярный	хромосомный	аллозимный	
Хабаровский край, левый берег Амура					
1	Г. Комсомольск-на-Амуре	3	8		Шереметьева и др., 2006, 2022
2	Пос. Пивань		2		Мейер и др., 1996
правый берег Амура					
3	Пос. Томское		2	6	Фрисман и др., 2011
4	Пос. Галкино, южный берег р. Амур	14			Шереметьева и др., 2015, 2022
	Там же		2		Картавцева и др., 2009
5	Г. Бикин, правый берег р. Усури	8			Шереметьева и др., 2015, 2022
Еврейская АО левый берег Амура					
6	Пос. Даниловка, р. Тунгуска (запад- ный берег)	2			Шереметьева и др., 2015, 2022
7	Пос. Желтый Яр, р. Бира	2			Шереметьева и др., 2022
8	Г. Биробиджан			1	Фрисман и др., 2009
	Там же		2	15	Фрисман и др., 2011
	Там же	1			Шереметьева и др., 2022
9	13 км к югу от г. Биробиджана		1	1	Фрисман и др., 2011
10	Заповедник Бастак, участок Забе- ловский, пойма р. Амур	2			Фрисман и др., 2013 (по данным Шере- метьевой) Шереметьева и др., 2015, 2022
11	Пос. Кульдур			1	Фрисман и др., 2011, 2013, 2019
12	Г. Облучье			6	Фрисман и др., 2019
	Там же	5			Шереметьева и др., 2022
13	Пос. Пашково		2	2	Фрисман и др., 2019
14	Пос. Столбовое			11	Фрисман и др., 2019
15	Пос. Амурзет		2	5	Фрисман и др., 2011
16	Пос. Биджан	8			Шереметьева и др., 2022
17	Пос. Ленинское		2	2	Фрисман и др., 2009
	Там же	2			Шереметьева и др., 2022
Число особей		47	23	50	
Число локалитетов		10	9	11	

по полученным ранее данным (Картавцева и др., 2017), где номера хромосомам не были присвоены.

Череп, шкурки, хромосомные препараты, суспензии хромосом хранятся в лаборатории эволюционной зоологии и генетики ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

Для видовой диагностики двух видов полевок (дальневосточной и полевки Максимовича) в полевых условиях также была проанализирована морфология головки спермиев взрослых самцов. У полевок Максимовича и эвронской полевки головка спермия округлая, у дальневосточной полевки — крючковатая (Мейер и др., 1996). Содержимое

эпидидимиса самцов (без физразбора и фиксатора) наносили на предметное стекло тонким слоем и просматривали в полевом микроскопе при увеличении объектива $\times 40$, без окрашивания и фиксации. Далее эпидидимис фиксировали тем же фиксатором, что и суспензии хромосом.

Места находок полевки Максимовича и дальневосточной полевки на Среднеамурской низменности были определены на основании данных о локалитетах полевок, полученных при проведении молекулярных, хромосомных и аллозимных исследований (табл. 1 и 2).

Распространение двух видов рода *Alexandromys* в Среднеамурской низменности установлено при использовании опубликованных ранее данных генетического анализа (хромосомного, аллозимного и молекулярно-генетического) (см. табл. 1 и 2). Иногда два или три генетических метода, указанных выше, были применены к одной особи, поэтому число отловленных полевок в локалитете восстановить сложно, следовательно, в таблицах число особей и число локалитетов свидетельствуют об использовании при исследовании определенного метода. Кариотипирование полевок в этих работах проведено И.В. Картавцевой, поэтому в данной работе для ранее выявленных числовых хромосомных характеристик и имеющихся в нашем распоряжении хромосомных раскладок были определены варианты кариотипа, которые позволили выявить частоту встречаемости вариантов у ранее исследованных полевок из популяций в Среднеамурской низменности. Отлов полевок в Еврейской АО был проведен И.В. Картавцевой совместно с И.Н. Шереметьевой и Л.В. Фрисман, также Л.В. Фрисман и К.В. Коробицыной. В окрестностях г. Хабаровск отлов проводили зоологи Хабаровской противочумной станции Роспотребнадзора – А.В. Аднагулова и Н.П. Высочина. На левом берегу р. Бикин, окрестности пос. Орунбургское, отлов был проведен И.В. Картавцевой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Спермии всех исследованных взрослых самцов ($n = 8$) имели округлую головку, что соответствовало характеристикам полевки Максимовича и эвронской полевки.

Кариотип 18 изученных полевок из двух точек в окрестностях пос. Эльбан был изменчив по числу хромосом, диплоидные числа 40 и 41. Частота попадания полевок в ловушки в этих точках была по 20%. В точке 1 девять полевок имели 40 хромосом: самцы – № 4836, № 4841, № 4856, № 4866, № 4867, № 4868, самки – № 4835, № 4865, № 4839 и семь полевок имели 41 хромосому: самцы – № 4837, № 4838, № 4840, № 4849, № 4852, № 4855,

самка № 4850. В точке 2 40 хромосом имела пойманная самка № 4854 и 41 хромосому – самка № 4853. В кариотипе X-хромосома акроцентрическая, среднего размера, Y-хромосома акроцентрическая, небольшого размера. Такой кариотип соответствовал *A. maximowiczii*. На основании изменчивости числа и морфологии хромосом кариотипа особей из исследуемой популяции выявлено два варианта кариотипа. Анализ собственных и литературных данных позволил выявить еще два варианта кариотипа полевки Максимовича из Среднеамурской низменности.

Хромосомные характеристики *A. maximowiczii* в окрестностях пос. Эльбан в северо-восточной части Среднеамурской низменности

Вариант $2n = 40a$, $NF = 58$ (рис. 2А), хромосомный набор: одна пара крупных метацентриков (№ 3/4), образованных путем теломерного слияния метацентрических хромосом среднего размера (№ 3 и № 4); две пары субтелоцентриков (№ 1 и № 2) крупного и среднего размера; три пары метацентриков, средних по размеру и примерно одинаковых (№№ 5, 6 и 7); метацентрик средних размеров (№ 11.20), образованный в результате слияния центромер акроцентрических хромосом (№ 11 и № 20); две пары мелких субтелоцентрических хромосом (№№ 12 и 16) и десять парных акроцентриков (№№ 8–10, 13–15, 17–19 и 21). X-хромосома средних размеров акроцентрик, Y-хромосома мелкий акроцентрик.

Вариант $2n = 41a$, $NF = 60$ (рис. 2Б), хромосомный набор: крупный метацентрик № 3/4; два метацентрика № 3 и № 4; два парных субтелоцентрика (№ 1 и № 2); три пары метацентриков средних размеров, относительно одинаковых по размеру (№ 5, № 6 и № 7); парные метацентрики средних размеров (№ 11.20); две пары мелких субтелоцентрических хромосом (№ 12 и № 16) и десять парных акроцентриков (№№ 8–10, №№ 13–15, № 17–19 и № 21). X-хромосома средних размеров акроцентрик, Y-хромосома мелкий акроцентрик.

Хромосомные характеристики *A. maximowiczii* средней части Среднеамурской низменности

Также, по ранее опубликованным (Мейер и др., 1996 Картавцева и др., 2017) хромосомным данным ($2n$ и NF) полевки Максимовича из Среднеамурской низменности (табл. 1), мы описываем еще два варианта кариотипа с $2n = 41$.

Вариант $2n = 41b$, $NF = 59$ хромосомный набор характеризуется гетерозиготным состоянием трех хромосом: № 11 и № 20 (acroцентрики) и № 11.20 (метацентрик). Одна из пар аутосом среднего размера, примерно равна паре № 10 в исследованных вариантах кариотипа (рис. 2). Описание кариотипа дано по опубликованной раскладке (Мейер и др.,

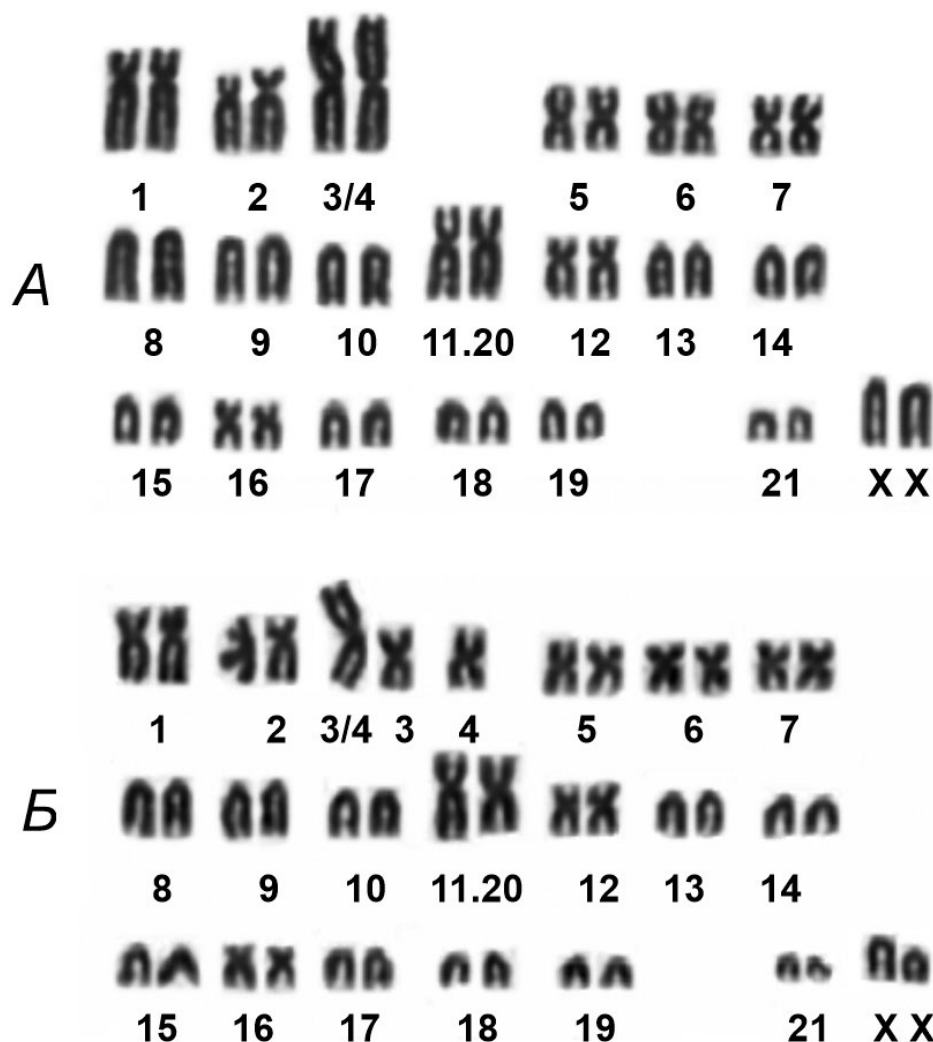


Рис. 2. Хромосомы полевки Максимовича *Alexandromys maximowiczii* из окрестностей поселка Эльбан Хабаровского края: *А* – самка № 4854 из точки 2 (вариант $2n = 40a$, $NF = 58$), *Б* – самец № 4838 из точки 1 (вариант $2n = 41a$, $NF = 60$). Дробь в числе 3/4 указывает на тандемное слияние хромосом, точка в числе 11.20 – на акроцентрическое слияние. В кариотипе пары № 12 и № 16 – субметацентрические хромосомы. Номера пар хромосом соответствуют таковым для полевок Забайкальского края, приведенным в публикации Lemskaya с соавторами (2010).

1996). Вариант обнаружен для полевки из долины р. Тунгуска (локалитет № 3, табл. 1). Остальные особи этой популяции имели вариант $2n = 40a$. Половые хромосомы акроцентрические.

Вариант $2n = 41c$, $NF = 59$ (рис. 3) хромосомный набор сходен с вариантом $2n = 41a$, но отличается от него гетерозиготным состоянием мелкой пары № 16, которая представлена акроцентриком (А) и метацентриком (М). Изменчивость по морфологии мелкой пары хромосом была обнаружена ранее в Хабаровском крае, в окрестностях пос. Галкино (Картавцева и др., 2017). В работе вариант кариотипа не был описан, а пары хромосом не имели номеров. Из девяти исследованных ранее особей этой популяции только у одного самца обнаружена

изменчивость морфологии мелкой пары аутосом. Остальные полевки имели $2n = 40$.

Анализ изменчивости частот вариантов кариотипа и хромосомных перестроек в популяциях *A. maximowiczii* из различных частей Среднеамурской низменности

Если в исследованной в настоящей работе популяции Эльбан (двух локальных точек) частоты двух описанных вариантов кариотипа ($2n = 40a$, $NF = 58$ и $2n = 41a$, $NF = 60$) относительно равны – 55.6 и 44.4% соответственно, то в популяциях средней части Среднеамурской низменности преобладал вариант $2n = 40a$, $NF = 58$ (87.5%). Только две полевки из локалитетов № 8 и № 12 в Еврейской АО (табл. 1) имели вариант $2n =$

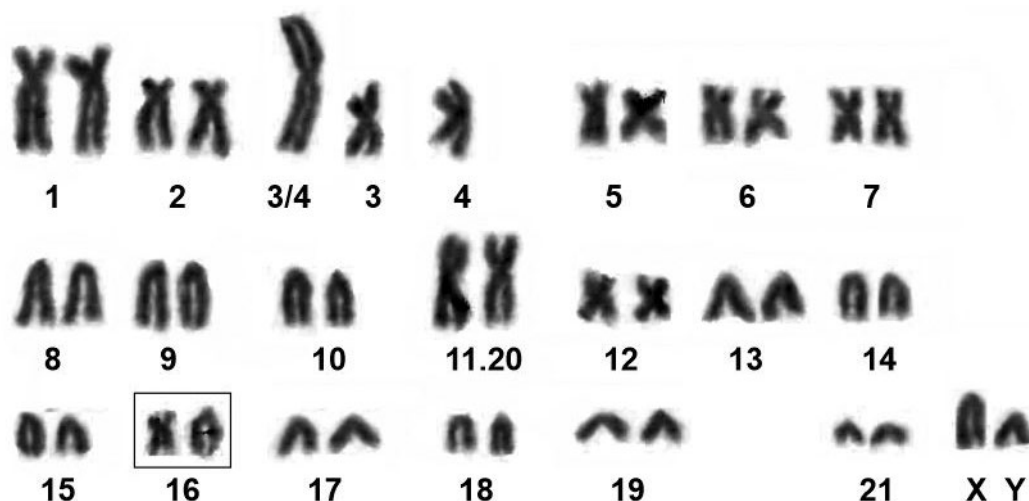


Рис. 3. Кариотип самца № 694 полевки Максимовича (*Alexandromys maximowiczii*), вариант $2n = 41c$, $NF = 59$ (Хабаровская популяция) окрестности пос. Галкино (по: Картавцева и др., 2017, с измененным положением пар хромосом). В рамке гетероморфная (M/A) пара № 16.

41a, $NF = 60$ (5.55%). Редкие варианты $2n = 41b$, $NF = 59$ (3.5%) и $2n = 41c$, $NF = 59$ (3.5%) обнаружены у полевок Хабаровского края в локалитетах № 3 и № 4.

Варианты $2n = 40a$, $NF = 58$, $2n = 41a$, $NF = 60$ характеризуются двумя структурными перестройками, которые присутствуют одновременно. Для варианта $2n = 40a$, $NF = 58$ характерно **гомозиготное состояние двух структурных перестроек**: центромерное слияние метацентрика № 11.20; тандемное слияние двух метацентриков средних размеров с образованием метацентрика № 3/4. Кариотип с 41 хромосомой имеет три варианта: первый — гетерозиготное состояние тандемного слияния ($2n = 41a$, $NF = 60$); второй — гетерозиготное состояние Робертсоновской перестройки и смещение центромеры ($2n = 41b$, $NF = 59$); третий — гетерозиготное состояние тандемного слияния и перцентрической инверсии ($2n = 41c$, $NF = 59$). Кариотип $2n = 42$ хромосомной формы "С", обнаруженный ранее из Амуро-Зейской равнины (Мейер, 1968; Meyer et al., 1967; Kartavtseva et al., 2008) в Приамурье (вариант кариотипа не описан), в Среднеамурской низменности не обнаружен.

