

На правах рукописи

ДОРОНИН

Игорь Владимирович

**Систематика, филогения и распространение
скальных ящериц надвидовых комплексов
Darevskia (praticola), *Darevskia (caucasica)*
и *Darevskia (saxicola)***

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Санкт-Петербург

2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Зоологическом институте Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, заслуженный эколог РФ
Туниев Борис Сакоевич

Официальные оппоненты: **Черепанов Геннадий Олегович,**
доктор биологических наук, доцент
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра зоологии позвоночных, заведующий кафедрой

Мазанова Людмила Файзулаевна,
кандидат биологических наук, доцент
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования
Дагестанский государственный университет,
кафедра зоологии, доцент

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования
Кубанский государственный университет

Защита состоится «16» декабря 2015 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета
Д 002.223.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская
наб., д. 1., факс (812) 328-29-41.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института
РАН, www.zin.ru

Автореферат диссертации разослан «_____» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Сиделева
Валентина Григорьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В последние десятилетия произошли значительные изменения в традиционных представлениях об эволюции, биогеографии, филогении и таксономическом разнообразии чешуйчатых пресмыкающихся, в том числе и лацертидных ящериц (Arribas, 1999; Ricklefs et al., 2007; Arnold et al., 2009). Получены принципиально новые результаты исследований филогенетического разнообразия семейства Lacertidae. При этом чешуйчатые пресмыкающиеся (более 9000 видов), наряду с воробьинообразными птицами (более 5000 видов), рассматриваются авторами гипотезы об эволюционной диверсификации клад (Ricklefs et al., 2007) как две доминирующие группы современной фауны наземных позвоночных.

В исследованиях этих групп особенно интересны решения иерархически соподчиненных задач выяснения статуса и взаимоотношений групп разного таксономического уровня, от самого высокого (филогения семейств) до родственных взаимоотношений внутри некоторых надвидовых комплексов (superspecies) (Степанян, 1983), а также анализ морфологических и экологических параллелизмов в их эволюции. Однако при этом остаются слабо изученными сравнительные паттерны формирования фауны ящериц Кавказа и сопредельных территорий – одного из центров разнообразия земноводных и пресмыкающихся Северной Евразии.

На протяжении более 50 лет самое пристальное внимание герпетологов было обращено к скальным ящерицам Кавказа и сопредельной территории, в настоящее время объединяемым в самостоятельный род *Darevskia* Arribas, 1997. Это было обусловлено открытием в 1950-х гг. у его закавказских представителей партеногенетического размножения (Даревский, 1958) и последовавшим за этим развитием теории сетчатой (гибридогенной) эволюции (Боркин, Даревский, 1980).

Обозначенный род ящериц – один из наиболее разнообразных и один из самых сложных в таксономическом отношении в семействе Lacertidae: по разным оценкам он насчитывает до 58 валидных таксонов (видов и подвидов) (Ананьева и др., 2004; Arnold et al., 2007; Ahmadzadeh et al., 2013; данные автора). Объем и система рода неоднократно подвергались существенным модификациям (Даревский, 1967; Банников и др., 1977; Darevsky, 1993; Murphy et al., 1996; Arribas, 1999; Arnold et al., 2007) и окончательно не установлены. При этом по сравнению с партеногенетическими видами бисексуальным скальным ящерицам уделялось значительно меньше внимания специалистов. Так, последняя обстоятельная таксономическая ревизия подвидов *L. saxicola* [рассматривается нами как надвидовой комплекс *Darevskia (saxicola)*] была опубликована Н.Н. Щербаком в 1962 г., а *L. praticola* [*Darevskia (praticola)*] В.Ф. Орловой в 1978 г.

Большинство скальных ящериц являются эндемиками (зачастую узкоареальными) Кавказа. Ряд таксонов имеет спорный систематический статус, а особенности их распространения изучены явно недостаточно. В значительной степени это относится к *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*. Следует упомянуть, что *D. saxicola* (Ewersmann, 1834) – типовой вид рода *Darevskia* (Arribas, 1997, 1999). Кроме того, представители обозначенных комплексов составляют ядро герпетофауны Кавказа и Горного Крыма.

Немаловажным аспектом выступает вопрос охраны герпетофауны Кавказа и Крыма, в том числе и скальных ящериц: многие таксоны рода *Darevskia* уже сейчас включены в списки охраняемых видов (и подвидов) животных ряда субъектов РФ и Красный Список Международного союза охраны природы (The IUCN Red List of Threatened Species).

Цель и задачи исследования. Цель работы заключается в комплексном изучении систематики, филогении и распространения скальных ящериц *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*. Для решения поставленной цели нами были сформулированы следующие задачи:

1. Проанализировать данные по морфологической дифференциации и изменчивости *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*.

2. На основе данных анализа мтДНК оценить видовое, внутривидовое разнообразие и родственные взаимоотношения представителей обозначенных комплексов; уточнить таксономический статус спорных форм.

3. Исходя из имеющихся геологических, палеонтологических и генетических данных определить возможные места возникновения и пути расселения представителей обозначенных комплексов скальных ящериц, предложить палеогеографический сценарий, описывающий их эволюционную историю.

4. Составить кадастр находок скальных ящериц *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)*, *Darevskia (saxicola)* и на его основе провести анализ их ареалов с применением современных ГИС-программ.

5. Определить природоохранный статус скальных ящериц и дать рекомендации по их охране.

Научная новизна. Установлены морфологические признаки, важные для диагностики таксонов комплексов. На основании оригинального материала предложена филогенетическая гипотеза для *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)*, *Darevskia (saxicola)*, включающих 14 таксонов. Изучены их филогенетические связи, уточнен таксономический статус ряда форм, оценена практическая применимость гена COI (DNA barcoding) для молекулярной идентификации представителей рода *Darevskia*.

В ходе проведения исследований были описаны 3 новых для науки подвида (*D. brauneri myusserica*, *D. praticola hyrcanica*, *D. praticola loriensis*), таксономический ранг 2 форм поднят до видового (*D. pontica*, *D. szczyrbaki*), 1 подвиговое название (*Lacerta saxicola darevskii*) сведено в синонимы. Была проведена ревизия типовых экземпляров, включившая выделение 1 неотипа и 4 лектотипов. Типовые экземпляры хранятся в ведущих научных учреждениях России, Грузии, Германии и Украины.

Впервые была опубликована информация о палеонтологической находке представителя рода *Darevskia*. Таким образом, проведенные исследования дополняют существующие представления о формировании фауны Кавказа.

Впервые дополнена и обобщена информация по распространению всех видов указанных комплексов, что позволило составить наиболее полные на данный момент базы данных по хоровологии таксонов; проведен анализ их ареалов с применением современных ГИС-программ. Для ряда таксонов уточнен их зоогеографический и природоохранный статусы.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования расширяют научные представления о фауне, экологии и распространении скальных ящериц Кавказа и сопредельных территорий. Использование скальных ящериц как модельной группы, характеризующейся морфологическим и генетическим полиморфизмом, широкой экологической радиацией, особым зоогеографическим статусом, вносит важный вклад в понимание процессов формирования биологического разнообразия, видообразования и фауногенеза Кавказа и сопредельной территории, а также общих механизмов эволюции рептилий.

Разработанные последовательности праймеров и полученные нуклеотидные последовательности генов могут быть использованы в молекулярно-филогенетических исследованиях как рода *Darevskia*, так и чешуйчатых рептилий в целом.

Данные по географическому распространению таксонов могут быть применены для уточнения схем общего зоогеографического районирования Кавказа и Евразии в целом, проведения сравнительных зоогеографических исследований в регионе, а также использоваться в вузовских курсах общей зоологии, зоологии позвоночных и герпетологии.

Результаты работы послужили основой для написания разделов, посвященных пресмыкающимся в Красных книгах Ставропольского края (2013) и Карачаево-Черкесии

(2013). Полученные данные могут использоваться для проектирования новых особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в Крыму и на Кавказе.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность определения указанных таксонов подтверждена исследованием типовых экземпляров всех представителей *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*. Использован современный подход к решению таксономических и ареалогических задач, позволяющий верифицировать полученные результаты.