ОБСУЖДЕНИЕ

Хромосомная изменчивость полевки Максимовича (*A. maximowiczii*)

Ранее для видовой диагностики полевки Максимовича Среднеамурской низменности (табл. 2) были использованы только данные $2n$ и NF без описания вариантов кариотипа. Использование номенклатуры кариотипа полевки

Максимовича по собственным и литературным данным позволило дать номера хромосомам, вовлеченным в перестройки, а также выявить и описать четыре варианта кариотипа.

После присвоения номеров парам хромосом в кариотипе полевки Максимовича (Lemskaya et al., 2010) для хромосомной формы "С" выявлено две структурные перестройки (тандемное № 3/4 и центромерное № 11.20 слияния хромосом) для полевок из Амуро-Зейской равнины (Картавцева и др., 2013) и Среднеамурской низменности (настоящая работа). Однако кариотип с $2n = 41$ из Забайкалья отличался от варианта $2n = 41b$ из Среднеамурской низменности, обнаруженного нами у одной особи, тем, что имел другие хромосомные характеристики (другое число мелких акроцентрических хромосом) и, следовательно, иной вариант кариотипа с $2n = 41$. Варианты кариотипа полевки Максимовича из Амуро-Зейской равнины и Забайкалья все еще не описаны.

Частоты вариантов, связанных с тандемным слиянием хромосом

Для полевок окрестностей пос. Эльбан частоты вариантов $2n = 40a$, $NF = 58$ и $2n = 41a$, $NF = 60$ составляли 55.6 и 44.4% соответственно. Для полевок средней части Среднеамурской низменности эти показатели были иные — 88.9% ($2n = 40a$) и 11.1% ($2n = 41a$) (табл. 2), что свидетельствует о процессе стабилизации кариотипа $2n = 40a$, $NF = 58$. Возможно, стабилизация хромосомной перестройки по тандемному типу слияния хромосом обусловлена внутривидовым инбридингом изучаемых популяций, показанным ранее при анализе аллозимной изменчивости полевки Максимовича

в Еврейской АО (Фрисман и др., 2016). Кроме того, по результатам исследования контрольного региона митохондриальной ДНК, каждая отдельная выборка в Еврейской АО имела значительное снижение нуклеотидного разнообразия (более чем 1.5 раза), для вида в целом снижение было менее выраженным (Sheremetyeva et al., 2024). Исключение составила выборка окрестностей пос. Ленинское (выборка № 13, табл. 1), где нуклеотидное разнообразие было более чем в 2 раза выше, чем в остальных исследованных выборках. Снижение нуклеотидного разнообразия в отдельных выборках авторы объясняют биологией вида, для которого характерны глубокие депрессии численности. Расширение нуклеотидного разнообразия внутри выборки окрестностей пос. Ленинское авторы объясняют обнаружением здесь двух субклад – “Amur” и “Khab” – филогенетической группы “Amur”. Хромосомные различия между этими двумя субкладами не обнаружены.

По данным G-окрашивания хромосом полевок Максимовича Забайкалья (локалитет не известен) (Lemskaya et al., 2010) и юга ДВ России в Амурской области, Зейско-Буреинской равнины (Картавцева и др., 2013), показано, что крупная метацентрическая хромосома № 3/4 образована в результате тандемного слияния двуплечих хромосом. Сходство G-окрашенных крупных двуплечих хромосом полевок из Забайкалья (Мейер и др., 1996), Амурской области (Kartavtseva et al., 2008), Еврейской АО (Фрисман и др., 2011) и Хабаровского края (Мейер и др., 1996; Картавцева и др., 2017) свидетельствует о том, что в этих популяциях образование этой хромосомы происходит в результате тандемного слияния одних и тех же двуплечих аутосом. Крупную двуплечую хромосому ранее отмечали в других популяциях Забайкалья (Ковальская и др., 1980). В связи с тем, что эта перестройка встречается на всем ареале вида от Забайкалья до юга Дальнего Востока России, вероятно, она не является вредной для вида. Высокая частота этой хромосомы в гетерозиготном состоянии в популяциях полевок трех хромосомных форм (“А” – 46%, “В” – 42.8% (Ковальская и др., 1980) Забайкалья и исследованной нами хромосомной формы “С” из северо-востока Средне-амурской низменности – 44.4%), согласно интерпретации модели Харди-Вайнберга, свидетельствует о нормальном распределении гетерозигот. Напротив, уменьшение частоты гетерозиготного состояния этой хромосомы у полевок Забайкалья хромосомных форм “В” – 14.7% (Ковальская и др., 1980), “D” – 10% (Kartavtseva et al., 2008) и полевок центральной части Среднеамурской низменности – 11.1% (табл. 1) свидетельствует о том, что в популяциях идет инбридинг, стабилизирующий структурную перестройку (тандемное слияние) хромосом.

Для всех ранее исследованных хромосомных форм полевки Максимовича Бурятии была характерна крупная хромосома, которую регистрировали как в гомозиготном, так и гетерозиготном состоянии (Ковальская и др., 1980) с различной частотой. При этом только для одной особи в одной популяции в Забайкалье (хромосомная форма “А”) обнаружено гомозиготное состояние (!) хромосом № 3 и № 4, принимающих участие в тандемном слиянии. Во всех остальных исследованных популяциях гомозиготное состояние хромосом № 3 и № 4 не выявлено. Вероятно, в одной из этих пар произошла вредная мутация (в Забайкалье), не совместимая с жизнью. Поскольку от Забайкалья до Дальнего Востока России в кариотипах полевки Максимовича всегда присутствует хромосома № 3/4, можно предположить, что слияние хромосом № 3 и № 4 произошло до того как вредная мутация появилась в Забайкалье и распространилась в четырех хромосомных формах (“В”, “С”, “D” и “V”), где исходный кариотип с $2n = 44$ не обнаружен.

Примеры такой изменчивости хромосом в популяциях млекопитающих мы не нашли, и такое событие является уникальным и интересным для дальнейшего исследования роли хромосомных перестроек в процессах видообразования. Полевка Максимовича хорошо разводится в неволе и может служить лабораторным видом для генетических исследований. Полиморфизм по тандемному слиянию хромосом в популяциях млекопитающих принято считать редким и вредным (King, 1993; Dobigny et al., 2017), однако в популяциях полевки Максимовича тандемное слияние – не редкое событие. Нами ранее также было показано отсутствие вредного влияния двух типов тандемного слияния хромосом в двух хромосомных расах эворонской полевки (Картавцева и др., 2021; Kartavtseva et al., 2021, 2023). Вариант $2n = 41b$, обусловленный гетерозиготным состоянием центромерного слияния (№ 11.20, № 11, № 20), редкий для популяций Среднеамурской низменности. Из 54 кариотипированных особей полевки Максимовича Среднеамурской низменности (табл. 2) только в одной локальной популяции (№ 3, табл. 1) была обнаружена Робертсоновская перестройка (11.20) в гетерозиготном состоянии. Изменчивость числа хромосом, связанная с центромерным слиянием хромосом, – событие нередкое (Орлов и др., 2023).

Для особей популяции № 3 полевки Максимовича диплоидные числа хромосом равны 40 и 41 (Мейер и др., 1996). Однако в таблице 29, в которой представлен материал исследования, приведены иные хромосомные числа для этой популяции – 39, 40. При этом авторы указали на хромосомные перестройки в кариотипе с $2n = 41$. Число 39 должно было быть связано еще с одной

робертсоновской перестройкой, которая не была описана. Из этого мы делаем вывод, что в таблице закралась опечатка, т.к. для этих полевых хромосом, судя по характеру описанных хромосомных перестроек этой популяции, должно быть только 40 и 41. Но необычное число хромосом (39) вошло в хромосомные характеристики хромосомной формы “С” в ряде публикаций (Фрисман и др., 2009; Kartavtseva et al., 2008; Kryštufek, Shenbrot, 2022; Sheremetyeva et al., 2024). Считаем, что это число (39) в дальнейшем не может быть использовано для хромосомных чисел хромосомной формы “С” и для нее следует оставить числа 40, 41 и 42 ($2n = 42$ — обнаружено у полевых Амурской области). Варианты кариотипа полевки Максимовича Амурской области не описаны.

Также редкое событие акроцентрического (А) состояния одного из гомологов аутосом пары 16 в варианте гетерозигот $2n = 41c$, $NF = 59$ (рис. 3). Во всех исследованных локальных популяциях Среднеамурской низменности эта пара хромосом имеет метацентрическую (М) морфологию. По результатам дифференциального окрашивания, такая перестройка хромосомы связана с перичентрической инверсией (Картавцева и др., 2017). На изменчивость морфологии мелких четырех пар аутосом полевки Максимовича из Забайкалья, сопряженную с перичентрической инверсией, указывали как Ковальская (1977), которая не использовала метод дифференциального окрашивания хромосом, так и Раджабли и Саблина (Мейер и др., 1996), которые применили метод дифференциального окрашивания хромосом.

В варианте $2n = 41b$ одна из аутосом средних размеров также имеет гетерозиготное состояние — субметацентрик/acroцентрик (SM/A). По данным Раджабли и Саблиной (Мейер и др., 1996), обе хромосомы имеют одинаковый рисунок G-блоков, что служит доказательством наличия смещения центромеры. Смещение центромеры (centromere reposition) наблюдается в хромосомах, которые ранее были образованы в результате тандемного слияния двух и более хромосом. “Скольжение” центромеры по хромосоме может быть довольно распространенным явлением у млекопитающих, но эти исследования малочисленны (Dobigny et al., 2017).

Внутривидовая изменчивость морфологии хромосом млекопитающих в результате перичентрических инверсий и смещения центромеры отмечена для ряда видов млекопитающих (Dobigny et al., 2017). Из 12 нынеживущих видов рода *Alexandromys* можно указать пять, где для двух видов — *A. maximowiczii* (Ковальская, 1977; Мейер и др., 1996; настоящая работа) и *A. mujanensis* Orlov et Kovalskaja 1978 (Картавцева и др., 2019) — обнаружены оба типа перестроек в четырех парах

хромосом (частоту каждой указать сложно), для двух видов — *A. fortis* и *A. middendorffii* — инверсии только по одной из пар аутосом. Так, изменчивость морфологии аутосом (субтелоцентрик и акроцентрик, ST и A), связанную с перичентрической инверсией, как редкое событие обнаружили у *A. fortis* популяций юга Дальнего Востока России, где лишь у четырех особей из 130 исследованных седьмая пара аутосом имела акроцентрическую морфологию (Шереметьева и др., 2006). Для *A. m. middendorffii* и *A. m. hyperboreus* обнаружена перичентрическая инверсия (ST и A) в самой крупной паре аутосом (Гилева, 1972). Частота гетерозигот для *A. m. middendorffii* в этой работе немного превышала ожидаемую частоту по формуле Харди-Вайнберга при исследовании 24 природных и 38 лабораторных особей южного Ямала.

Все четыре хромосомных варианта кариотипа полевки Максимовича имеют структурные перестройки: тандемное слияние метацентрических хромосом (№ 3 и № 4) и центромерное слияние акроцентрических хромосом (№ 11 и № 20) и два из этих вариантов имеют и внутри хромосомные перестройки — смещение центромеры и инверсию. Тандемное слияние метацентрических хромосом с образованием крупной двулучей хромосомы отмечено для всех исследованных особей Среднеамурской низменности. Нами показано снижение частоты гетерозигот по этой перестройке (как правило, это кариотип с $2n = 41$) в ранее исследованных популяциях полевки Максимовича, что свидетельствует о близкородственном скрещивании в этих популяциях и подтверждает мнение о внутривидовом инбридинге полевых (Фрисман и др., 2016).

Так как для хромосомной формы “С” известно другое хромосомное число ($2n = 42$) из Амурской равнины в Амурской области, планируем продолжить исследования хромосомных наборов полевых из различных регионов ДВ России и выполнить описание новых вариантов кариотипа с указанием характера перестроек хромосом.

Хромосомная изменчивость дальневосточной полевки (*A. fortis*)

На территории Среднеамурской низменности дальневосточная полевка имеет уникальную вариативность числа и локализации гетерохроматиновых блоков в центромерных и теломерных районах аутосом и половых хромосом при стабильном диплоидном числе ($2n = 52$, $NFa = 62-64$) (Ковальская и др., 1991; Шереметьева и др., 2006). Уникальность состоит в изменчивости числа и локализации гетерохроматинового материала в теломерных районах, которая не выявлена для других видов серых и восточноазиатских полевых.

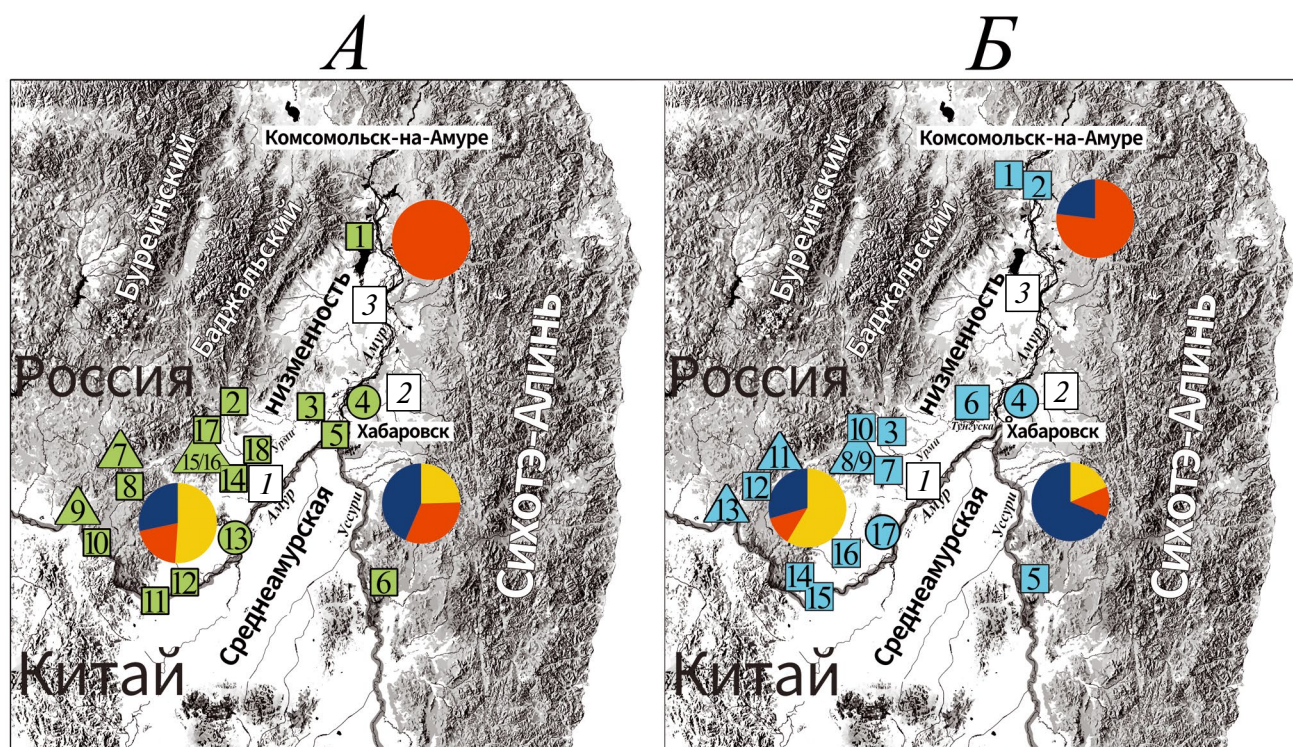


Рис. 4. Локальные популяции *Alexandromys maximowiczii* (А) и *Alexandromys fortis* (Б) территории Среднеамурской низменности. Выборки объединены в географические зоны Среднеамурской низменности: 1 – Еврейская АО, левый берег Амура; 2 – Хабаровский край, правый берег Амура; 3 – Хабаровский край, левый берег Амура. Доля особей, исследованных тремя методами, показана цветами: хромосомный (красный); аллозимный (желтый); мт ДНК контрольный регион (синий). Цифры в квадрате означают номер локальной популяции, в которой обнаружен один вид, в кружке – обнаружены одновременно два вида (№ 4 и № 13), в треугольнике – обнаружена смена вида в различные годы исследования (№№ 7, 9, 15, 16). Номера локальных популяций соответствуют таковым для *Alexandromys maximowiczii* в табл. 1, для *Alexandromys fortis* в табл. 2.

Такая изменчивость аналогична изменчивости дальневосточной полевки в Приморском крае. Субтелоцентрическая (ST) морфология 7-й пары аутосом обнаружена у семи полевок из восьми исследованных около г. Комсомольск-на-Амуре (левый берег Амура), акроцентрическая (A) – у двух полевок из окрестностей пос. Пивань Комсомольского района (правый берег Амура). Для дальневосточной полевки из различных локальных популяций Еврейской АО отмечена изменчивость морфологии этой пары хромосом, но частота изменчивости не описана (Фрисман и др., 2011). Короткие плечи этой пары хромосом часто столь малы, что при сильной спирализации хромосом трудно определить ее морфологию (A или ST).

Таким образом, новые данные о кариотипах полевок Максимовича и анализ проведенных ранее генетические исследований позволили дифференцировать морфологически сходные два вида восточноазиатских полевок и сделать предположение о распространении двух видов на всей Среднеамурской низменности территории Российского Дальнего Востока. Два вида могут обитать симпатрически

не только на одной территории, но и в одном локалитете. Для полевки Максимовича восточная граница ареала в Хабаровском крае смещена нами от ранее известной на 200 км в сторону г. Комсомольск-на-Амуре.

Распространение *A. fortis* и *A. maximowiczii* в Среднеамурской низменности

Полевка Максимовича. По данным генетического анализа – молекулярно-генетического, хромосомного и аллозимного – в Среднеамурской низменности этот вид обнаружен в 18 локалитетах (табл. 1, рис. 4А). Для многих популяций использован тот или иной метод идентификации вида и только для двух популяций в Еврейской АО – № 8 и № 11 – применены все три метода. На рис. 4 диаграммами показан вклад каждого из трех генетических методов исследования в идентификацию двух видов в трех зонах Среднеамурской низменности. Первые две зоны – это правый и левый берег Амура в средней части низменности, третья зона – на северо-востоке низменности. Дифференциально окрашенные хромосомы исследованы для двух локальных популяций Хабаровского края

(№ 3 и № 4) и одной локальной популяции Еврейской АО (№ 11), что позволило определить не только видовую принадлежность полевок, но и идентифицировать пары хромосом и подтвердить их отнесение к хромосомной форме “С”.

Дальневосточная полевка. Согласно данным генетического анализа, проведенного (смотри табл. 2) с использованием трех методов, для дальневосточной полевки Среднеамурской низменности левобережья Амура на карте указаны 17 локалитетов (рис. 4Б). Вклад каждого из трех генетических методов в диагностику вида показан диаграммами для трех зон Среднеамурской низменности.

Для двух видов локальных популяций Еврейская АО большой вклад внес аллозимный анализ, Хабаровского края — молекулярно-генетический и хромосомный анализы (рис. 4).

Совместное обитание двух видов. В двух локальных популяциях одновременно отлавливали два вида полевок: в окрестностях пос. Галкино, расположенного недалеко от г. Хабаровск, локалитет № 4 (табл. 1 и 2) и окрестностях пос. Ленинское, локалитет № 13 для полевки Максимовича (табл. 1) и локалитет № 17 для дальневосточной полевки (табл. 2). На рис. 4 номера локалитетов совместного обитания дальневосточной полевки и полевки Максимовича обозначены кружками.

Замена одного вида на другой в одной локальной популяции при отлове в различные годы отмечена в четырех локальных популяциях Еврейской АО (рис. 4А, 4Б, популяции очерчены треугольником) — в двух локальных популяциях (годы отлова не указаны) близ г. Биробиджан (Фрисман и др., 2009, 2011) и в двух популяциях в окрестностях пос. Кульдур и окрестностях пос. Пашково, где в 2010 г. отлавливали полевку Максимовича, в 2011 — дальневосточную полевку (Фрисман и др., 2016).

Интересны находки двух видов в устьях двух рек (Бикин и Тунгуска) в Хабаровском крае. Так, если на левом берегу р. Бикин, окрестностей с. Оренбургское (популяция № 6, табл. 1), обнаружена полевка Максимовича, то на правом берегу р. Бикин, в окрестностях г. Бикин (популяция № 5, табл. 2), — дальневосточная полевка. В устье р. Тунгуска на восточном берегу, ж.д. разъезд Утиная (локалитет № 3, табл. 1), обнаружена полевка Максимовича, на западном берегу, у пос. Даниловка, Еврейская АО — дальневосточная полевка (локалитет № 6, табл. 2).

Обнаружение полевки Максимовича в северо-восточной части Среднеамурской низменности позволило изменить восточную границу ее ареала и уточнить распространение вида на исследуемой территории. Сопоставление результатов хромосомного анализа выявило четыре варианта кариотипа с $2n = 40$ и $2n = 41$. Кариотип характеризуется двумя

структурными перестройками — tandemным слиянием метацентрических хромосом № 3 и № 4 и центромерным слиянием акроцентрических пар № 11 и № 20. Центромерное слияние хромосом во всех исследованных локальных популяциях стабилизировано, за исключением одного случая, обнаруженного в долине р. Тунгуска, точке № 4 (табл. 2). Изменчивость числа хромосом в остальных случаях связана с tandemным слиянием аутосом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны администрации пос. Эльбан за помощь в проведении полевых работ. Выражаем благодарность анонимным рецензентам, замечания которых позволили улучшить содержание и стиль рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200182-1).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование проводилось в соответствии с утвержденными национальными рекомендациями по содержанию и использованию лабораторных животных и одобрено Этическим комитетом по содержанию и использованию животных Федерального научного центра биоразнообразия наземных биоресурсов Восточной Азии (утверждено протоколом № 3 от 21 февраля 2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гилева Э.А., 1972. Хромосомный полиморфизм у двух близких форм субарктических полевок (северосибирской полевки и полевки Миддендорфа) // Доклады АН СССР. Т. 203. № 2. С. 689–692.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Полевки (Microtinae) // Фауна СССР. Новая серия. № 116. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Ленинград: Наука. 504 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 522 с.
- Загороднюк И.В., 1992. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевок (Rodentia, Arvicolini). Сообщение 2. Система корреляций хромосомных чисел // Вестник зоологии. № 5. С. 36–45.
- Картавцева И.В., Шереметьева И.Н., Немкова Г.А., Рослик Г.В., Коновалова Е.В., Рябкова А.В.,

- Высочина Н.П., Фрисман Л.В., 2009. Новые данные в исследовании хромосом мелких млекопитающих Приамурья // Комплексные исследования природной среды в бассейне реки Амур: материалы Межрегиональной научной конференции (III Дружининские чтения). Т. 1. С. 186–188.
- Картавецова И.В., Шереметьева И.Н., Романенко С.А., Гладких О.Л., Рябкова А.В., 2013. Изменчивость хромосом полевок Максимовича *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) // Цитология. Т. 55. № 4. С. 261–263.
- Картавецова И.В., Тиунов М.П., Лапин А.С., Высочина Н.П., Рябкова А.В., 2011. Инвазия полевок *Microtus rossiaemeridionalis* на территорию Дальнего Востока России // Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 17–24. [Kartavtseva I.V., Tiunov M. P., Lapin A.S., Visochina N.P., Rabkova A.V., 2012. Invasion of *Microtus rossiaemeridionalis* in to the Territory of the Russian Far East // Russian Journal of Biological Invasions. V. 3. № 1. P. 11–15. DOI: 10.1134/S2075111712010031].
- Картавецова И.В., Аднагулова А.В., Высочина Н.П., 2017. Хромосомная и морфологическая изменчивость полевок Максимовича хабаровской популяции // ИрГСХА. Вып. 83. С. 74–82.
- Картавецова И.В., Васильева Т.В., Шереметьева И.Н., Лемская Н.А., Моролдоев И.В., Голенищев Ф.Н., 2019. Генетическая изменчивость трех изолированных популяций муйской полевки *Alexandromys mujanensis* Orlov et Kovalskaja, 1978 (Rodentia, Arvicolinae) // Генетика. Т. 55. № 8. С. 920–935. DOI: 10.1134/S0016675819080071 [Kartavtseva I.V., Vasilieva T.V., Sheremeteyeva I.N., Lemskaya N.A., Moroldoev I.V., Golenishchev F.N., 2019. Genetic Variability of Three Isolated Populations of the Muya Valley Vole *Alexandromys mujanensis* Orlov et Kovalskaja, 1978 (Rodentia, Arvicolinae) // Russian Journal of Genetics. V. 55. № 8. P. 978–992. DOI: 10.1134/S1022795419080076].
- Картавецова И.В., Шереметьева И.Н., Павленко М.В., 2021. Множественный хромосомный полиморфизм, хромосомной расы “эворон” эворонской полевки (Rodentia, Arvicolinae) // Генетика. Т. 57. № 1. С. 82–94. DOI: 10.31857/S0016675821010082 [Kartavtseva I.V., Sheremeteyeva I.N., Pavlenko M.V., 2021. Multiple Chromosomal Polymorphism of “Evoron” Chromosomal Race of the Evoron Vole (Rodentia, Arvicolinae) // Russian Journal of Genetics. 2021. V. 57. № 1. P. 70–82. DOI: 10.1134/S1022795421010087].
- Картавецова И.В., Степанова А.И., Шереметьева И.Н., Павленко М.В., Фрисман Л.В., 2022. Новые данные о краснокнижном виде Хабаровского края – эворонской полевке *Alexandromys evoronensis* (Rodentia, Arvicolinae) // Актуальные проблемы зоогеографии и биоразнообразия Дальнего Востока России: материалы Всероссийского симпозиума, посвященного 150-летию со дня рождения В.К. Арсеньева (г. Хабаровск, 29–31 марта 2022 г.). Под ред. В.В. Рожнова. Хабаровск: БФ «Биосфера». С. 124–130.
- Костенко В.А., 2000. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 210 с.
- Ковальская Ю.М., 1977. Хромосомный полиморфизм полевок Максимовича *Microtus maximowiczii* Schrenk, 1858 (Rodentia, Cricetidae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Биология. Т. 82. № 2. С. 38–48.
- Ковальская Ю.М., Хотолху Н., Орлов В.Н., 1980. Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 59. № 12. С. 1862–1869.
- Ковальская Ю.М., Анискин В.М., Картавецова И.В., 1991. Географическая изменчивость по гетерохроматину восточной полевки *Microtus fortis* // Зоологический журнал. Т. 70. № 12. С. 97–103.
- Крюкова М.В., 1999. Конспект водно-прибрежной флоры Среднеамурской низменности. Хабаровск: Институт водных и экологических проблем ДВО РАН. 44 с.
- Лапин А.С., Высочина Н.П., Здановская Н.И., Мусатов Ю.С., Полещук Д.Н., 2015. Экология и эпидемиологическое значение восточноевропейской полевки на юге Хабаровского края // Дальневосточный журнал инфекционной патологии. № 27. С. 53–56.
- Лисовский А.А., Кадетова А.А., Оболенская Е.В., 2018. Морфологическое определение видов восточно-азиатских серых полевок *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 101–113.
- Мейер М.Н., 1968. Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полевок (род *Microtus*) // Зоологический журнал. Т. 57. Вып. 6. С. 850–859.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджаблы С.И., Саблина О.Л., 1996. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий // РАН труды Зоол. ин-та. С.-П. Т. 32. 320 с.
- Орлов В.Н., 1974. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 207 с.
- Орлов В.Н., Ляпунова Е.А., Баскевич М.И., Картавецова И.В., Малыгин В.М., Булатова Н.Ш., 2023. Цитогенетика млекопитающих и ее вклад в разработку хромосомных диагнозов и системы видов // Зоологический журнал. Т. 102. № 4. С. 386–407. DOI: 10.31857/S0044513423040104 [Orlov V.N., Lyapunova E.A., Baskevich M.I., Kartavtseva I.V., Malygin V.M., Bulatova N.Sh., 2023. Mammalian Cytogenetics and Its Contribution to the Development of Chromosomal Diagnoses and the Species System // Biology Bulletin. V. 50. № 9. P. 2333–2353. DOI: 10.1134/S1062359023090273].
- Фрисман Л.В., Коробицына К.В., Картавецова И.В., Шереметьева И.Н., Войта Л.Л., 2009. Полевки (*Microtus* Shrank, 1798) Российского Дальнего Востока: аллозимная и кариологическая дивергенция // Генетика. Т. 45. № 6. С. 804–812. [Frisman L.V., Korobitsyna K.V., Kartavtseva I.V., Sheremeteyeva I.N., Voyta L.L., 2009. Voles (*Microtus* Shrank, 1798)

- of the Russian Far East: Allozymic and Karyological Divergence // Russian Journal of Genetics. Т. 45. № 6. 707–714].
- Фрисман Л.В., Картавцева И.В., Капитонова Л.В., Высочина Н.П., Рябкова А.В., 2011. Генетическое исследование серых полевков рода *Microtus* территории Еврейской автономной области // Региональные проблемы. Т. 14. № 2. С. 70–77.
- Фрисман Л.В., Картавцева И.В., Лисовский А.А., Шереметьева И.Н., Вакурин А.А., Капитонова Л.В., Аверин А.А., 2013. Идентификация видов серых полевков и пищухи в заповеднике “Бастак” // X Дальневосточная конференция по заповедному делу: материалы (Благовещенск, 25–27 сент. 2013 г.). Благовещенск, 2013. С. 313–315.
- Фрисман Л.В., Картавцева И.В., Шереметьева И.Н., Павленко М.В., Кораблев В.П., 2016. Аллозимная дифференциация и кариотипические особенности восточноазиатских полевков Дальнего Востока России // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 93–103.
- Фрисман Л.В., Капитонова Л.В., Картавцева И.В., Шереметьева И.Н., Васильева Т.В., 2019. Полевые сборы мелких млекопитающих на территории северо-востока Малого Хингана и южной части Буреинского хребта // Региональные проблемы. Т. 22. № 2. С. 13–25.
DOI: 10.31433/2618-9593-2019-22-2-13-25
- Шереметьева И.Н., 2023. Видовой состав и распространение серых полевков Забайкалья и Дальнего Востока России // Амурский зоологический журнал. Т. 15. № 4. С. 724–743.
DOI: 10.33910/2686-9519-2023-15-4-724-743
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., 2006. Кариологическая и аллозимная изменчивость дальневосточной полевки *Microtus fortis* Buchner, 1889 (Cricetidae, Rodentia) Дальнего Востока России // Генетика. Т. 42. № 6. С. 833–843. [Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Frisman L.V., 2006. Karyological and allozyme variability of Far Eastern voles *Microtus fortis* Buchner, 1889 (Cricetidae, Rodentia) from the Russian Far East // Russian Journal of Genetics. V. 42. № 6. P. 681–690].
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Васильева Т.В., Аднагулова А.В., 2015. Полиморфизм и генетическая структура полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* (Schrenck 1858) (Rodentia, Cricetidae) Среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Генетика. Т. 51. № 10. С. 1154–1162. DOI: 10.7868/S0016675815100161 [Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Frisman L.V., Vasil'eva T.V., Adnagulova A.V., 2015. Polymorphism and genetic structure of Maximowicz's vole (*Microtus maximowiczii* (Schrenck 1858) from the Middle Amur river region as inferred from sequencing of the mtDNA control region // Russian Journal of Genetics. V. 51. № 10. P. 992–999. DOI: 10.1134/S1022795415100166].
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Емельянова А.А., Лапин А.С., 2021. Изменчивость контрольного региона мтДНК восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Arvicolini) из двух инвазивных популяций юга Дальнего Востока России // Генетика. Т. 57. № 11. С. 1252–1260.
DOI: 10.31857/S0016675821110138
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Моролдоев И.В., Баженов Ю.А., Голенищев Ф.Н., 2022. Формирование генетической структуры популяций дальневосточной полевки (*Alexandromys fortis*, Rodentia, Arvicolinae) на северной периферии ареала // Зоологический журнал. Т. 101. № 10. С. 1173–1189. DOI: 10.31857/S0044513422080098 [Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Pavlenko M.V., Moroldoev I.V., Bazhenov Yu.A., Golenishchev F.N., 2023. Genetic Structure Formation of Reed Vole Populations at the Northern Periphery of Their Distribution (*Alexandromys fortis*, Rodentia, Arvicolinae) // Biology Bulletin. V. 50. № 8. P. 67–382. DOI: 10.1134/S1062359023080253].
- Яшина Л.Н., Иванов Л.И., Слонова Р.А., Компанец Г.Г., Гуторов В.В., Кушнарева Т.В., Высочина Н.П., Абрамов С.А., Дунал Т.А., Пуховская Н.М., Здановская Н.И., 2008. Хантавирусы, циркулирующие в полевках *Microtus fortis* и *Microtus maximowiczii* // Тихоокеанский медицинский журнал. № 2. С. 47–49.
- Dobigny G., Britton-Davidian J., Robinson T.J., 2017. Chromosomal polymorphism in mammals: an evolutionary perspective // Biol. Rev. V. 92. P. 1–21.
DOI: 10.1111/brv.12213
- Dzagurova T., Tkachenko E., Slonova R., Ivanov L., Ivanidze E., Markeshin S., Dekonenko A., Niklasson B., Lundkvist A., 1995. Antigenic relationships of hantavirus strains analyzed by monoclonal antibodies. Arch. Virol. V. 140. P. 1763–1773.
- Ford C.E., Hamerton J.L., 1956. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. V. 31. P. 247–251.
- Hörling J., Chizhikov V., Lundkvist A., Jonsson M., Ivanov L., Dekonenko A., Niklasson B., Dzagurova T., Peters C. J., Tkachenko E., Nichol S., 1996. Khabarovsk virus: a phylogenetically and serologically distinct Hantavirus isolated from *Microtus fortis* trapped in Far-East Russia // Journal of General Virology. V. 77. P. 687–694.
- Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E.V., Korablev V.P., Voyta L.L., 2008. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions // Russian Journal of Genetics. V. 60. № 4. P. 481–492. DOI: 10.1134/S1022795424040136
- Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V., 2021. Intraspecific Multiple Chromosomal Variations Including Rare Tandem Fusion in the Russian Far Eastern Endemic Evoron Vole *Alexandromys evoronensis* (Rodentia,