Работа была выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ и грантов РФФИ (№ 12-04-00057-а, 13-04-10041, 15-04-01730), а также плановой бюджетной тематики лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН.

Результаты исследования были изложены на 3, 4 и 5 Межрегиональной научно-практической конференции «Прозрителевские чтения» (Ставрополь, 2006, 2007, 2008); Международной научно-практической конференции «Проблемы экологической безопасности и сохранение природно-ресурсного потенциала» (Ставрополь, 2006, 2007); I, II, III, IV и V ежегодной научной конференции студентов и аспирантов базовых кафедр Южного научного центра РАН (Ростов-на-Дону, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009); III, IV, V, VI съездах Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН (Пушино-на-Оке, 2006; Казань, 2009; Минск, 2012; Пушино-на-Оке, 2015); 7 Международном симпозиуме по ящерицам Средиземноморского бассейна «7th International symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin» (Пальма-де-Мальорка, Испания, 2010); Международной научной конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа» (Ереван, Армения, 2011); IV Международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты» (Сухум, Абхазия, 2012); VIII Всероссийском совещании по изучению четвертичного периода «Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований» (Ростов-на-Дону, 2013); Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран «Современная герпетология: проблемы и пути их решения» (Санкт-Петербург, 2013); Международной научной конференции, посвященной 50-летию Зоологического музея Таврической академии (Симферополь, 2015); отчетных научных сессиях ЗИН РАН (Санкт-Петербург, 2011, 2012, 2013, 2013, 2014), а также на семинарах лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН (Санкт-Петербург, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 47 печатных работ, из которых 19 – в изданиях, рекомендованных ВАК при Министерстве образования и науки РФ, 4 – в других изданиях, 21 – статьи и тезисы в сборниках материалов научных конференций, 3 – разделы в коллективных монографиях.

Структура и объем диссертации. Диссертация включает «Введение», 9 глав, «Выводы», «Список литературы» и 3 приложения. Общий объем рукописи – 371 страница машинописного текста. Работа включает 45 таблиц и 110 рисунков; список литературы состоит из 566 источников, из которых 168 – на иностранных языках.

Благодарности. Искреннюю благодарность за поддержку и чуткое руководство выражаю своему научному руководителю Б.С. Туниеву. Проведение исследований скальных ящериц было бы невозможно без всемерной помощи и участия в них моих наставников Н.Б. Ананьевой и К.Ю. Лотиева.

Я глубоко благодарен сотрудникам отделения герпетологии ЗИН РАН А.В. Барабанову, О.С. Безман-Мосейко, Л.Я. Боркину, Е.Н. Голынскому, И.Г. Данилову, Л.К. Иогансен, Л.А. Куприяновой, Д.А. Мельникову, К.Д. Мильто, Н.Л. Орлову, А.А. Острошабову, Е.В. Сыромятниковой, оказывающим мне постоянную помощь в работе. Автор признателен Л. Акер (L. Acker), Г.Ф. Барышникову, Г.Б. Бахтадзе, Ю.И. Божко, Д. Бекошвили, А. Букникашвили, Ф.Г. Бутаевой, Л.Л. Войта, В.Н. Габаеву, В.Н. Галичу, Э.А. Галояну, Э.А. Дидманидзе, Р.Г. Зуеву, М.П. Ильяху, М.С. Инцкирвели, Г. Келеру

(G. Koehler), Ю.Е. Комарову, С.Ю. Конаеву, Я.В. Леванцовой, Л.Ф. Мазанасовой, О.Н. Мануиловой, В.В. Нейморовцу, Н.Ш. Нинуа, А.М. Пауткину, В.А. Петрову, Е.М. Писанцу, Р.Л. Потапову, В.Д. Пхакадзе, Ф. Тиллаку (F. Tillack), М. Францену (M. Franzen) и Т.З. Шенгелия за помощь и содействие в работе; Н.И. Абрамсон, С.Ю. Бодрову, А.Ю. Костыгову, Е.Н. Мельниковой и Т.В. Петровой за консультации при работе в лаборатории молекулярно-генетической систематики животных ЗИН РАН.

Считаю своим неперменным долгом выразить признательность за содействие и плодотворные обсуждения полученных данных О. Аррибасу (O. Arribas), В.И. Горовой, И.Б. Доценко, Е.А. Дунаеву, А.И. Зиненко, А.А. Кидову, О.В. Кукушкину, С.Н. Литвинчуку, Г.П. Лукиной, К. Любисавлиевич (K. Ljubisavljevic), В.Ф. Орловой, С.В. Островских, Е.С. Ройтбергу, Д.В. Скоринову и С.Б. Туниеву. Я глубоко благодарен за всестороннюю помощь и участие В.Г. Данилевич, Л.П. Ермолиной В.Г. Исаичевой, Ю.С. Ключникову, Л.В. Маловичко, Л.С. Уфимцевой, А.К. Швыревой, Н.Е. Шевченко и, конечно же, моей семье, в первую очередь – родителям и супруге за неоценимую поддержку и терпение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ *DAREVSKIA (PRATICOLA)*, *DAREVSKIA (CAUCASICA)*, *DAREVSKIA (SAXICOLA)*, СУЩЕСТВУЮЩИЕ ПРОБЛЕМЫ В ИЗУЧЕНИИ ИХ СИСТЕМАТИКИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ

1.1. Изменения взглядов на систематику рода *Darevskia*, *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)*, *Darevskia (saxicola)*

В разделе обсуждается развитие взглядов на систематику рода и обозначенных надвидовых комплексов: от работ Э.А. Эверсмана (Eversmann, 1834), А. Вигманна (Wiegmann, 1835) и Л. Мехели (Méhely, 1907а, б, 1909) до наших дней.

1.2. Обзор литературных источников по распространению скальных ящериц *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*

Дается обзор литературных источников по распространению скальных ящериц обозначенных комплексов; описываются трудности и противоречия, связанные с анализом их ареалов.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Практически все таксоны изучаемых комплексов скальных ящериц – эндемики Кавказа, рассматриваемого как перешеек между Черным и Каспийским морями, где проживают народы Абхазии, Армении, Азербайджана, Грузии, северокавказской части России, северо-востока Турции, северо-запада Ирана и Южной Осетии.

В данном исследовании мы рассматриваем территорию Кавказа в географических пределах, очерченных в последних документах «Фонда сотрудничества для сохранения экосистем, находящихся в критическом состоянии» (CEPF: www.panda.org/caucasus/cepf). Эти же границы приняты в последней на сегодняшний день монографии по герпетофауне Кавказа (Туниев и др., 2009).

Только один представитель *Darevskia (saxicola)* и (в целом) рода *Darevskia* – *D. lindholmi* обитает на территории Крыма – полуострова в северной части Черного моря, омываемого с северо-востока Азовским морем. Область распространения ящерицы Линдгольма – Крымские горы, представляющие собой горную систему, занимающую южную и юго-восточную часть полуострова.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

3.1. Морфологический анализ

При проведении кластерного и дискриминантного анализов были использованы 208 экз. ящериц *Darevskia (praticola)* и 237 экз. *Darevskia (saxicola)* из коллекции Зоологического института РАН (ZISP), Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (NMNH), Сочинского национального парка (SNP) и Зоологического музея Ставропольского государственного университета (= Северо-Кавказский федеральный университет) (ЗМСГУ). Различные аспекты внешней морфологии, окраски и рисунка тела ящериц изучены на 1189 экз. Сборы скальных ящериц на территории Армении были проведены с разрешения Министерства природных ресурсов Республики Армении № 000016 от 31.05.2011 г.