- Arvicolinae) // Comparative Cytogenetic. V. 15. № 4. P. 393–411.
DOI: 10.3897/compcytogen.v15.i4.67112
- Kartavtseva I.V., Stepanova A.I., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V., Frisman L.V., 2023. A new record of the Evron vole (Rodentia, Arvicolinae: *Alexandromys evronensis*) in the Far East // Amurian Zoological Journal. V. 15. № 2. P. 378–384.
DOI: 10.33910/2686-9519-2023-15-2-378-384
- Kariwa H., Yoshimatsu K., Sawabe J., Yokota E., Arikawa J., Takashima I. et al., 1999. Genetic diversities of hantaviruses among rodents in Hokkaido, Japan and Far East Russia // Virus Research. V. 59. C. 219–228.
- King M., 1993. Chromosomal Speciation Revisited (Again): Species Evolution. The Role of Chromosome Change, Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Kryštufek B., Shenbrot G.I., 2022 Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic Region. University of Maribor, University Press. 436 p.
- Lemskaya N.A., Romanenko S.A., Golenishchev F.N., Rubtsova N.V., Sablina O.V., Serdukova N.A., O'Brien P.C.M., Fu B., Yigit N., Ferguson-Smith M.A., Yang F., Graphodatsky A.S., 2010. Chromosomal evolution of Arvicolinae (Cricetidae, Rodentia). III. Karyotype relationships of ten *Microtus* species // Chromosome Research. V. 18. P. 459–471.
- Meyer M., Jordan M., Walknowska J.A. 1967. A karyosystematic study of some *Microtus* species // Folia boil. (Polska). V. 15. № 3. P. 251–264.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R., 2005. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publ. 336 p.
- Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Pavlenko M.V., Gorobeyko U.V., Bazhenov Yu.A., Moroldoev I.V., Voyta L.L., 2024. Phylogeographic Structure of *Alexandromys maximowiczii* Schrenck, 1859 (Rodentia, Cricetidae): a Comparison of the MtDNA Control Region Variability and Chromosome Polymorphism Data Russian // Journal of Genetics. V. 60. № 4. P. 481–492.
DOI: 10.1134/S1022795423010106
- Wang C.-Q., Gao J.-H., Li M., Guo W.-P., Lu M.-Q., et al., 2014. Co-circulation of Hantaan, Kenkeme and Khabarovsk Hantaviruses in Bolshoy Ussuriysky Island, China // Virus Research. V. 191. 51–58.

THE VOLE GENUS *ALEXANDROMYS* (RODENTIA, ARVICOLINAE) OF THE MIDDLE AMUR LOWLAND AND THE DESCRIPTION OF FOUR NEW KARYOTYPE VARIANTS OF *ALEXANDROMYS MAXIMOWICZII* (RODENTIA, ARVICOLINAE)

I. V. Kartavtseva*, A. I. Stepanova

Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 159 Stoletiya Vladivostok Ave., Vladivostok, 690022 Russia

*e-mail: kartavtseva@biosoil.ru

Previously, only *Alexandromys fortis* has been found to occur in the northeastern part of the Middle Amur Lowland. Karyotype studies on voles at the northernmost locality of the lowland, near the village of Elban, reveal a second species, *A. maximowiczii*, shifting its eastern range limit 200 km east of the nearest known one. Four karyotype variants found in individuals from the Middle Amur Lowland are described for the first time for Maximowicz's vole which shows multiple chromosomal polymorphism. Two karyotype variants are found to predominate: $2n = 40$, $NF = 58$ and $2n = 41a$, $NF = 60$, vs further two which are rare: $2n = 41b$, $NF = 59$ and $2n = 41c$, $NF = 59$. According to the $2n$ and NF numbers, these variants correspond to the chromosomal form "C". The variability of the chromosome number in this species is due to the tandem fusion of metacentric chromosomes № 3 and № 4 to form a large metacentric № 3/4. Centric fusion of acrocentric chromosomes № 11 and № 20 to form a medium-sized metacentric chromosome № 11.20 is generally stabilized, with the exception of one individual of 54 examined. A sharp decrease in heterozygotes for tandem fusion is noted for individuals in the middle part of the lowland, vs the northeastern part where it was high. The number of chromosomes being 39 is excluded from the chromosomal form "C" as unsubstantiated. Rare variants have one pair of autosomes in the heterozygous state (SM/A). Such a variability seem to be associated with a shift in the centromere in chromosome № 10 in variant 41b and a pericentric inversion in chromosome № 16 in variant 41c. Based on the previously published data of genetic analyses, allozyme, chromosomal and molecular-genetic for both species involved, *A. maximowiczii* and *A. fortis*, chromosomal characteristics and their habitats, including syntopic ones, are presented.

Keywords: habitat, chromosomes, variability, Far Eastern vole, Maximowicz's vole, Amur region, *Alexandromys fortis*

УДК 599.323.43–143.14:591.15

ИНДЕКС ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЗУБНОЙ ЭМАЛИ СОВРЕМЕННЫХ ВОДЯНЫХ ПОЛЕВОК РОДА *ARVICOLA* (*ARVICOLINAE*, *RODENTIA*) В АЗЕРБАЙДЖАНЕ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2024 г. Е. А. Маркова^{а,*}, Л. В. Надирли^{б,с,**}, С. В. Зыков^{а,***}

^а Институт экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^б Институт зоологии Министерства науки и образования Азербайджанской Республики,
ул. А. Аббасзаде 1128, Баку, AZ1004 Азербайджан

^с Западно-Каспийский Университет,
ул. Истиглалият 31, Баку, AZ1001 Азербайджан

* e-mail: emrk@yandex.ru

** e-mail: leyla_h-va@list.ru

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

Поступила в редакцию 19.04.2024 г.

После доработки 30.05.2024 г.

Принята к публикации 18.06.2024 г.

Автор по переписке — Надирли Лейла Вагиф кызы, leyla_h-va@list.ru

На основании изучения дентальных характеристик водяных полевок из семи районов Азербайджана, отловленных в 1926–1965 гг. и хранящихся в фондах Института зоологии Министерства науки и образования Азербайджана, определен размах изменчивости индекса дифференциации зубной эмали SDQ. Индекс рассчитывается как отношение толщины передних к толщине задних эмалевых стенок зубной коронки, учитывающее их ведущую и ведомую роль при жевании. Он служит критерием для идентификации хроновидов рода *Arvicola* в ископаемой летописи, и недавно был предложен для диагностики современных евразийской и персидской водяных полевок. В результате измерений индексов SDQ у 55 особей показано, что в Шемахинском, Саатлинском, Имишлинском, Гейгёльском (=Ханларском), Ордубадском, Аджакабульском районах водяные полёвки имеют плезиоморфный тип дифференциации эмали, при котором на ведущих режущих стенках щечных зубов эмаль тоньше, чем на ведомых стенках, и значения индекса SDQ в среднем выше 100. На первом нижнем и втором верхнем зубах значения индексов дифференциации эмали варьируют по абсолютным значениям от 100 до 178; ни одной особи с апоморфным вариантом дифференциации эмали, при котором ведущие режущие стенки щечных зубов утолщены по сравнению с ведомыми, не обнаружено. В отличие от размерных признаков зубов, значения индексов не демонстрируют направленных изменений в постнатальном онтогенезе и превышают 100 во всех возрастных классах, выделяемых по степени зрелости черепа. Полученные результаты подтверждают отличие по дентальным характеристикам водяной полёвки, обитающей в Азербайджане, от евразийской *A. amphibius* и близость к *A. persicus* — персидской водяной полёвке, рассматриваемой в настоящее время как самостоятельный вид или группа видов. Ревизия данных по дифференциальной окраске хромосом и анализ молекулярных маркеров, как митохондриальных, так и ядерных, необходимы для ответа на вопрос о таксономическом статусе водяных полевок Азербайджана и других регионов Передней Азии, где обитают представители рода *Arvicola* с плезиоморфным типом дифференциации зубной эмали. До принятия окончательного решения о таксономическом статусе, составе и границах распространения персидской водяной полёвки предложено рассматривать водяную полёвку Азербайджана, имеющую плезиоморфный тип дифференциации эмали щечных зубов, как *Arvicola* cf. *persicus*.

Ключевые слова: Arvicolinae, морфология, изменчивость, индекс дифференциации эмали

DOI: 10.31857/S0044513424120068, **EDN:** tfzqsy

Представления о систематике современного рода *Arvicola* на протяжении всей истории изучения оставались запутанными и дискуссионными. В разное время в составе рода выделяли от 1 до 7 видов, а в настоящее время — от 2–3 (Абрамсон, Лисовский, 2012) до 4 видов (Kryštufek, Shenbrot, 2022). Таксономический статус двух видов — евразийской водяной полевки (*Arvicola amphibius* (Linnaeus 1758)) и иберийской водяной полевки (*Arvicola sapidus* Miller 1908) — установлен по комплексу генетических и морфологических критериев. Наиболее широко распространенным видом, обитающим в Европе и Азии, является *A. amphibius*, фигурировавшая в таксономических сводках до 2005 г. как *A. terrestris* (Wilson, Reeder, 2005). *A. sapidus* обитает на Иберийском п-ове и на большей части территории Франции. Таксономический статус итальянской и персидской водяных полевок — *A. italicus* Savi 1838 и *A. persicus* De Filippi 1865 — находится на стадии обсуждения (Kryštufek, Shenbrot, 2022).

На протяжении 20 века считалось, что на территории Азербайджана обитает подвид евразийской полевки *A. terrestris persicus* De Filippi 1865 (Огнев, 1950; Алекперов, 1966; Кулиев, 1978). В ходе изучения кариотипа было установлено, что водяные полевки, обитающие в Азербайджане, не отличаются от евразийских по числу хромосом, хотя была прослежена изменчивость по результатам их дифференциального окрашивания (Кулиев и др., 1978). Относительно недавно на основании молекулярно-генетических данных из типовой местности *A. persicus* в Иране было предложено считать персидскую водяную полевку самостоятельным видом с ограниченной областью распространения в горной области Эльбурс (Mahmoudi et al., 2019, 2022). Было также отмечено (Maul et al., 2021), что для персидской водяной полевки Ирана, а также других регионов Западной Азии — Турции, Сирии, Израиля и Ирака — характерны отличия от евразийской водяной полевки в строении щечных зубов, в частности плезиоморфный вариант распределения типов зубной эмали. Это послужило основанием рассматривать водяных полевок в этих регионах как возможных представителей группы *A. persicus*, таксономический статус и состав которой требует уточнения (Maul et al., 2021).

В последней таксономической сводке по грызунам подсемейства Arvicolinae предложено расширить область распространения персидской водяной полевки на территорию Азербайджана (Kryštufek, Shenbrot, 2022). Это согласуется с представлениями о подвидовой структуре прежнего политипического вида *A. terrestris* (Огнев, 1950). Однако в действующих на сегодняшний день сводках вид упоминается как евразийская водяная полевка, персидская водяная полевка не упоминается (Azərbaycan faunasının

taksonomik spektri (onurğalılar), 2020; Azərbaycan faunasının informasiya sistemi (onurğalılar), 2023). Возникает необходимость уточнения таксономической принадлежности водяной полевки Азербайджана с использованием критериев, предложенных для идентификации евразийской и персидской водяных полевок (Kryštufek, Shenbrot, 2022). Одним из таких критериев является индекс дифференциации зубной эмали SDQ, средние значения которого у *A. persicus* превышают, а у *A. amphibius* не превышают условное значение, равное 100 (Maul et al., 2021; Kryštufek, Shenbrot, 2022).

Индекс толщины эмали SDQ (от немецкого Schmelzband-Differenzierungs-Quotient — индекс дифференциации эмалевой ленты) введен Хайнрихом для диагностики предковых форм современной водяной полевки в ископаемой летописи (Heinrich, 1978). Для его использования пригодны как ископаемые остатки, представленные преимущественно изолированными зубами и челюстями, так и зоологические коллекции, которые обычно используются палеонтологами в качестве сравнительного материала (Röttger, 1987; Königswald, Kolfschoten, 1996; Escude et al., 2008; Ruddy, 2011; Masini et al., 2020; Maul et al., 2021; Fadeeva et al., 2021). За время применения индекса SDQ для диагностики ископаемых форм рода *Arvicola* среднего и позднего плейстоцена Евразии было показано, что плезиоморфным является тип дифференциации эмали, при котором ведомые эмалевые стенки щечных зубов толще ведущих, и значения индекса SDQ превышают условное значение, равное 100. Кроме того, было установлено, что значения индексов дифференциации эмали подвержены значительной возрастной и географической изменчивости (Kratochvil, 1980; Königswald, Kolfschoten, 1996; Ruddy, 2011; Fadeeva et al., 2021). При этом накоплен обширный сравнительный материал по значениям индексов SDQ как у современной евразийской водяной полевки, так и у ее предковых форм.

Цель работы — определить размах изменчивости индекса дифференциации зубной эмали SDQ представителей рода *Arvicola*, обитающих в Азербайджане, по материалам зоологических коллекций Института зоологии Министерства науки и образования Азербайджана и ответить на вопрос, может ли индекс SDQ быть использован для отнесения водяной полевки региона исследований к *A. persicus* или *A. amphibius*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили коллекции Института зоологии Министерства науки и образования Азербайджана, собранные разными коллекторами с 1926 по 1965 гг. на территории Азербайджана (табл. 1).

Таблица 1. Материал, включенный в анализ морфологической изменчивости водяной полевки Азербайджана

Регион	Место отлова	Всего особей	Число особей (возрастная группа по зрелости черепа)
1	Шемахинский р-он, с. Чухур-Юрт	19	2 особи (100+) 8 особей (100) 3 особи (90) 6 особей (80)
2	Аджикабульский р-н, Кара-су	3	1 особь (100) 2 особи (90)
2	Саатлинский р-н, Мильская степь, оз. Сары-су	14	2 особи (100+) 9 особей (100) 2 особи (90) 1 особь (60)
2	Имишлинский р-н, Мильская степь, пос. Бахрамтепе	2	1 особь (90) 1 особь (70)
3	Ордубадский р-н, р. Беюкчай (Нахичеванская АР)	9	2 особи (100+) 1 особь (100) 2 особи (90) 2 особи (70) 1 особь (60) 1 особь (50)
3	Джюльфинский р-н, с. Нургют (Нахичеванская АР)	1	1 особь (100)
3	Нахичеванская АР	5	1 особь (30) 4 особи (20)
3	Гёйгёльский р-н (ранее Ханларский р-н)	2	2 особи (100+)

Примечания. Регионы: 1 – Большой Кавказ, южный склон, 2 – Кура-Араксинская низменность, 3 – Малый Кавказ и Закавказское плато.