При описании внешней морфологии скальных ящериц за основу была взята схема из монографии И.С. Даревского (1967), дополненная рядом признаков, предложенных другими авторами (Туниев, Островских, 2006; Arnold et al., 2007). Все промеры выполнены с использованием штангенциркуля с точностью до 0.1 мм; изучение фолидоза произведено под стереоскопическим микроскопом МСП-1. Полученные данные обрабатывали отдельно для самок и самцов с использованием программы Statistica 6.0. Цвет кожных покровов ящериц определяли по шкале Бондарцева (Бондарцев, 1954).

3.2. Молекулярно-генетический анализ

В молекулярно-генетическом анализе филогенетических взаимоотношений скальных ящериц *Darevskia (saxicola)* были использованы 27 экз. из 18 локалитетов, для ящериц *Darevskia (caucasica)* – 24 экз. из 9 локалитетов. Нуклеотидные последовательности от 46 экз. были получены автором в ходе работы и депонированы в Генбанк (JX 041604 – JX 041625), а остальные – взяты из Генбанка.

Выделение ДНК из мышц и печени, фиксированных в 70 % и 96 % этаноле, проводили солевым методом (NaCl) (Miller et al., 1988). Для амплификации фрагмента гена цитохрома *b* (*cyt b*) митохондриальной ДНК (мтДНК) были разработаны праймеры, специфичные к гену скальных ящериц: LgLu – 5' AACCRCTGTTGTMTTCAACTA 3' и Rthr – 5' GGYTTACAAGACCAGYGCTTT 3'. Для ДНК-штрихкодирования (DNA barcoding), основанного на анализе последовательности первой субъединицы гена цитохром оксидазы (COI) мтДНК, применяли универсальные праймеры: VUTF 5' TGTAACACGACGGCCAGTTCTCAACCAAYCAYAAARGAYATYGG; VUTR 5' CAGGAAACAGCTATGACTARACTTCTGGRTGKCCRAARAAYCA (Ivanova et al., 2007).

При постановке ПЦР объем реакционной смеси (20 мкл) содержал 2 мкл ДНК (100 нг/мкл); 10 mM каждого праймера; 10 x ПЦР буфера (Pack.size 5 мкл); 2.5 mM MgCl₂; 0.25 mM dNTP (для каждого из олигонуклеотидов); 0.2 ед/мкл Taq-полимеразы (Helicon) и ddH₂O до необходимого объема. ПЦР проводили в термоциклере ABI 2700 (Applied Biosystem) по следующему протоколу: предварительная денатурация 5 мин при 94 °C, последующие 30 циклов (15 с при 94 °C, 30 с при 50 °C, 1 мин при 72 °C) и конечная элонгация 5 мин при 72 °C. Продукты амплификации визуализировали с помощью электрофореза в 1.5 % агарозном геле с добавлением бромистого этидия и очищали с использованием набора Omnipix согласно инструкции производителя.

Секвенирование проводили в обе стороны с использованием тех же праймеров, что и для амплификации. Определение последовательностей нуклеотидов *cyt b* и COI проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystem) с использованием наборов BigDye v.3.1. в Центре коллективного пользования Зоологического института РАН «Таксон». Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью программы BioEdit v. 7.0 (Hall, 1999) по алгоритму Clustal W и редактировали вручную. Филогенетическая реконструкция выполнена в программе MEGA 5.0. (Tamura et al., 2007) по методу ближайшего соседа (NJ), минимальной

эволюции (ME) и максимального правдоподобия (ML) (двухпараметрическая модель Кимуры) с учетом транзиций, трансверсий и всех позиций кодонов. Устойчивость узлов филогенетических древ оценивали по значениям бутстреп-поддержек (1000 псевдорепликаций). Межгрупповые генетические дистанции вычисляли в той же программе. В качестве внешних групп при филогенетическом анализе были взяты последовательности *cyt b* от экземпляров *D. praticola* (LPU 88612), *D. armeniaca* (AF 147799), митохондриальный геном *Lacerta agilis* (NC 021766.1) и *L. viridis* (AM 176577.1).

3.3. Анализ распространения

Полевые наблюдения и сбор материала проводили на территории Ставропольского и Краснодарского краев, республик Абхазия, Адыгея, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкесия, Крым и г. Севастополь в 2004 г. и 2008–2015 гг. Наряду с анализом литературных источников, при составлении кадастра находок ящериц был использован материал из коллекций 14 музеев: ZISP, Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (ZMMU), Национального музея Грузии им. Симона Джанашия (NMG), NMNH, Музея природы Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина (МПХНУ), Института зоологии НАН Республики Армения (= Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения) (ИЗА), SNP, ЗМСГУ, Ставропольского государственного историко-культурного и природно-ландшафтного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Праве (СГМЗ), Зоологического музея кафедры ботаники и зоологии Калмыцкого государственного университета (ЗМКГУ), Музея геологии и зоологии Тамбовского государственного университета, Тамбов (МГЗТУ), Музея природы биолого-географического факультета Абхазского государственного университета (МПАГУ), Зоологического музея Музея природоведения при Университете им. А. Гумбольдта (MNG), Венского музея естественной истории (NMW).

Кроме того, учтены неопубликованные данные (устные сообщения, фотоматериалы), полученные от респондентов, из научного архива И.С. Даревского и рукописи В.И. Наниева, хранящихся в отделении герпетологии ZISP, содержащие точную локализацию находок ящериц. При идентификации старых топонимов использовали справочник «Кавказ: географические названия и объекты» (2007).

Всего в работе использована информация о 469 точках находок ящериц *Darevskia (praticola)*, 438 точках *Darevskia (caucasica)* (Рис. 1) и 536 точках *Darevskia (saxicola)*.

При анализе хорологии ящериц использовали программу Maxent (Maximum Entropy Species Distribution Modelling, версию 3.3.3k) (www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/), в которой экстраполяция (моделирование) географического распространения биологических видов проводится методом максимальной энтропии. Метод максимальной энтропии применяется для поиска свойств распределения факторов среды в наборе точек пространства (ячеек изучаемого раstra), в которых вид обитает: по исходной гипотезе в таком наборе свойства распределений факторов среды, влияющих на распространение вида, должны быть максимально близки свойствам распределений этих факторов во всем изучаемом географическом пространстве (Elith et al., 2011).

С помощью данной программы созданы карты наиболее вероятных областей распространения ящериц и определен вклад каждого фактора в построение модели. Программа Maxent позволяет определить степень влияния параметров среды (в %) на границы области распространения изучаемого таксона (Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008). В качестве переменных при моделировании использовали 19 «биоклиматических» показателей и данные о высотах из базы WorldClim (www.worldclim.org) (разрешение 30 угловых секунд или ~ 1 км на пиксель в районе экватора). Эти показатели имеют наибольшее значение для распределения наземных биологических объектов (Hijmans et al., 2005; Nobrega, Marco, 2011).

Для тестирования полученных моделей использовали 25 % точек. Визуализацию ГИС-карт провели с помощью программы DIVA-GIS 7.5.0 (www.diva-gis.org) (Scheldeman, van Zonneveld, 2010).



Рис. 1. Точки находок скальных ящериц *Darevskia (caucasica)*, использованные при анализе в программе Maxent. Зеленый круг – *D. alpina*; серый квадрат – *D. s. caucasica*; зеленый треугольник – *D. s. vedenica* (места находок обозначены соответствующей надписью и стрелками); черный круг – *D. daghestanica*. Знаком вопроса отмечены точки находок *D. caucasica* на территории Евлахского и Шамкирского р-нов Азербайджана (Искендеров, 2003), требующие проверки.

ГЛАВА 4. АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *DAREVSKIA (PRATICOLA)*, *DAREVSKIA (CAUCASICA)* И *DAREVSKIA (SAXICOLA)*

4.1. Анализ морфологических признаков *Darevskia (praticola)*

В ходе изучения внешней морфологии установлено, что животные из проанализированных популяций достоверно отличались друг от друга по ряду морфометрических признаков.

По нашим данным половой диморфизм у ящериц *Darevskia (praticola)* выражен в большей длине тела и большем количестве чешуй между рядами бедренных пор у самок. Самцы обладают большим количеством спинных чешуй в одном поперечном ряду посередине туловища, большей длиной пилеуса, шириной и высотой головы.

Результаты дискриминантного анализа показывают, что в пространстве дискриминантных функций самцы ящериц образовали две группы (Рис. 2А). В первую группу вошли экземпляры из Ставропольского края, Восточной Грузии, Армении и Талыша, во вторую – с Северо-Западного Кавказа, причем по второй дискриминантной функции животные из Талыша обособлены от животных из Армении и Ставропольского края. Распределение в пространстве дискриминантных функций самок (Рис. 2В) оказалось более гетерогенным с образованием трех групп. Абсолютно обособленное положение заняли особи с Северо-Западного Кавказа.

В ходе наших исследований были получены новые сведения об особенностях морфологии и географической изменчивости ящериц *Darevskia (praticola)*. Наиболее значимым нам представляется обнаружение существенных отличий в средних значениях

ряда пластических и меристических признаков ящериц из шести районов, а также дискриминация трех групп из шести выборок, выделенных по принципу географической принадлежности в ходе дискриминантного анализа.

При кластерном анализе на дендрограммах и самцы, и самки образуют три кластера, причем *D. pontica* наиболее дистанцирована от всех других выборок, а животные из Закавказского и Предкавказского географических кластеров группируются в сестринские, в один из которых вошли представители номинативного подвида и *D. p. loriensis*, а в другой – *D. p. hyrcanica*.

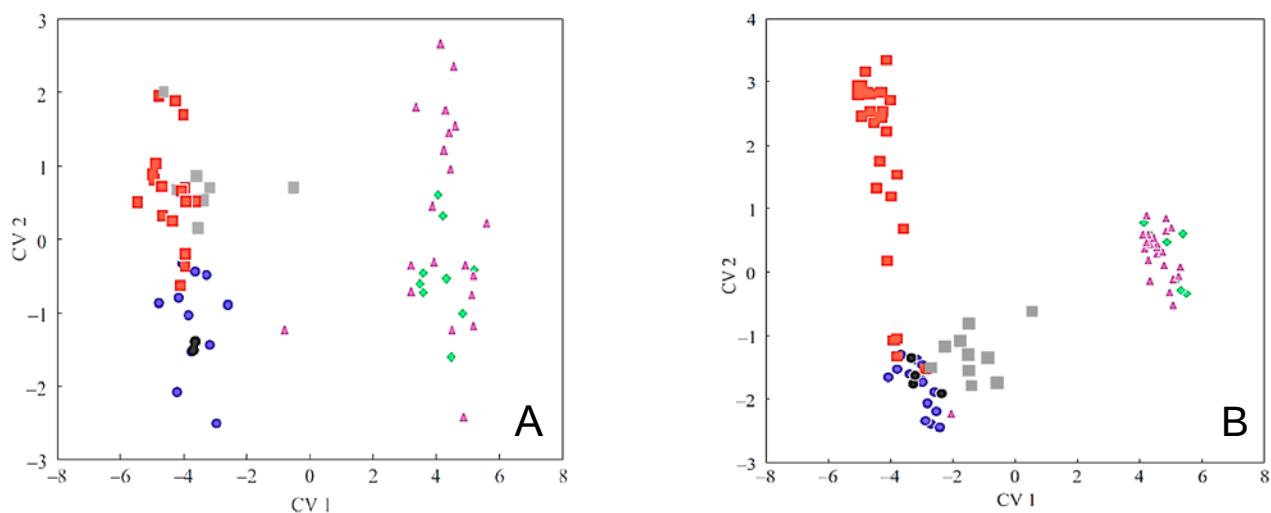


Рис. 2. Распределение групп самцов (А) и самок (В) скальных ящерицы *Darevskia (praticola)* в дискриминант функций по результатам дискриминантного анализа по комплексу морфологических признаков: *D. pontica* (зеленый ромб – восточный сектор Северо-Западного Кавказа, розовый треугольник – западный сектор Северо-Западного Кавказа); *D. p. praticola* (красный квадрат – Северный Кавказ, черный круг – Закавказье); *D. p. hyrcanica* (синий круг); *D. p. loriensis* (серый квадрат).

4.2. Анализ морфологических признаков *Darevskia (saxicola)*

Области, занимаемые исследованными особями в пространстве дискриминантных функций, в значительной мере перекрываются, но при этом наименьшую обособленность продемонстрировали *D. b. darevskii* и *D. b. brauneri*, а наибольшую – *D. szczyrbaki* и *D. saxicola*. Это подтверждается при сопоставлении значений достоверности различий морфологических показателей и расстояния Махаланобиса в дискриминантном пространстве между центроидами выборок исследованных таксонов в многомерном пространстве.

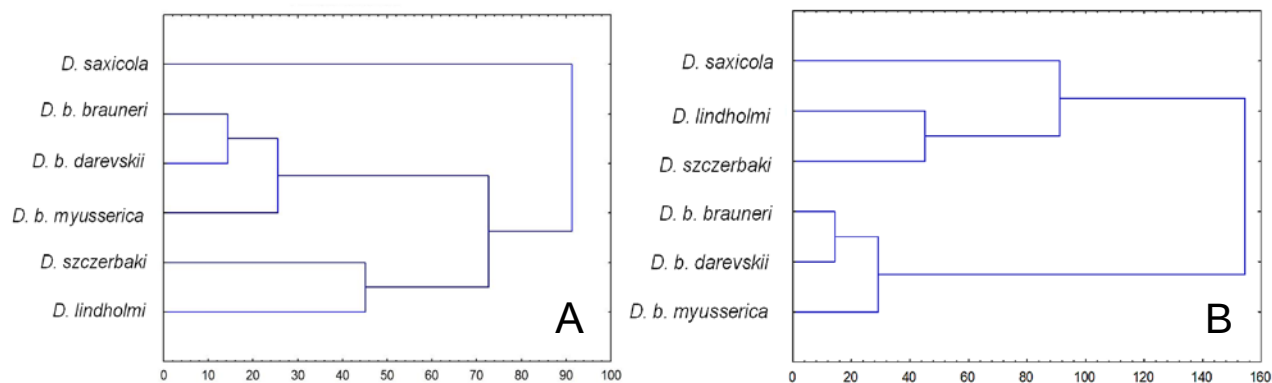


Рис. 3. Результаты кластерного анализа (метод UPGMA) самцов (А) и самок (В) скальных ящериц *Darevskia (saxicola)* по комплексу морфологических признаков.

Результаты кластерного анализа средних значений морфометрических признаков показали, что выборки самцов образуют три кластера: наиболее дистантное положение заняла *D. saxicola*; *D. szczerbaki* образовала кластер с *D. lindholmi*, а *D. b. myusserica* – с *D. b. darevskii* и *D. b. brauneri*. При этом наибольшее сходство продемонстрировали две последних формы. Картина кластеризации самок не совпадает с таковой для самцов: *D. saxicola* вошла в один кластер с *D. lindholmi* и *D. szczerbaki*. Как и в предыдущем случае, минимальные дистанции продемонстрировали *D. b. darevskii* и *D. b. brauneri* (Рис. 3).

Необходимо более детально остановиться на следующих важных диагностических признаках фолидоза головы у ящериц: наличие разрывов в ряду зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками (Supraciliary granules); наличие дополнительных щитков, лежащих по обе стороны от затылочного и межтеменного щитков, либо дробление последнего (Occipital/Interparietal); наличие крупных или очень крупных центральновисочных щитков (Masseteris). Соотношение встречаемости этих признаков у скальных ящериц *Darevskia (saxicola)* на Кавказе значительно различается (см. Табл.). Наименее часто указанные состояния признаков проявляются у *D. saxicola*, а наиболее – у *D. b. myusserica*. Практически идентичными по этим признакам являются *D. b. brauneri* и *D. b. darevskii*.

Таблица.