Одонтометрическая изменчивость

Методология работы основана на сочетании палеонтологических и неонтологических подходов к оценке фенотипической изменчивости. Изучены метрические признаки 55 особей водяной полевки: стандартные измерения первого нижнего (m1) и второго верхнего (M2) моляров, индекс антероконоиды m1 (отношение длины антероконоиды к длине жевательной поверхности, умноженное на 100) и три индекса дифференциации эмали, используемых для диагностики хроновидов рода *Arvicola* в ископаемой летописи (Heinrich, 1978; Königswald, Kolfshoten, 1996; Masini et al., 2020; Fadeeva et al., 2021 и др.).

Измерения размеров зубов (длины и ширины жевательной поверхности) и толщины эмали проводили с помощью окуляр-микрометра стереомикроскопа Leica M80 на первом нижнем и втором верхнем зубах в соответствии со схемой (рис. 1). В ходе измерения зубы устанавливали так, чтобы была соблюдена передне-задняя ориентация измеряемого зуба, а его жевательная поверхность была перпендикулярна оптической оси объектива. Измерения для расчета индексов брали в месте максимальной толщины эмалевой стенки передних и задних граней призм в местах, указанных на рисунке

треугольными стрелками (рис. 1Б). В анализ включали либо правый, либо левый зуб – в зависимости от сохранности (включали только экземпляры, у которых можно измерить все признаки).

Для описания морфологии зубов использована номенклатура элементов жевательной поверхности зубов полевоцых, предложенная Ван дер Мейленом (Van der Meulen, 1973), и терминология, используемая для характеристики режущих граней эмали как функциональных элементов зуба в этом подсемействе грызунов (Königswald, 1980; Martin, 1987).

Рассчитывали индексы дифференциации эмали по каждой призме зуба так, как это показано на примере призмы Т3 (рис. 1Б). Затем значения индексов отдельных призм усредняли для получения трех индексов дифференциации эмали первого нижнего и второго верхнего щечных зубов: m1_SDQ7, m1_SDQ3 и M2_SDQ3. Формулы расчета индексов приведены на рисунке (рис. 1Д). В некоторых публикациях признаки m1_SDQ3 и M2_SDQ3 могут быть обозначены также как BTQ (например, Тесаков, 2004).

Определение возраста животных

Использована методика Лариной и Лапшова, позволяющая выделять возрастные группы

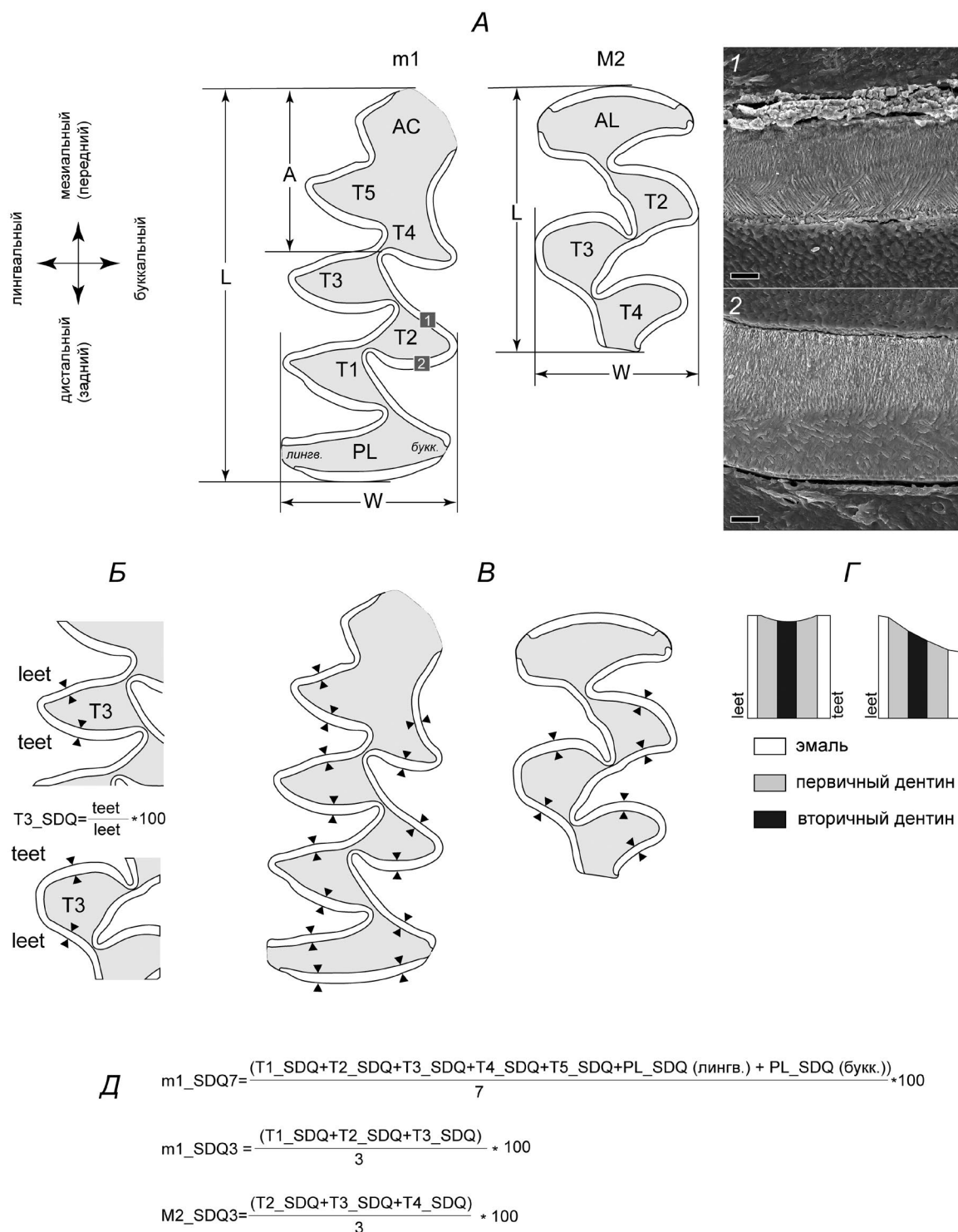


Рис. 1. Номенклатура элементов первого нижнего и второго верхнего щечных зубов и схема оценки дентальных признаков. **А** – Обозначения призм зубов (по: Van der Meulen, 1973), метрические признаки жевательной поверхности и участки 1–2, где толщину эмали оценивали дополнительно с учетом ее микроструктуры с помощью электронного сканирующего микроскопа; 1 – передняя стенка, 2 – задняя стенка, масштаб 20 мкм. **Б** – Схема измерения индекса дифференциации эмали SDQ на одной призме (на примере T3), **В** – Места измерения толщины эмали для расчета индексов m1_SDQ7, m1_SDQ3, M2_SDQ3. **Г** – Типы стачивания жевательной поверхности на примере одной призмы зуба: слева – лунчатый тип, справа – ступенчатый тип. **Д** – формулы индексов дифференциации эмали на первом нижнем и втором верхнем щечных зубах. Сокращения – см. в тексте.

некорнезубых грызунов подсемейства Arvicolinae по степени краниальной зрелости (Ларина, Лапшов, 1974). Согласно этой методике, степень развития признаков I–IX (рис. 2) оценивается в процентах, а сумма значений по всем признакам используется как показатель краниальной зрелости особи.

В оригинальной схеме Лариной и Лапшова (1974) описаны лишь крайние степени выраженности признаков I–IX, однако на практике часто встречаются промежуточные состояния, которые трудно отнести к минимальной или максимальной степени развития признака. Для рода *Arvicola* промежуточные состояния признаков VIII–IX проиллюстрированы (Hinton, 1926) и могут быть описаны на качественном уровне, что позволило включить их в схему выделения возрастных классов (рис. 2). В данной работе мы оценивали степень зрелости признаков следующим образом. I – Лобно-теменной отдел, вид сбоку: 0% – приподнят, округлой формы; 5% – спрямлен не на всем протяжении отдела; 10% – близок к прямому. II – Затылочная часть, вид сбоку: 0% – почковидная, округлая; 10% – выпрямлена, но не имеет угловатых очертаний; 20% – угловатая, опускается практически под прямым углом. III – Теменные кости, верхняя поверхность, вид сзади: 0% – теменные кости округлые, смыкаются с углублением; 5% – уплощены, углубление между ними едва различимо; 10% – плоская поверхность, углубление не прослеживается. IV – Теменные кости, вид сверху: 0% – боковые поверхности округлые; 5% – боковые поверхности имеют слабо выраженный рельеф; 10% – резкие грани, идущие от верхнего наружного угла височной кости до межтеменной. V – Гребень височной кости на месте стыка чешуйчатой и каменистой костей (место крепления височной мышцы): 0% слабо выраженный валик; 5% – выступающий гребень сформирован частично; 10% – сильно выступающий гребень. VI – Верхнезатылочная поверхность: 0% – без выраженного рельефа, 5% – валик; 10% – выраженный гребень. VII – Гребень на стыке затылочной и каменистой костей: 0% – практически не различим; 5% – слабо выраженный гребень; 10% – выступ клювовидной формы. VIII – Площадка лобной кости: 0% – в межглазничной области не прослеживается ни отчетливых продольных борозд, ни единого гребня; 5% – присутствуют продольные борозды, не смыкающиеся в единый гребень; 10% – продольные борозды смыкаются, формируется единый гребень. IX – Заглазничные выступы: 0% – слабо развиты; 5% – отчетливы, но не формируют выдающихся заостренных структур; 10% – выступы заострены.

Для анализа возрастной изменчивости группы, выделяемые по зрелости черепа, были объединены

в классы 1–3: 1 – зрелость черепа 20–45%, 2–50–95%, 3–100–100+%.

Определение морфологических адаптаций к образу жизни

Для водяных полевок морфологические особенности черепа и резцов иногда рассматривают в качестве косвенных признаков приспособления к образу жизни с выделением так называемых экофенотипов – полуводного и роющего (Громов, Поляков, 1977; Kryštufek, Shenbrot, 2022). Кроме того, особенности стачивания жевательной поверхности щечных зубов могут быть рассмотрены с точки зрения “жевательных адаптаций” – в понимании Громова (Громов, Поляков, 1977). Необходимость проверки связи вариабельности индексов дифференциации эмали зубов современной водяной полевки с экофенотипическими особенностями обсуждается в палеонтологических работах (например, Ruddy, 2011), однако целенаправленных исследований не проведено. До тех пор, пока существование связи характера дифференциации эмали с особенностями экологии современных животных не подтверждено и не опровергнуто, целесообразно учитывать проявление фенотипически выраженных адаптаций к образу жизни при изучении изменчивости индексов SDQ на неонтологическом материале. Это особенно важно для регионов, где сочетаются равнинные и горные ландшафты, поскольку имеются данные о связи фоссориальности водяных полевок с высокогорьями, неоднозначные для разных регионов Евразии (например, Водяная полевка..., 2001).

Прогнатизм верхних резцов (пологий изгиб, протрузию) рассматривали как показатель приспособления к роющему образу жизни, ортодонтию (без пологого изгиба и протрузии) – как отсутствие морфологических адаптаций к рытью (Громов, Поляков, 1977). На нижней челюсти в качестве косвенного показателя приспособления к рытью рассматривали наличие перегиба (“шейки”) в середине сочленовного отростка (Kryštufek, Shenbrot, 2022, fig. 154). Кроме того, зубные ряды проверяли на наличие лунчатого, углового, краевого или ступенчатого типа стирания (Громов, Поляков, 1977). В качестве критерия разделения лунчатого и ступенчатого рельефа на m1 и M2 рассматривали высоту передней и задней стенок эмали, а также дентина на призмах T1–T3 (рис. 1Г).

Признаки черепа, которые не связаны с зубной системой и которые исследователи иногда описывают для экологических морфотипов (Kryštufek et al., 2015; Kryštufek, Shenbrot, 2022), входят в схему оценки краниальной зрелости (Ларина, Лапшов, 1974), то есть не могут быть четко определены на фоне возрастных изменений. Связь краниального возраста с экоморфотипом представляет

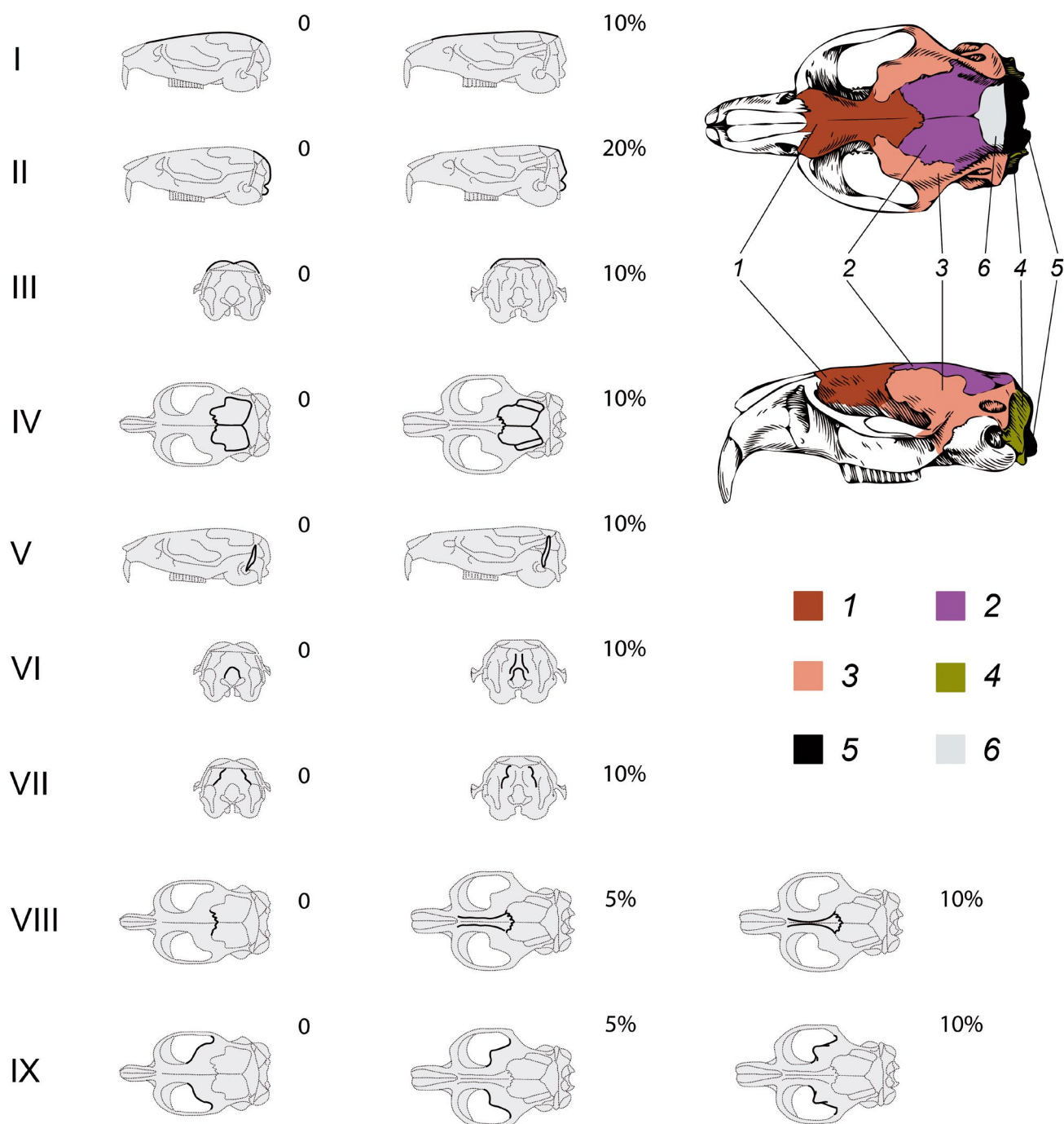


Рис. 2. Схема оценки зрелости краниальных структур некорнезубых *Argicolinae* по признакам I–IX, выраженной для каждого признака в процентах от общей (суммарной) зрелости черепа (Ларина, Лапшов, 1974, с изменениями). Обозначение костей черепа, на которых оцениваются признаки краниальной зрелости: 1 – лобная, 2 – теменная, 3 – чешуйчатая часть височной кости, 4 – каменистая и мастоидная части височной кости, 5 – затылочная, 6 – межтеменная.

собой тему для отдельного специального исследования, которое не входило в задачи данной работы.

Статистическая обработка результатов измерений

Статистическую обработку результатов измерений проводили в пакете программ Statistica 8.0. Для проверки гипотезы о соответствии распределения наблюдаемых значений признаков нормальному распределению использовали критерий Колмогорова–Смирнова. При анализе возрастной и географической изменчивости индексов дифференциации эмали использован однофакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями. В качестве постоянных факторов рассматривали возраст (по возрастным классам 1–3) и регион, в котором располагалась точка отлова. Значения индексов SDQ, оцениваемые на m1 (m1_SDQ7, m1_SDQ3) и M2 (M2_SDQ3), рассматривали как повторные измерения одного и того же показателя, измеренные в разных частях зубного ряда.

Обозначения и сокращения

Терминология зубной системы: А – длина антероноида, АС – головка передней непарной петли, АL – передняя непарная лопасть, А/L – индекс антероноида, L – длина жевательной поверхности, leet – ведущая режущая грань эмали, m1 – первый нижний, M2 – второй верхний, M3 – третий верхний щечные зубы, PL – задняя непарная петля, SDQ – индекс дифференциации эмали (Heinrich, 1978), T1–T5 – призмы щечных зубов в соответствии с порядковым номером (по: van der Meulen, 1973), teet – ведомая грань эмали, W – ширина жевательной поверхности.

Статистическая терминология: F – критерий Фишера, K – эксцесс, K-S d – критерий Колмогорова – Смирнова, M – среднее арифметическое, Max – максимальное значение, Mdn – медиана, Min – минимальное значение, N – число зубов в выборке, p – вероятность, SD – стандартное отклонение, Skew – коэффициент асимметрии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зрелость черепа изученных особей определена в интервале от 20 до 100% (рис. 3). Среди животных со 100% зрелостью, как самцов, так и самок, были особи с массивным черепом и подчеркнuto рельефными гребнями, что позволило отнести эту категорию в отдельную группу 100+. Особи с 20% зрелости черепа имеют плоскую жевательную поверхность, однако передний отдел m1 и задний отдел M3 еще не имеют дефинитивных очертаний. У особей со зрелостью черепа 100–100+ могут наблюдаться небольшие сенильные складки эмали щечных зубов (рис. 4). Это указывает на то, что изученный материал характеризует все стадии

постнатального онтогенеза от начала перехода к самостоятельному питанию до старости.

За исключением ширины m1 и M2, распределения значений метрических признаков не демонстрировали статистически значимых отличий от нормального распределения (K-S d = 0.10–0.16, $p > 0.05$). Распределения значений ширины m1 и M2 отличались от нормального распределения (K-S d = 0.21, $p < 0.05$) за счет сдвига распределения в сторону больших значений, коэффициенты асимметрии приведены в табл. 2. Средние значения размеров зубов водяной полевки Азербайджана (Приложения 1–4) варьируют в тех же пределах, которые известны для евразийской водяной полевки по литературным данным (Бородин, 2009), хотя m1 животных со зрелостью черепа 100–100+ могут быть несколько крупнее (рис. 5).

В отличие от размеров зубов, индексы дифференциации эмали у водяной полевки из Азербайджана существенно отличаются от таковых у *A. amphibius* (рис. 6). По литературным данным, средние значения индексов SDQ современной водяной полевки в пределах ареала *A. amphibius* варьируют от 69.0 до 94 в Европе (Röttger, 1987) и от 77.6 до 92.6 на Урале (Fadeeva et al., 2021). Для современных полевков группы *A. persicus* – 120.14 (Maul et al., 2021). Область перекрытия размаха абсолютных значений (на примере индекса m1_SDQ7) для *A. persicus* и *A. amphibius* – от 93.7 до 104, для индекса m1_SDQ3 минимальные значения для полевков группы *A. persicus* могут быть ниже – от 88.4 (Maul et al., 2021). Из особей, изученных нами, лишь 1 особь (зрелость черепа 20%, отловлена в Нахичеванской Автономной Республике) имела значение m1_SDQ3, равное 100, что попадает в область перекрытия значений для евразийской и персидской полевков, однако при этом индексы m1_SDQ3 и M2_SDQ3 у этой же особи составили 117 и 139, соответственно. При всех вариантах сравнений – как по относительному возрасту, так и по регионам – индекс M2_SDQ3 оказался выше, чем индексы, оцениваемые на m1.

Однофакторный дисперсионный анализ с повторными измерениями (фактор возрастной класс включен как постоянный фактор, индексы m1_SDQ3, m1_SDQ7, M2_SDQ3 – как повторные измерения дифференциации эмали в зубном ряду) показал, что фактор возраста статистически не значим ($F_{2,51} = 1.5$, $p = 0.223$), тогда как индексы дифференциации эмали, оцениваемые по-разному, различаются статистически значимо ($F_{2,102} = 36.4$, $p < 0.001$). Значения индекса M2_SDQ3 в среднем несколько выше, чем m1_SDQ3 и m1_SDQ7 как в возрастных классах 1–3 (рис. 6), так и без разбиения выборки на возрастные классы (табл. 2).

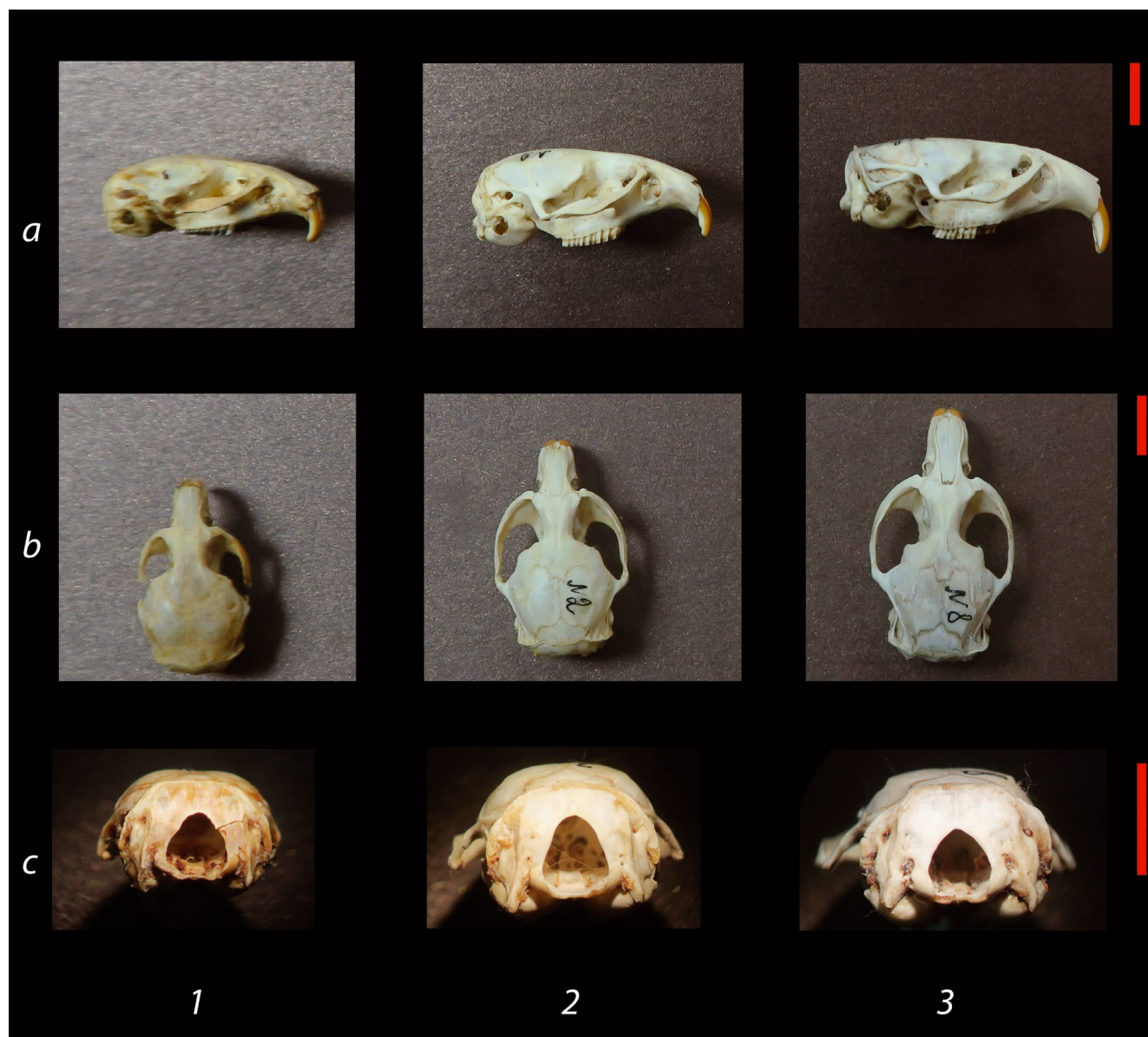


Рис. 3. Возрастные изменения черепа водяной полевки на примере трех особей с разной степенью краниальной зрелости, оцениваемой в процентах по методике Лариной и Лапшова (1974): вид черепа сбоку (*a*), сверху (*b*) и снизу (*c*). 1 – id 95, суммарная зрелость черепа 20%, Нахичевань, пол и дата отлова не известны; 2 – id 2, самец, зрелость черепа 60%, Имишлинский р-н, Бахрамтепе, март 1965 г.; 3 – id 8, самец, зрелость черепа 100%, Саатлинский р-н, оз. Сары-Су. Масштаб 1 см.

При включении в анализ только особей со зрелостью черепа 100–100+ (фактор регион отлова включен как постоянный фактор, индексы $m1_SDQ3$, $m1_SDQ7$, $M2_SDQ3$ – как повторные измерения дифференциации эмали в зубном ряду) различия между выборками из трех регионов Азербайджана достигают уровня статистической значимости ($F_{2;24} = 4.7$, $p = 0.019$), а также наблюдаются статистически значимые различия по значениям индексов, оцениваемых на разных зубах ($F_{2;48} = 18.3$, $p < 0.001$). При попарных сравнениях

по регионам статистически значимые различия наблюдаются только между выборками из регионов 2 и 3 (Кура-Араксинская низменность vs. Малый Кавказ и Закавказское нагорье), при остальных вариантах сравнений различия между регионами статистически не значимы. Такая картина объясняется тем, что для животных из Кура-Араксинской низменности характерны максимальные, а для особей с Малого Кавказа и Закавказского плато – минимальные значения индексов дифференциации эмали. Однако во всех регионах значения всех

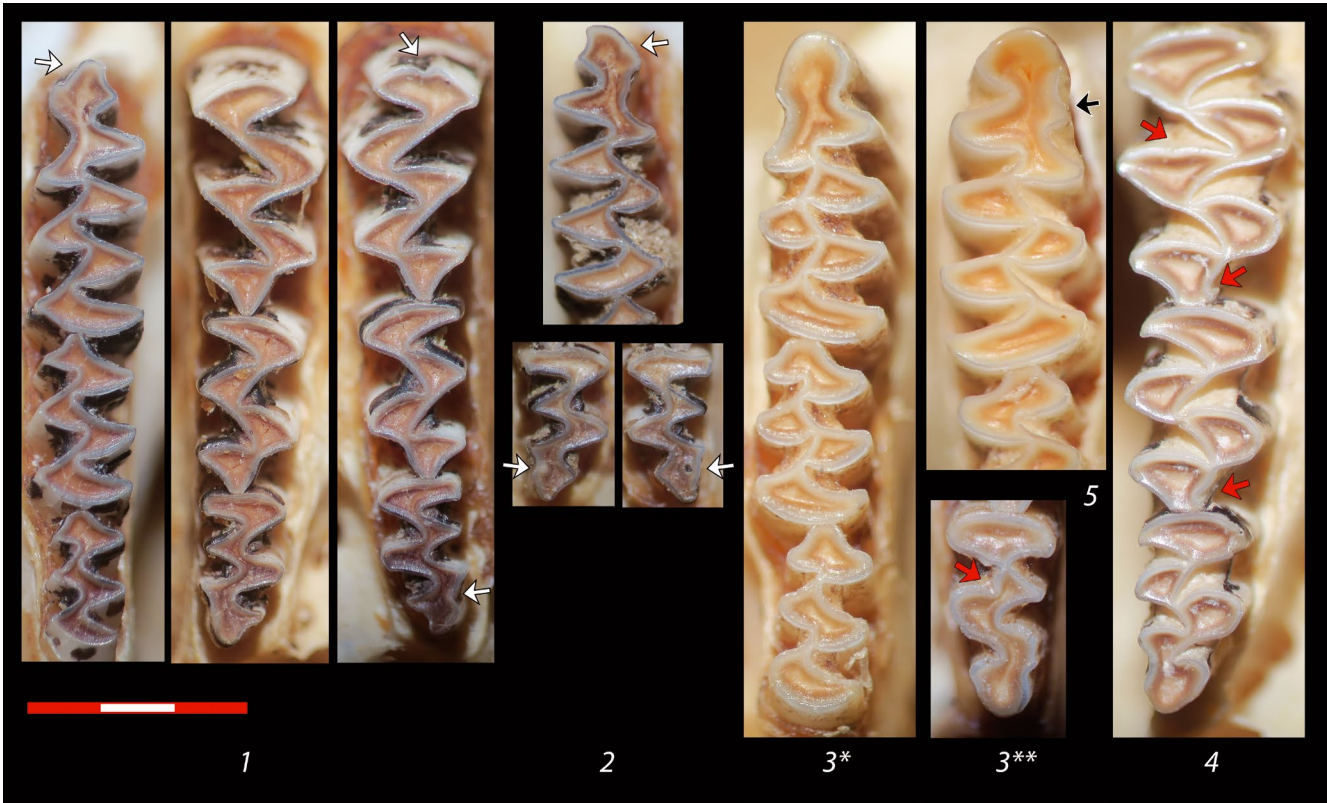


Рис. 4. Жевательная поверхность щечных зубов водяной полевки со зрелостью черепа 20% (1,2) и 100–100+% (3–5). Белые стрелки – не достигшие дефинитивных очертаний отделы m1, M1 и M3 ювенильных особей, красные стрелки – сенильная складчатость эмалевых граней, черная стрелка – “мимомисная складка”, обнаруженная единично и являющаяся проявлением индивидуальной изменчивости. 1, 2 – id 95 и id 96, Нахичевань, 20% зрелость черепа, пол и дата отлова неизвестны; 3 – id 44/3, самка, Гёйгёльский р-н, 100+% зрелость черепа, 23 июня 1964 г. (* нижний зубной ряд, ** M3), 4 – id 2854 (899), Чухур-Юрт, Шемахинский р-н, пол неизвестен, 11 октября 1926 г., 100% зрелость черепа, 5 – id 7, оз. Сары-Су, Саатлинский р-н, 18 марта 1965 г., самка, череп 100+%.

индексов в SDQ в среднем превышают 100, что соответствует плезиоморфному типу дифференциации эмали (рис. 6).