Встречаемость (%) некоторых меристических признаков фолидоза у скальных ящериц *Darevskia (saxicola)* Кавказа

Признак	Таксон				
	<i>D. saxicola</i> (n=31)	<i>D. szczerbaki</i> (n=29)	<i>D. b. brauneri</i> (n=78)	<i>D. b. darevskii</i> (n=29)	<i>D. b. myusserica</i> (n=33)
Masseteris	9.6	17.2	35.8	34.4	81.8
Supraciliary granules	3.2	10.3	24.3	31.03	51.5
Occipital/Interparietal	0	6.8	3.8	3.4	30.3

4.3. Особенности рисунка и окраски скальных ящериц *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*

У талышских особей *D. p. hyrcanica* в окраске преобладают шоколадно-коричневые (не красные) тона, белая полоса по бокам туловища выражена слабо, чаще она того же тона, что и основной фон спины, и ярче выражена над задними конечностями. Ниже светлой полосы по бокам туловища полувзрослых и взрослых особей имеется прерванная темная полоса, или ряд пятен, не отмечающиеся у животных из других частей ареала *D. praticola*. Прижизненная окраска краевых брюшных щитков – золотисто-розовая в отличие от белой, желтой, или зеленоватой окраски в других частях ареала.

Особи *D. p. praticola* из поймы р. Кума Ставропольского края отличаются наименее контрастным рисунком и однотонностью окраски. Светлая полоса по бокам туловища часто просматривается только на уровне передних конечностей.

Самцы *D. p. loriensis* из Армении окрашены в палево-серые тона с контрастной черно-коричневой спинной полосой, с ярко выраженной белой полосой по бокам туловища, очерченной черной полосой снизу; самки – в красно-коричневые тона с менее контрастной красно-коричневой спинной полосой и менее ярко выраженной светлой боковой полосой. Для обоих полов характерно более интенсивное окрашивание в красные тона верхней части головы и шеи по сравнению с серым или светло-коричневым окрасом спины. Эта же тенденция в контрасте окрашивания наблюдается у ювенильных особей, что особенно наглядно проявляется при сравнении с особями номинативного подвида.

При изучении *Darevskia (saxicola)* был отмечен ярко выраженный половой диморфизм в окраске *D. b. myusserica* по сравнению с *D. b. brauneri* и *D. b. darevskii*. Половозрелые особи обоих полов последних имеют достаточно разнообразный набор

типов окраски и рисунка, которые могут встречаться в одной популяции. В целом для этих ящериц характерна салатная, травянисто-зеленая, светло-зеленая, голубовато-зеленая, песочная, темно-песочная, коричневатая-серая, серовато-коричневая или буровато-серая окраска верхней стороны тела самцов и самок. *D. b. myusserica* отличается статичностью типа рисунка и окраски, что особенно характерно для самок, расцветка которых наиболее консервативна: основной фон окраски верхней части тела – серый, светло-серый; середину спины покрывает нечеткий сетчатый рисунок. Как отмечал Э. Майр (1968), пространственная изоляция ограниченных популяций (ситуация с *D. b. myusserica*) ведет к уменьшению их гетерогенности и при прочих равных условиях сужает диапазон изменчивости.

Сопоставляя данные по изменчивости окраски *D. b. brauneri* и *D. b. darevskii*, мы не смогли выявить между ними отличий: указание на наличие у «*L. s. darevskii*» зеленого цвета в окраске верхней стороны тела у обоих полов (Даревский, 1967) в равной степени можно отнести и к «*L. s. brauneri*». Этот признак изредка встречается и у других форм комплекса, в том числе за пределами Кавказа. Так, в Чернореченском каньоне и на южных склонах горы Ильяс-Кая над мысом Сарыч в Крыму были добыты самки *D. lindholmi* с оливковой и буровато-зеленой окраской дорсальной поверхности тела, между тем как в норме самки этого вида окрашены сверху в коричневатую-песочные тона.

Особое внимание следует уделить аномалиям в окраске скальных ящериц. На сегодняшний день явление меланизма у ящериц комплексов зарегистрировано для четырех видов: *D. alpina*, *D. brauneri*, *D. lindholmi* и *D. pontica*. Для некоторых популяций высокая доля темноокрашенных особей может считаться нормальным явлением.

ГЛАВА 5. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *DAREVSKIA* (*CAUCASICA*) И *DAREVSKIA* (*SAXICOLA*) ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК

Среди 24 изученных последовательностей фрагмента гена COI представителей *Darevskia (caucasica)* выявлены 12 гаплотипов. Окончательное выравнивание имело длину в 630 пар нуклеотидов (пн, bp), из которых изменчивыми оказались 112, а информативными – 100. Построенные по алгоритмам NJ, ME и ML деревья показали идентичную топологию, сходные длины ветвей и статистические поддержки (Рис. 4).

Согласно полученным данным наиболее близкими таксонами оказываются *D. caucasica* и *D. daghestanica*. В целом на кладограммах можно выделить 6 клад, уровни генетической обособленности между которыми значительно различаются. По этим данным их можно объединить в четыре группы. Исследуемые образцы распределились по группам следующим образом: А – образцы с северного склона Центрального Кавказа; В – образцы с Восточного Кавказа; С – образец с Западного Кавказа; D – образцы с северного склона Центрального и Западного Кавказа. На полученных деревьях четко выделяются две линии, одна из которых связана с Центральным и Восточным Кавказом (группы А–В – *D. caucasica*–*D. daghestanica*), а вторая – с Центральным и Западным Кавказом (группы С–D – *D. alpina*).

Молекулярные данные свидетельствуют о незначительном генетическом разнообразии *D. caucasica* на исследованной территории. Это может говорить в пользу недавнего расселения вида на северном макросклоне Большого Кавказа. Надежная идентификация образцов, определенных первоначально по внешним морфологическим признакам как *D. caucasica* и *D. daghestanica*, говорит в пользу их отнесения к разным видам. Внутри *D. alpina* выделяются две группы с высокими генетическими различиями (дистанциями).

Среди 27 изученных последовательностей фрагмента гена *cyt b* представителей *Darevskia (saxicola)* выявлены 20 гаплотипов. Окончательное выравнивание имело длину в 941 пару нуклеотидов (пн), из которых изменчивыми оказались 112, а информативными – 81. Построенные по алгоритмам NJ, ME и ML деревья показали идентичную топологию,

сходные длины ветвей и статистические поддержки (Рис. 5). Интересным фактом является близость *D. saxicola* и *D. szczerbaki*. В целом на кладограммах можно выделить 10 клад, уровни генетической обособленности между которыми значительно различаются. По этим данным их можно объединить в восемь групп.