По косвенным показателям адаптаций к образу жизни у изученных экземпляров не обнаружено

признаков приспособления к рытью. Не обнаружено протрузии резцов и тенденций к образованию альвеолярного отростка с характерным для роющего экморфотипа перегибом шейки в основании мышелкового отростка. Однако у двух особей

Таблица 2. Статистические характеристики изменчивости метрических признаков зубов (мм) и индексов, рассчитанных для совокупной выборки водяной полевки из Азербайджана (сокращения в тексте)

Признак	N	M	Mdn	Min	Max	SD	Skew	K
m1_SDQ7	55	128.55	126.85	107.99	149.40	10.40	0.42	-0.48
m1_SDQ3	55	132.01	127.78	100.00	177.78	15.28	0.83	0.50
M2_SDQ3	54	144.58	142.96	121.69	172.22	13.69	0.30	-0.88
m1_L, мм	55	4.35	4.38	3.48	5.12	0.31	-0.43	1.31
m1_W, мм	55	1.97	2.00	1.51	2.23	0.16	-1.34	1.69
m1_A, мм	55	1.80	1.79	1.36	2.30	0.17	0.14	0.84
m1_A/L	55	41.32	41.67	36.47	46.15	1.96	-0.34	0.12
M2_L, мм	54	2.73	2.74	2.30	3.00	0.16	-0.52	0.02
M2_W, мм	54	1.86	1.89	1.48	2.05	0.13	-1.38	1.76

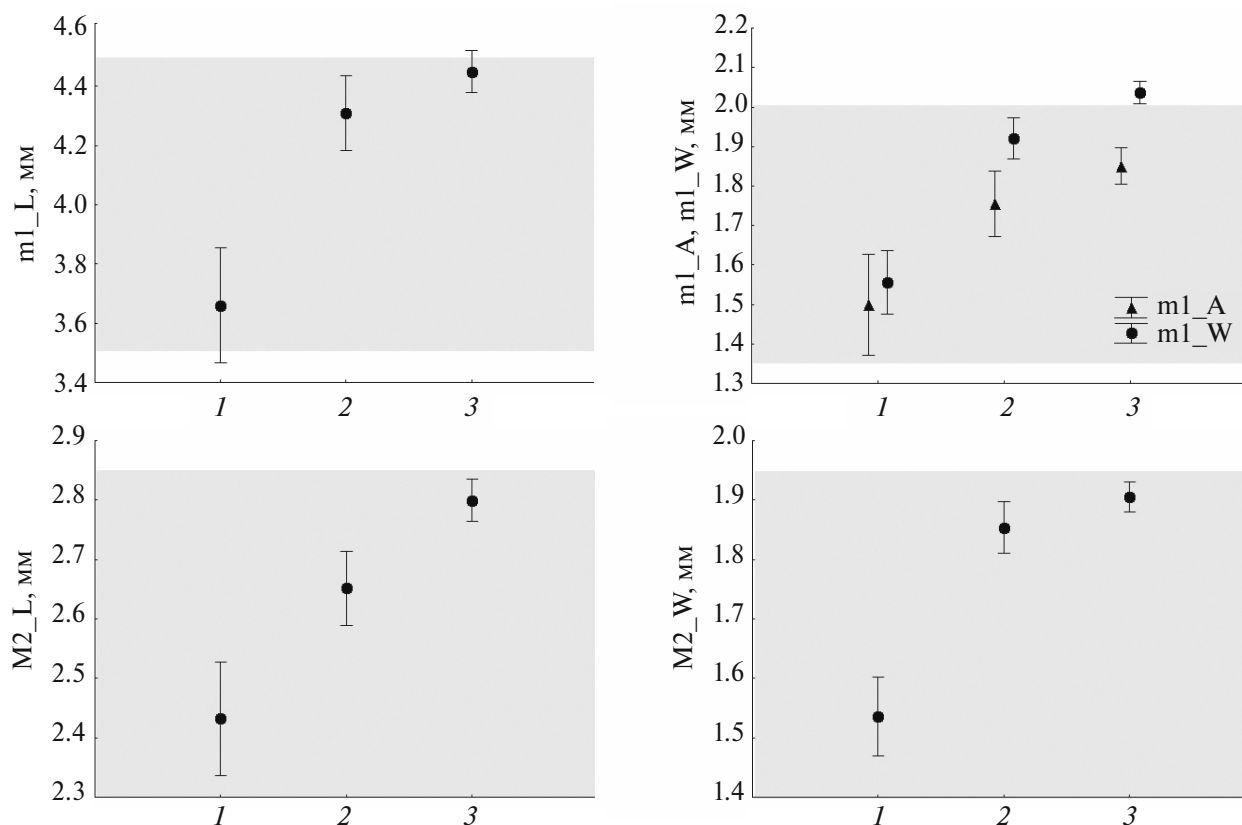


Рис. 5. Средние значения и 95% доверительный интервал значений длины и ширины m1 и M2 и длины антероко-нида m1 (m1_A) в возрастных классах водяной полевки из Азербайджана, выделяемых по степени зрелости черепа. Серым цветом показана область варьирования абсолютных значений длины и ширины m1 и M2 евразийской водяной полевки, известная по литературным данным (Бородин, 2009). Возрастные классы (по зрелости черепа, %): 1 – 20–45, 2 – 50–95, 3 – 100–100+.

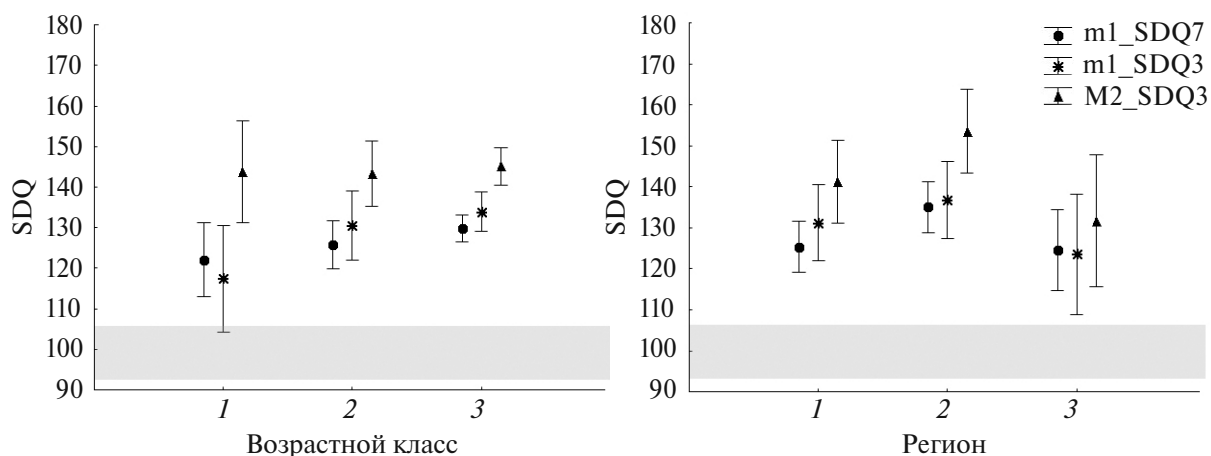


Рис. 6. Средние значения и 95% доверительный интервал значений трех индексов дифференциации эмали щечных зубов водяной полевки из Азербайджана по возрастным классам (слева) и по регионам отлова для животных возраст-ного класса 3 (справа). Серым цветом показана область перекрытия размаха абсолютных значений индексов SDQ евразийской и персидской водяных полевок, установленная по литературным данным (Röttger, 1987; Fadeeva et al., 2021; Maul et al., 2021). Возрастные классы (по зрелости черепа, %): 1 – 20–45, 2 – 50–95, 3 – 100–100+; регионы: 1 – южный склон Большого Кавказа, 2 – Кура-Араксинская низменность, 3 – Малый Кавказ и Закавказское плато.

со зрелостью черепа 100+, отловленных в июне в Гейгёльском р-не, сформирован альвеолярный бугор, что может быть связано как с максимальной для рассматриваемого материала степенью зрелости этих животных, то есть с возрастом, так и с особенностями экологии, т.к. в других локалитетах альвеолярного бугра не обнаружено даже в возрастной группе 100+ (Приложение 5). У всех особей щечные зубы стачиваются по лунчатому типу, ступенчатый вариант не обнаружен.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, у всех изученных особей водяной полевки Азербайджана наблюдается плезиоморфный тип дифференциации эмали, при котором утолщены так называемые ведомые грани эмали — передние на верхних зубах и задние на нижних. Для рода *Arvicola* это считается плезиоморфным признаком (Königswald, Kolfshoten, 1996; Maul et al., 2021), однако такой же тип дифференциации эмали наблюдается и у другого современного вида — иберийской полевки. Сравнение с литературными данными (Masini et al., 2020) показывает, что средние значения индекса $m1_A/L$ у водяной полевки в Азербайджане (рассчитанные по возрастным классам и по регионам) оказываются также близки иберийской полевке (рис. 7). Как иберийская, так и персидская полевки ведут исключительно водный образ жизни, что отражается на особенностях их черепа. Все изученные особи имели ортодонтные верхние резцы и подавляющее большинство имело

строение заднего отдела нижней челюсти, типичное для водных форм рода. Лишь у двух особей из Гейгёльского (=Ханларского) р-на со зрелостью черепа 100+, отловленных в марте 1964 г., присутствовал заметный альвеолярный бугор. Однако этот бугор не формировал отростка, при котором выражена так называемая шейка, характерная для роющих форм водяной полевки (Kryštufek, Shenbrot, 2022, fig. 154a). Это указывает на то, что водяная полевка, обитающая в Азербайджане, может отличаться от эврибионтной евразийской водяной полевки экологически, и ее связь с околотовными биотопами выражена сильнее.

У всех изученных особей отмечен лунчатый рельеф жевательной поверхности $m1$ и $M2$: передние и задние стенки призм оказываются сточены на одном уровне. При этом значения индекса $M2_SDQ3$ на изученном материале в среднем выше, чем значения индекса дифференциации эмали на $m1$. Вероятно, более толстая эмаль призм $T1-T3$ на $M2$ по сравнению с $m1$ также может являться плезиоморфной чертой водяной полевки в Азербайджане, поскольку для полевочных с таким типом дифференциации эмали отмечены различия толщины эмали на призмах коронки, повторяющие особенности распределения эмали хомякообразных предков. В частности, как отмечено Грозовым (Грозов, Поляков, 1977), “различия в толщине эмали на бугорках у зубов некоторых хомяков, описанные Воронцовым (1967), обеспечивающие самозатачивание жевательной поверхности бугорчатых корней при стачивании, оказались унаследованными

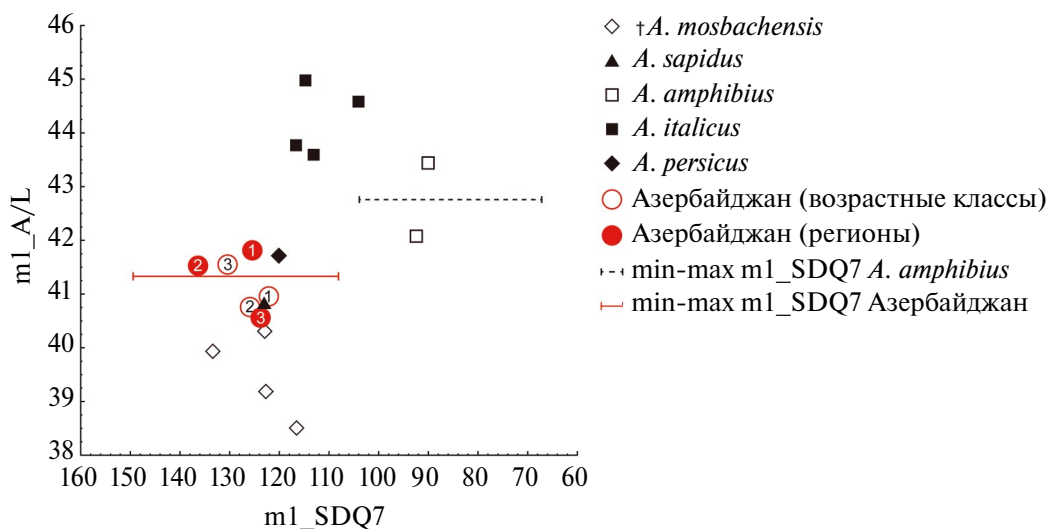


Рис. 7. Сравнение выборок современной водяной полевки из Азербайджана с литературными данными (Königswald, Kolfshoten, 1996; Masini et al., 2020; Fadeeva et al., 2021) по современным видам (включая *A. sapidus*, *A. amphibius* и спорный таксон *A. italicus*) и среднеплейстоценовой форме *A. mosbachensis* по значениям индексов $m1_SDQ7$ и $m1_A/L$. Точки — средние значения двух индексов, линии — размах изменчивости индекса $m1_SDQ7$. Возрастные классы — см. в тексте, данные по регионам — учета возраста животных.

у части полевок, а именно у тех форм, у которых на верхних коренных толще передние стенки, а на нижних задние”. Другим возможным объяснением может служить разница угла стачивания m1 и M2 (о зависимости расчетных значений индексов дифференциации эмали от угла наклона коронки и угла стачивания m1 см. Ruddy, 2011).

Морфологические отличия водяной полевки, обитающей в Азербайджане, от евразийской водяной полевки по признакам дифференциации эмали проявляются во всех возрастных группах — от ювенильных до старых. На изученном материале не выявлено статистически значимых различий между возрастными классами по значениям индексов SDQ. Это отличается от результатов по современной *A. amphibius* (Kratochvil, 1980) и согласуется с данными о существовании разных онтогенетических траекторий изменения толщины ведущих и ведомых граней призм m1 у представителей рода *Arvicola* (Ruddy, 2011).

Различия между выборками из разных регионов Азербайджана статистически значимы, и максимальные значения индексов дифференциации эмали обнаружены в равнинных районах. Для выборки из горных районов значения индексов дифференциации эмали в среднем ниже, но не достигают значений, характерных для евразийской водяной полевки. Немногочисленные сравнительные данные по изменчивости индексов дифференциации эмали современного рода *Arvicola* Закавказья и Большого Кавказа включают несколько особей с территории Азербайджана из окрестностей оз. Аггель на Кура-Араксинской низменности и две выборки с северного макросклона Большого Кавказа — из Кабардино-Балкарии (Ruddy, 2011). Методические особенности цитируемой работы не позволяют напрямую сравнивать абсолютные значения индексов дифференциации эмали с нашими данными и результатами других исследований по индексам SDQ рода *Arvicola* из-за несопоставимости методики измерения. Однако проведенные географические сравнения позволили установить, что на оз. Аггель и в одной из выборок из Кабардино-Балкарии (окрестности г. Прохладный) у водяной полевки обнаружен также плезиоморфный тип дифференциации эмали, а во второй выборке из Кабардино-Балкарии индексы дифференциации эмали были близки по значениям к *A. amphibius* (Ruddy, 2011).

В комплексе, полученные результаты указывают на то, что значения индексов дифференциации эмали водяных полевок Азербайджана попадают в размах изменчивости персидской полевки, известный по литературным данным (Maul et al., 2021), близки иберийской полевке (Masini et al., 2020) и практически не перекрываются по значениям

с опубликованными данными по изменчивости индексов SDQ для водяной полевки из области распространения *A. amphibius* в Западной, Центральной и Восточной Европе (Königswald, Kolfschoten, 1996), а также на Урале (Fadeeva et al., 2021). Если рассматривать индекс дифференциации эмали в качестве таксономического по аналогии с тем, как это принято в палеонтологии, то полученные результаты можно рассматривать как подтверждение обоснованности исключения водяных полевок, обитающих в Азербайджане, из состава вида *A. amphibius*, предпринятого в последней таксономической сводке (Krušufek, Shenbrot, 2022). Однако в неонтологии при определении таксономического статуса морфологический критерий не является ведущим и должен быть использован совместно с генетическими и/или гибридологическими критериями. В настоящее время таксономический статус *A. persicus* подтвержден по комплексу генетических и морфологических данных лишь для типовой области в Иране (Mahmoudi et al., 2019, 2022), а в остальных регионах Передней Азии полевки этой группы изучены недостаточно. В связи с этим мы считаем целесообразным придерживаться осторожной таксономической интерпретации с использованием обозначений, отражающих степень изученности группы. Маулем с соавторами (Maul et al., 2021) переднеазиатские водяные полевки с плезиоморфным типом дифференциации эмали рассматриваются в широком смысле — как группа *A. persicus*. Получение новых молекулярно-генетических данных, как митохондриальных, так и ядерных, прольет свет на состав этой группы. Однако до тех пор, пока этого не сделано, целесообразно учитывать нерешенный вопрос о таксономическом статусе переднеазиатских водяных полевок с плезиоморфным типом дифференциации эмали за пределами Ирана.