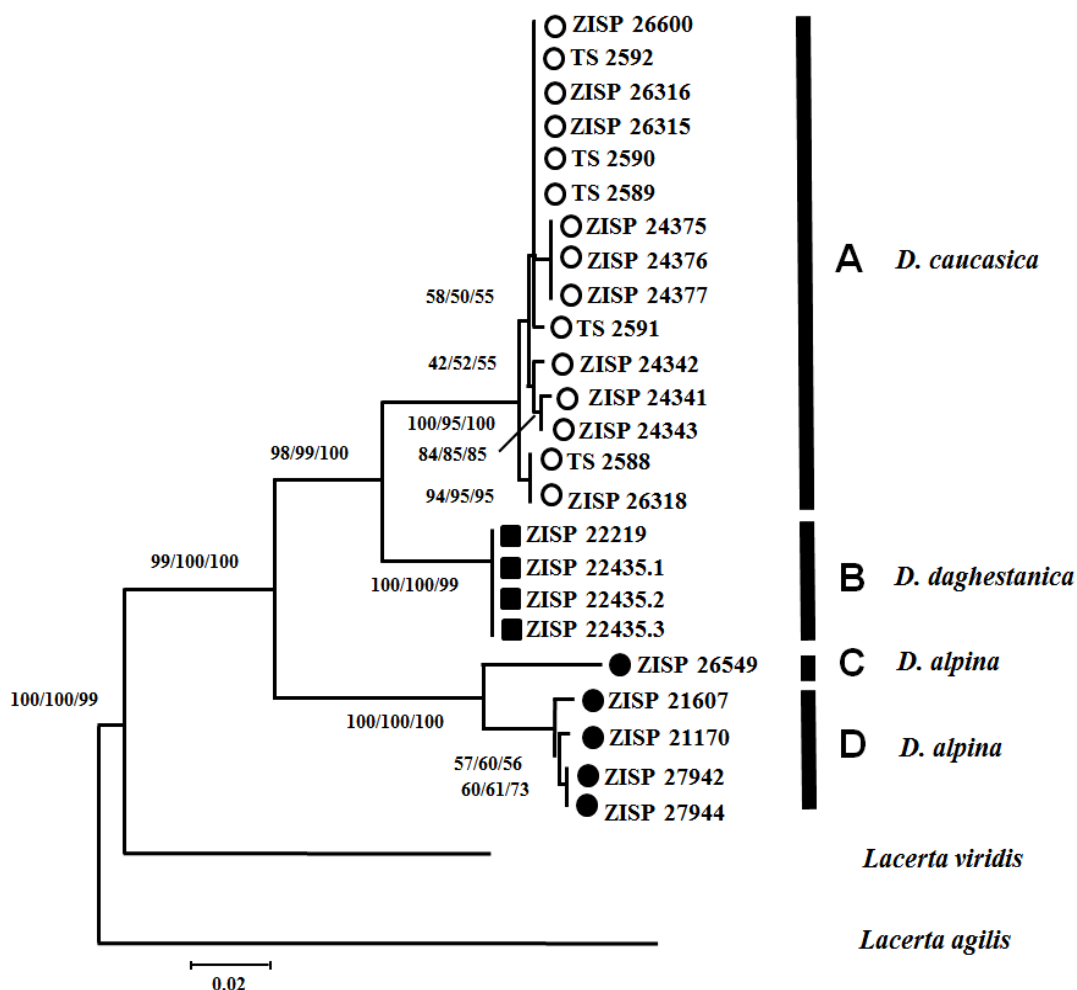


Рис. 4. ML – дерево филогенетических связей скальных ящериц *Darevskia* (*caucasica*) по данным анализа фрагмента гена COI (630 bp). Числа на ветвях – значения бутстреп-поддержек (1000 псевдорепликаций) в ML/NJ/ME анализах.

Исследуемые образцы распределились по группам следующим образом: А – образцы с юго-восточного побережья и внутренней гряды Крыма; В – образцы с юго-западного побережья Крыма; С – образец с приморского обрыва Мюссерской возвышенности Абхазии, Западный Кавказ; D – образцы с горной территории Абхазии, Западный Кавказ; Е – образцы с приморской территории Краснодарского края и горной территории Адыгеи, Западный Кавказ; F – образец из среднего течения р. Мзымта Краснодарского края и образцы с приморской территории Краснодарского края, Западный Кавказ; G – образец с территории г. Кисловодска, Северный Кавказ; H – образцы с приморской территории Краснодарского края, Западный Кавказ. На полученных деревьях четко выделяются две линии, одна из которых связана с Крымом и Западным Кавказом (группы А–F – *D. lindholmi*–*D. brauneri*), а вторая – с Северным и Западным Кавказом (группы G–H – *D. saxicola*–*D. szczerbaki*).

Молекулярные данные подтверждают первоначальную гипотезу о политипичности вида *D. brauneri*: четко выделяются четыре группы – С, D, Е и F. Первая (С) представлена образцом с территории Пицундо-Мюссерского заповедника и диагностируется по морфологическим признакам как *D. b. myusserica*. Особи, входящие в клады Е и F и

отнесенные к *L. s. darevskii* (= *D. b. darevskii*) в понимании Щербака (1962) и Даревского (1967), как и при морфологическом анализе продемонстрировали незначительные различия с *D. b. brauneri*. При этом образец с типовой территории *D. b. brauneri* (ZISP 25728) также вошел в кладу Е.

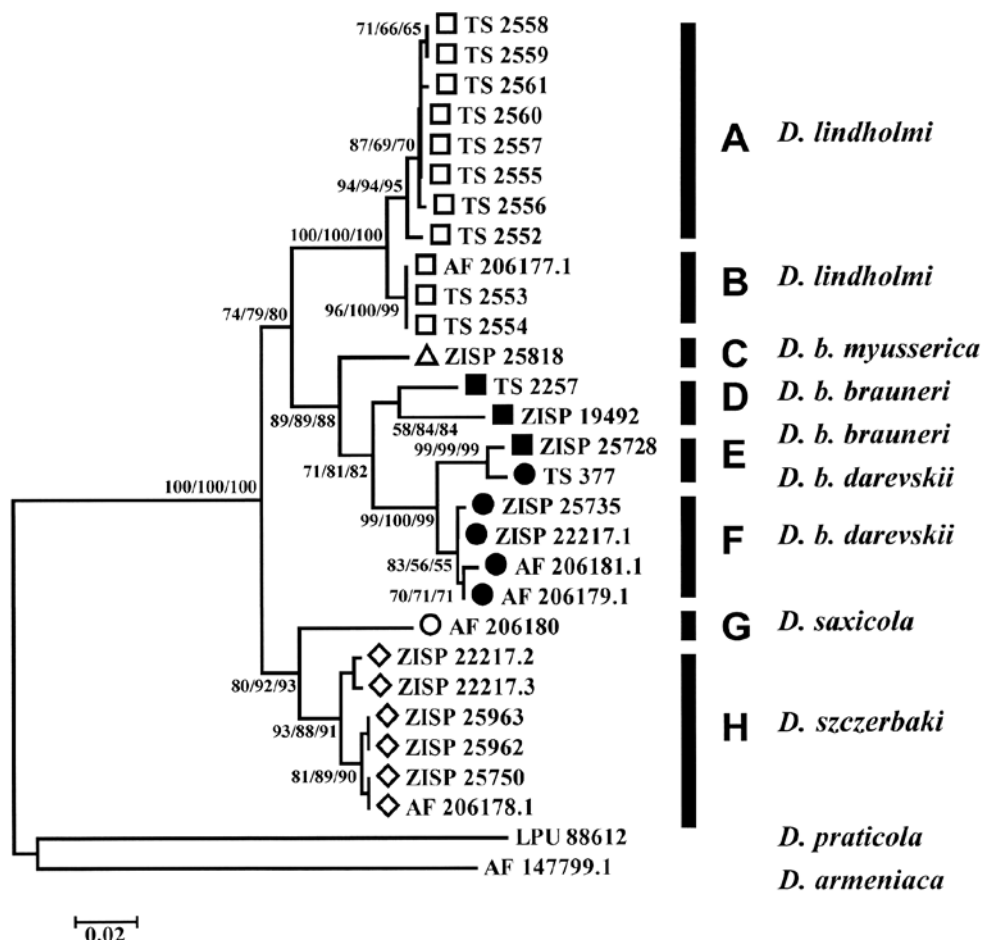


Рис. 5. ML – дерево филогенетических связей скальных ящериц *Darevskia* (*saxicola*) по данным анализа фрагмента гена *cyt b* (941 bp). Числа на ветвях – значения бутстреп-поддержек (1000 псевдореplikаций) в ML/NJ/ME анализах.

Обособленное положение от популяций *D. brauneri* продемонстрировала клада, образованная экземплярами *D. szczerbaki*. Эта форма обитает только в узкой прибрежной полосе клифа от Анапы до района Туапсе Краснодарского края. Наблюдаемая генетико-географическая структурированность этой формы, вероятно, является следствием значительной (более чем на 100 км) удаленности указанных локалитетов. Особенно интересен выявленный факт ее синтопии на мысе Идокопас с *D. b. cf. darevskii*. Обе обитающие здесь формы четко различаются как морфологически, так и генетически – по изменчивости гена *cyt b*. На основании последнего признака выборка с этой территории была распределена между двумя группами – F (ZISP 22217.1) и H (ZISP 22217.2-3).

ГЛАВА 6. СИСТЕМАТИКА *DAREVSKIA* (*PRATICOLA*), *DAREVSKIA* (*CAUCASICA*) И *DAREVSKIA* (*SAXICOLA*)

6.1. Замечания по систематике *Darevskia* (*praticola*), *Darevskia* (*caucasica*) и *Darevskia* (*saxicola*)

Таксономический статус описанной из Мехадии в Трансильванских Альпах (в настоящее время территория Румынии) *Lacerta praticola hungarica* Sobolevsky, 1930

окончательно не установлен. Большинство исследователей (Cyrén, 1933; Franzen, Heckes, 1992; Ljubisavljevic et al., 2006 и др.) на основании изучения внешней морфологии рассматривают этот таксон как младший синоним *D. pontica*. Учитывая полученные за последнее время данные по молекулярно-генетическим взаимоотношениям ящериц комплекса, морфологической изменчивости и особенностям их ареалов, мы считаем возможным ревалидизировать описанный Соболевским таксон в ранге подвида – *Darevskia pontica hungarica* (Sobolevsky, 1930).

Отрицание валидности *D. caucasica vedenica* и видового статуса *D. daghestanica* (Кузьмин, Семенов, 2006) представляется нелогичным. Наряду с накоплением биохимических и молекулярно-генетических данных, важную роль в придании видового ранга кавказской и дагестанской ящерицам сыграло изучение взаимоотношений этих форм в зоне перекрытия ареалов, где не были обнаружены даже единичные особи с промежуточными фенотипами, имеющие гипотетически гибридное происхождение (Ройтберг, 1999; Лотиев, Доронин, 2011). С позиций биологической концепции вида (Майр, 1971) полученные данные совместимы лишь с признанием видового статуса симпатричных форм.

Обособленное положение *D. szczerbaki* на полученных филогенетических деревьях и выявленное симпатрическое обитание с *D. brauneri* в районе мыса Идокопас можно рассматривать как дополнительное свидетельство в пользу ее видового статуса.

Обращаясь к систематическому положению и истории описания *L. s. darevskii*, уместно отметить, что Щербак (1962) не сравнивал ее с ранее описанной Мехели ящерицей Браунера: согласно его данным ареал *L. s. darevskii* охватывает Краснодарский край и Абхазию, включая типовую территорию *L. s. brauneri*. Даревский, не оспаривая валидность этого подвида, отмечал сходство особей *L. s. brauneri* из района Красной Поляны с *L. s. darevskii*, считая это результатом их гибридизации (Даревский, 1967).

Предложенные Даревским (1967) в ключе для определения подвидов *L. saxicola* меристические и метрические признаки указанных форм значительно перекрываются, а такой качественный признак, как степень вогнутости швов между предлобными и лобным щитками, по нашим данным, не имеет значения для их разграничения. Мы не смогли выявить между ними отличий и в окраске.

Учитывая морфологическую и молекулярно-генетическую близость обеих форм, можно заключить, что ящерица Даревского не является валидным таксоном, и тринomen *Lacerta saxicola darevskii* (= *D. brauneri darevskii*) – младший синоним *Lacerta saxicola brauneri* (= *D. b. brauneri*).

6.2. Ревизия типовых экземпляров скальных ящериц *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*

Darevskia (praticola)

По современным представлениям (Орлова, 1978; Tuniyev et al., 2011, 2013) в объеме комплекса были описаны следующие таксоны: *Lacerta praticola* Eversmann, 1834: 345, tab. XXX, fig. 2 (место хранения голотипа (по монотипии) неизвестно), *Lacerta vivipara stenolepis* Nikolsky, 1911: i (голотип по монотипии – ZISP 7203), *Lacerta praticola pontica* Lantz et Cyrén, 1918: 194 (показано, что описание подвида было опубликовано Ланцем и Сиреном не в 1919 г., а в 1918 г.; лектотип – ZISP 22853), *Lacerta praticola hungarica* Sobolevsky, 1930: 6 (известно только место хранения одного паралектотипа – ZMMU R 2538), *Lacerta plicata* Bartenyev et Reznikova, 1931: 268 (место хранения голотипа (по монотипии) неизвестно), *Darevskia praticola hyrcanica* Tuniyev, Doronin, Kidov et Tuniyev, 2011: 304, fig. 7 (голотип – SNP 1473.5, паратипы – SNP 1473.1-19, ZISP 12301, ZISP 12630, ZISP 12632, ZISP 12633, ZISP 12634, ZISP 12635), *Darevskia praticola loriensis* Tuniyev, Doronin, Tuniyev, Aghasyan, Kidov et Aghasyan, 2013: 229, fig. 6 (голотип – SNP 1568.9, паратипы – SNP 1569.1-19, ZISP 17075).

Darevskia (caucasica)

По современным представлениям (Darevsky, Roitberg, 1999; Arnold et al., 2007; Лотиев, Доронин, 2011) в объеме комплекса были описаны следующие таксоны: *Lacerta saxicola* Subsp. *gracilis* Méhely, 1909: 555 (лектотип – GNM 263), *Lacerta caucasica* Méhely, 1909: 560 (лектотип – SMF 12069), *Lacerta caucasica alpina* Darevsky, 1967: 118, рис. 50, фото. 25 (голотип – ZISP 17942, паратипы – ZISP 17432.1-26), *Lacerta caucasica vedenica* Darevsky et Roitberg, 1999: 209, fig. 2-4 (голотип – ZISP 17744.1, паратипы – ZISP 17744.2-40).

Darevskia (saxicola)

По современным представлениям (Arnold et al., 2007; Доронин, 2011в; Доронин и др., 2013) в объеме комплекса были описаны следующие таксоны: *Lacerta saxicola* Eversmann, 1834: 349, tab. XXX, fig. 1 (неотип – ZISP 25731), *Lacerta saxicola* Var *Brauneri* Méhely, 1909: 509 (лектотип – ZISP 16352), *Lacerta saxicola lindholmi* Szczerbak, 1962: 1378, рис. 1–3 (установлен автор и год валидного описания; *Lacerta saxicola lindholmi* Lantz et Cyrén, 1936 – nomen nudum; лектотип – NMNH 2057/14097), *Lacerta saxicola darevskii* Szczerbak, 1962: 1380, рис. 5–6 (голотип – NMNH Re 1/1, паратипы – NMNH Re 1/2-93), *Lacerta saxicola szczerbaki* Lukina, 1963: 57, рис. 1–2 (место хранения голотипа неизвестно; в каталоге NMNH (Писанец, 2001) указаны 11 экз. паратипов – Re 2/1–2/13; нами были обнаружены еще 76 паратипов – Re 2/14–2/90, а также 5 паратипов в коллекции ZISP – 17968.1-5), *Darevskia brauneri myusserica* Doronin, 2011: 248, рис. 2 (голотип – ZISP 25964, паратипы – ZISP 24397, 25816–25818, 25965–25971).

ГЛАВА 7. АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ

DAREVSKIA (PRATICOLA), DAREVSKIA (CAUCASICA) И DAREVSKIA (SAXICOLA)

D. pontica известна из 231 локалитета на территории Абхазии (Гагрский, Гудаутский, Гулрыпшский, Сухумский р-ны, г. Гагра, г. Гудаута и г. Сухум), России (Адыгея: Гиагинский, Красногвардейский, Майкопский, Тахтамукайский, Шовгеновский р-ны и г. Майкоп; Карачаево-Черкесия: Абазинский, Карачаевский и Урупский р-ны; Краснодарский край: Абинский, Адлерский, Апшеронский, Гулькевичский, Динской, Кавказский, Кореновский, Красноармейский, Крымский, Курганинский, Лазаревский, Мостовской, Новокубанский, Славянский, Тбилисский, Темрюкский, Тимашевский, Туапсинский, Усть-Лабинский, Хостинский р-ны, г. Адлер, г. Анапа, г. Армавир, г. Горячий Ключ, г. Геленджик, г. Краснодар, г. Новороссийск, г. Сочи и г. Туапсе; Ставропольский край: Кочубеевский, Шпаковский р-ны и г. Ставрополь) (Рис. 6).