На территории Азербайджана при использовании дентальных характеристик целесообразно определять современных водяных полевок с плезиоморфным типом дифференциации эмали как *Arvicola* cf. *persicus*. Квалификатор *conformis* (cf.) в данном случае означает, что морфологические диагностические критерии указывают на принадлежность к персидской полевке, но требуются дальнейшие исследования — генетические и гибридологические. Актуальной задачей является также изучение биологии вида вблизи границы с областью распространения евразийской водяной полевки в восточной части Большого Кавказа. Индекс дифференциации эмали при этом перспективен для определения первичного материала и может быть использован на практике в качестве диагностического признака. Однако таксономическое значение этого морфологического критерия требует проверки с привлечением генетических маркеров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Л.Э. Ялковской и А.Т. Галимову (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург) за помощь в ходе работы с коллекционными материалами Института зоологии Министерства науки и образования Азербайджана, а также анонимным рецензентам за конструктивные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 22-14-00332.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А., 2012. Подсемейство Arvicolinae. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М.: Товарищество научных изданий КМК. Т. 52. С. 127–141.
- Алекперов Х.М., 1966. Млекопитающие юго-западного Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР. 148 с.
- Бородин А.В., 2009. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен-современность). Екатеринбург: УрО РАН. 98 с.
- Воронцов Н.Н., 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука. 239 с.
- Водяная полевка: Образ вида, 2001. М.: Наука. 527 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Полевки (Microtinae). В серии: Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. № 8. Ленинград: Наука. 504 с.
- Кулиев Г.Н., Кулиев Г.К., Раджабли С.И., 1978. Кариотипические различия между разными популяциями водяной полевки // Зоологический журнал. Т. 57. № 9. С. 1409–1411.
- Ларина Н.И., Лапишов В.А., 1974. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. Вып. 2. № 4. С. 92–97.
- Огнев С.И., 1950. Звери Восточной Европы и Северной Азии: Грызуны. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 752 с. (Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7).
- Тесаков А.С., 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с.
- Escude E., Montuire S., Desclaux E., Quéré J.-P., Renvoisé E., Jeannet M., 2008. Reappraisal of “chronospecies” and the use of *Arvicola* for biochronology // J. Archaeol. Sci. 35. P. 1867–1879.
- Fadeeva T., Kosintsev P., Chirkova E., 2021. The enamel characteristics of fossil and modern first lower molars of the European water vole (*Arvicola amphibius*, Arvicolinae, Rodentia) of the Perm Pre-Urals // Journal of the International Union for Quaternary Research. P. 277–286.
- Heinrich W.D., 1978. Biometrische Untersuchungen an fossilen Klainsaugetieren aus einer jungpleistozanen Dachschicht-enfolge über dem interglazialen Travertin von Burgtonnan Turingen // Quartarpalaontol. S. 255–268.
- Hinton M.A.C., 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. British Museum. Natural History. London. V. 1. 488 pp. + 15 plates.
- Königswald W. von, van Kolfschoten T., 1996. The *Mimomys-Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. In: Turner C., editor. The early Middle Pleistocene in Europe. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 211–226.
- Königswald W. von, 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // Abhandlungen der Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft. H. 239. S. 1–139.
- Kratochvil J., 1980. The phylogeny and ontogeny in *Arvicola terrestris* (Rodentia, Arvicolidae) // Folia Zoologica. V. 29 (3). P. 209–224.
- Kryštufek B., Koren T., Engelberger S., Horvath G.F., Purger J.J., et al., 2015. Fossorial morphotype does not make a species in water voles // Mammalia. V. 79. № 3. P. 293–303.
- Kryštufek B., Shenbrot G.I., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. University of Maribor, University Press, 1st edition. 437 p.
- Mahmoudi A., Arslan A., Khoshyar M., Kryštufek B., 2022. C-heterochromatin and NOR distribution in the karyotype of Persian water vole, *Arvicola persicus* (Mammalia; Rodentia) from Iran // Journal of Animal Diversity. V. 4. № 2. P. 110–114.
- Mahmoudi A., Maul L.C., Khoshyar M., Darvish J., Aliabadian M., Kryštufek B., 2019. Evolutionary history of water voles revisited: confronting a new phylogenetic model from molecular data with the fossil record // Mammalia. V. 84. № 2. P. 171–184.
- Martin R.A., 1987. Notes on the classification and evolution of some North American fossil *Microtus* (Mammalia; Rodentia) // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 7. № 3. P. 270–283.
- Masini F., Maul L.C., Abbazzi L., Petruseo D., Savorelli A., 2020. Independent water vole (*Mimomys savini*, *Arvicola*: Rodentia, Mammalia) lineages in Italy and Central Europe // Fossil Imprint. V. 76. № 1. P. 59–83.

- Maul L.C., Rabinovich R., Biton R., 2021. At the southern fringe: extant and fossil water voles of the genus *Arvicola* (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) from Israel, with the description of a new species // *Historical Biology*. V. 33. № 11. P. 2773–2793.
- Röttger U., 1987. Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacepede, 1799) // *Bonn. Zool. Beitr.* V. 38. № 2. P. 95–105.
- Ruddy M., 2011. The Western Palaearctic Evolution of the Water Vole *Arvicola* (Ph.D. dissertation). Royal Holloway College, University of London. 396 p.
- Van der Meulen A.J., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Quaternaria*. V. 17. P. 1–144.
- Wilson D.E., Reeder D.M., 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd edition. Baltimore: The John Hopkins University Press. V. 2. 142 p. [<http://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/browse.asp?s=y&id=13000176>].
- Azərbaycan faunasının informasiya sistemi (onurğalılar), 2023. Bakı: Təbəqqi MMC. 598 s. [Информационная система фауны Азербайджана (позвоночные), 2023. Баку: Тереги ООО. 598 с.]
- Azərbaycan faunasının taksonomik spektri (onurğalılar), 2020. Bakı: AMEA Zoologiya İnstitutu. 141 s. [Таксономический спектр фауны Азербайджана (позвоночные), 2020. Баку: Институт зоологии НАНА. 141 с.]

DENTAL ENAMEL DIFFERENTIATION QUOTIENT OF MODERN WATER VOLES OF THE GENUS *ARVICOLA* IN AZERBAIJAN: VARIATION AND DIAGNOSTIC VALUE

E. A. Markova^{1,*}, L. V. Nadirli^{2,3,**}, S. V. Zykov^{1,***}

¹ Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
st. March 8, 202, Yekaterinburg, 620144 Russia

² Institute of Zoology, Ministry of Science and Education, Republic of Azerbaijan
st. A. Abbaszade 1128, Baku, AZ1004 Azerbaijan

³ Western Caspian University,
st. Istiglaliyyat, Baku, AZ1001 Azerbaijan

* e-mail: emrk@yandex.ru

** e-mail: leyla_h-va@list.ru

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

Based on a study of dental characteristics of the water vole genus *Arvicola* from 7 regions of Azerbaijan, captured in 1926–1965 and stored in the collection of the Institute of Zoology, Ministry of Science and Education of Azerbaijan, the range of variability of the tooth enamel differentiation index SDQ is determined. The index is calculated as the ratio of the thickness of leading to trailing cutting edges of the enamel prisms of the cheek tooth crowns. SDQ serves as a criterion for identifying chronospecies of *Arvicola* in the fossil record, and it has recently been proposed for diagnosing modern Eurasian and Persian water voles. As a result of measuring the SDQ index in 55 individuals from the Shemakha, Saatli, Imishli, Goygol (= Khanlar), Ordubad, and Adjikabul regions, the water voles are shown to have a plesiomorphic type of enamel differentiation, in which the SDQ index values are greater than 100. In the specimens under consideration, the values of SDQ indices assessed for the first lower and second upper teeth vary from 100 to 178. In contrast to the dimensional characteristics of the teeth, the index values do not demonstrate directional changes in postnatal development and retain the plesiomorphic pattern of dental enamel differentiation in all age classes distinguished by the degree of skull maturity. The results obtained confirm the difference in the dental characteristics of the water voles occurring in Azerbaijan from the Eurasian *A. amphibius* and the proximity to the west Asian water voles currently considered as an independent species or species group, *A. persicus* (Persian water vole). Revision of data on differential chromosome staining and an analysis of molecular markers, both mitochondrial and nuclear, are necessary to answer the question concerning the taxonomic status of water voles in Azerbaijan and other regions of Western Asia, where water voles with a negative type of differentiation of tooth enamel occur. Until a final decision is made on the taxonomic status, composition and distribution of the Persian water vole, the water voles of Azerbaijan with a plesiomorphic type of tooth enamel differentiation are proposed to be referred to as *Arvicola* cf. *persicus*.

Keywords: Arvicolinae, morphology, variability, enamel differentiation index

ПРИЛОЖЕНИЯ 1–5

Приложение 1. Основные статистические характеристики изменчивости метрических признаков зубов (мм) и индексов, рассчитанные для выборок водяной полевки из трех регионов Азербайджана без учета возраста особей

Регион	Признак	<i>N</i>	<i>M</i>	Min	Max	SD
1	m1_SDQ7	19	125.22	110.97	147.17	10.236
	m1_SDQ3	19	133.27	117.86	177.78	16.319
	M2_SDQ3	19	145.07	125.00	166.67	14.258
	m1_L, мм	19	4.35	4.10	4.86	0.179
	m1_W, мм	19	2.04	1.89	2.15	0.077
	m1_A, мм	19	1.82	1.69	1.95	0.073
	m1_A/L	19	41.81	38.95	43.90	1.236
	M2_L, мм	19	2.74	2.56	2.92	0.091
	M2_W, мм	19	1.90	1.84	2.00	0.056
2	m1_SDQ7	19	136.17	119.64	149.40	9.589
	m1_SDQ3	19	139.59	116.67	166.67	14.355
	M2_SDQ3	18	150.14	126.79	172.22	14.268
	m1_L, мм	19	4.51	4.15	4.99	0.225
	m1_W, мм	19	2.00	1.77	2.20	0.105
	m1_A, мм	19	1.88	1.56	2.30	0.194
	m1_A/L	19	41.52	36.90	46.15	2.509
	M2_L, мм	18	2.81	2.51	2.97	0.133
	M2_W, мм	18	1.90	1.74	2.05	0.084
3	m1_SDQ7	17	123.75	107.99	131.79	6.098
	m1_SDQ3	17	122.14	100.00	142.22	9.123
	M2_SDQ3	17	138.14	121.69	161.11	9.838
	m1_L, мм	17	4.16	3.48	5.12	0.409
	m1_W, мм	17	1.85	1.51	2.23	0.228
	m1_A, мм	17	1.69	1.36	2.15	0.181
	m1_A/L	17	40.55	36.47	42.95	1.781
	M2_L, мм	17	2.64	2.30	3.00	0.190
	M2_W, мм	17	1.78	1.48	2.02	0.184

Примечания. *N* – число зубов, *M* – среднее арифметическое, min – минимальное значение, max – максимальное значение, St. Dev. – стандартное отклонение.

Приложение 2. Основные статистические характеристики изменчивости метрических признаков зубов (мм) и индексов, рассчитанные для выборок водяной полевки Азербайджана – по возрастным классам, без учета региона отлова

Возрастной класс	Признак	<i>N</i>	<i>M</i>	Min	Max	SD
1	m1_SDQ7	5	122.07	107.99	130.95	9.526
	m1_SDQ3	5	117.38	100.00	128.57	12.656
	M2_SDQ3	5	143.85	138.89	150.79	6.028
	m1_L, мм	5	3.66	3.48	3.81	0.120
	m1_W, мм	5	1.56	1.51	1.64	0.055
	m1_A, мм	5	1.50	1.36	1.64	0.108

Приложение 2. Окончание

Возрастной класс	Признак	N	M	Min	Max	SD
2	m1_A/L	5	40.95	38.89	42.95	1.897
	M2_L, мм	5	2.43	2.30	2.51	0.077
	M2_W, мм	5	1.54	1.48	1.59	0.040
	m1_SDQ7	12	125.81	110.97	142.93	9.206
	m1_SDQ3	12	130.58	117.86	153.17	11.907
	M2_SDQ3	12	143.27	125.00	158.73	11.199
	m1_L, мм	12	4.31	3.99	4.86	0.227
	m1_W, мм	12	1.92	1.77	2.00	0.085
	m1_A, мм	12	1.76	1.59	1.89	0.105
3	m1_A/L	12	40.76	36.90	42.77	1.630
	M2_L, мм	12	2.65	2.51	2.76	0.092
	M2_W, мм	12	1.85	1.79	2.00	0.057
	m1_SDQ7	38	130.27	115.00	149.40	10.571
	m1_SDQ3	38	134.39	116.67	177.78	15.686
	M2_SDQ3	37	145.10	121.69	172.22	15.254
	m1_L, мм	38	4.45	4.10	5.12	0.222
	m1_W, мм	38	2.04	1.79	2.23	0.093
	m1_A, мм	38	1.85	1.56	2.30	0.155
	m1_A/L	38	41.55	36.47	46.15	2.060
	M2_L, мм	37	2.80	2.51	3.00	0.114
	M2_W, мм	37	1.91	1.69	2.05	0.082

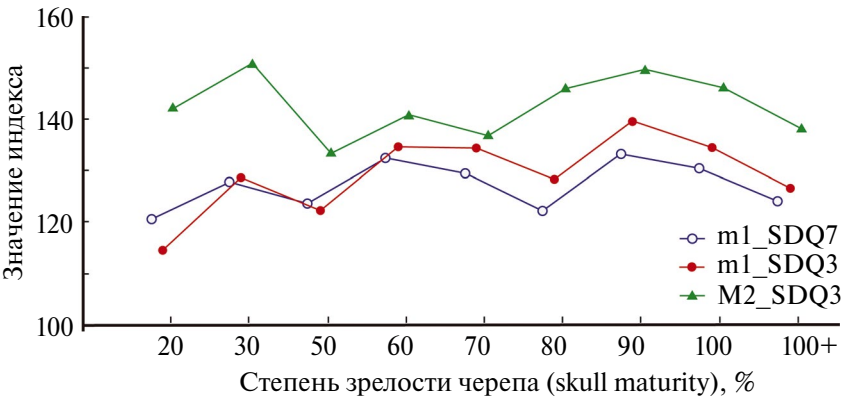
Приложение 3. Основные статистические характеристики изменчивости метрических признаков зубов (мм) и индексов, рассчитанные для выборок водяной полевки из трех регионов Азербайджана для возрастного класса 3

Регион	Признак	N	M	Min	Max	SD
1	m1_SDQ7	10	125.39	115.00	147.17	10.192
	m1_SDQ3	10	131.22	118.33	158.73	14.119
	M2_SDQ3	10	141.24	125.00	166.67	17.059
	m1_L, мм	10	4.35	4.10	4.51	0.138
	m1_W, мм	10	2.08	1.89	2.15	0.078
	m1_A, мм	10	1.82	1.69	1.95	0.080
	m1_A/L	10	41.74	40.00	43.18	1.207
	M2_L, мм	10	2.78	2.61	2.92	0.096
	M2_W, мм	10	1.93	1.84	2.00	0.056
2	m1_SDQ7	12	135.68	119.64	146.60	9.495
	m1_SDQ3	12	139.29	116.67	155.56	15.676
	M2_SDQ3	11	152.60	126.79	172.22	14.954
	m1_L, мм	12	4.57	4.15	4.99	0.219
	m1_W, мм	12	2.03	1.92	2.10	0.058
	m1_A, мм	12	1.96	1.56	2.30	0.180
	m1_A/L	12	42.69	37.65	46.15	2.138
	M2_L, мм	11	2.87	2.76	2.97	0.076

Приложение 3. Окончание

Регион	Признак	N	M	Min	Max	SD
	M2_W, мм	11	1.90	1.79	1.97	0.060
3	m1_SDQ7	6	123.38	117.14	127.89	4.868
	m1_SDQ3	6	123.09	120.00	132.87	5.081
	M2_SDQ3	6	132.80	121.69	143.06	7.944
	m1_L, мм	6	4.50	4.22	5.12	0.318
	m1_W, мм	6	2.01	1.79	2.23	0.172
	m1_A, мм	6	1.77	1.59	2.15	0.196
	m1_A/L	6	39.40	36.47	42.00	2.023
	M2_L, мм	6	2.82	2.66	3.00	0.137
	M2_W, мм	6	1.86	1.69	2.02	0.127

Приложение 4. Значения индексов дифференциации эмали m1_SDQ7, m1_SDQ3, M2_SDQ3 водяной полевки из Азербайджана в зависимости от краниальной зрелости особей



Примечания. Неединичные наблюдения усреднены, число особей – см. Табл. 1.

Приложение 5. Варианты строения заднего отдела нижней челюсти водяной полевки из Азербайджана в возрастной группе 100+: id 44/3, самка, Гейгёльский р-н, 100+% зрелость черепа, 23 июня 1964 г. (слева) и id 7, оз. Сары-Су, Саатлинский р-н, 18 марта 1965 г., самка, череп 100+% (справа)