D. praticola praticola – 196 локалитетов на территории Азербайджана (Белоканский, Закатальский и Кахский р-ны), Грузии (Кахетия, Квемо-Картли, Мцхета-Мтианети, Самце-Джавахети, Имеретия, Шида-Картли и г. Тбилиси), России (Дагестан: Ахтынский, Казбековский, Карабудахкентский, Кизилюртовский, Кизлярский, Кумторкалинский, Новолакский и Хасавюртовский р-ны; Кабардино-Балкария: Зольский, Прохладненский, Черекский р-ны и г. Нальчик; Карачаево-Черкесия: Малокарачаевский и Майский р-ны; Северная Осетия-Алания: Алагирский, Дигорский, Кировский, Моздокский, Правобережный, Пригородный, Ирафский р-ны и г. Владикавказ; Ставропольский край: Буденовский, Георгиевский, Кировский, Курский, Минераловодский, Предгорный, Советский р-ны, г. Ессентуки, г. Кисловодск и г. Пятигорск; Ингушетия: Малгобекский, Сунженский р-ны и г. Малгобек; Чечня: Грозненский, Гудермесский, Надтеречный, Шелковской р-ны и г. Грозный), Южной Осетии (Джавский, Цхинвальский р-ны и г. Цхинвал).

D. praticola hyrcanica – 15 локалитетов на территории Азербайджана (Астаринский, Лерикский и Масаллинский р-ны) и Ирана (Гилян).

D. praticola loriensis – 29 локалитетов на территории Армении (Гегаркуник, Лори, Тавуш и Ширак).

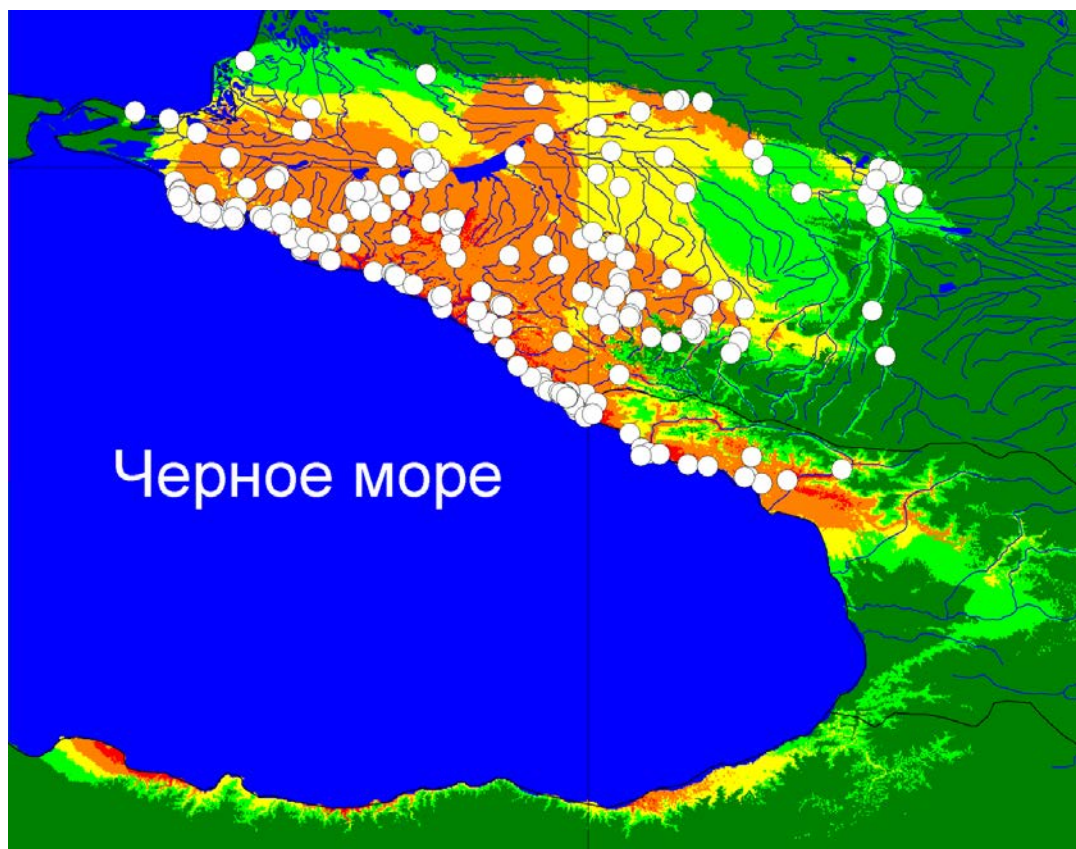


Рис. 6. Карта прогнозируемой области географического распространения *Darevskia pontica* на Кавказе и сопредельной территории, построенная с применением программы Maxent 3.3.3k. Области с красной (очень высокая), оранжевой (высокая), желтой (средняя) и светло-зеленой (низкая вероятность) заливкой – предполагаемые подходящие территории; белые точки – места находок.

D. alpina – 115 локалитетов на территории Абхазии (Гагрский, Гудаутский и Сухумский р-ны), России (Адыгея: Майкопский р-н; Кабардино-Балкария: Зольский и Эльбрусский р-ны; Карачаево-Черкесия: Зеленчукский, Карачаевский и Урупский р-ны; Краснодарский край: Апшеронский, Мостовской р-ны, г. Сочи) и Южной Осетии (Лениногорский р-н).

D. caucasica caucasica – 187 локалитетов на территории Азербайджана (Белоканский, Габалинский, Закатальский, Евлахский, Хахский, Кубинский, Кусарский, Исмаиллинский, Нухинский и Шамкирский р-ны), Грузии (Кахетия, Мцхета-Мтианети, Рача-Лечхуми и Квемо-Сванети, Самегрело – Земо-Сванети), России (Дагестан: Докузпаринский, Рутульский, Тляртинский и Цумадинский р-ны; Кабардино-Балкария: Черекский, Чегемский и Эльбрусский р-ны; Северная Осетия-Алания: Алагирский, Ирафский, Пригородный р-ны, г. Владикавказ; Ингушетия: Джейрахский, Сунженский р-ны) и Южной Осетии (Дзауский, Цхинвальский р-ны).

D. caucasica vedenica – 13 локалитетов на территории России (Ингушетия: Сунженский р-н; Чечня: Веденский р-н).

D. daghestanica – 113 локалитетов на территории Азербайджана (Габалинский р-н, а также Закатальский и Огузский р-ны, нуждающиеся в специальном изучении), Грузии (Мцхета-Мтианети), России (Дагестан: Агульский, Акушинский, Ахвахский, Ахтынский, Ботлихский, Буйнакский, Гумбетовский, Гунибский, Дахадаевский, Докузпаринский, Казбековский, Карабудахкентский, Кулинский, Кумторкалинский, Курахинский, Лакский, Левашинский, Новолакский, Рутульский, Сергокалинский, Табасаранский, Тляртинский, Унцукульский, Хивский, Хунзахский, Цумадинский, Цунтинский, Чародинский,

Шамилский р-ны и г. Махачкала; Северная Осетия-Алания: г. Владикавказ; Ингушетия: Джейрахский р-н; Чечня: Веденский, Итум-Калинский, Шатойский р-ны) и Южной Осетии (Дзауский р-н).

В работе были использованы данные по 73 точкам находок *D. b. brauneri* и 153 точкам находок *D. b. darevskii*. Первый подвид обнаружен на территории Абхазии (Гагрский, Гудаутский, Гулрыпшский, Сухумский, Ткуарчалский р-ны, г. Гагра, г. Гудаута, г. Сухум), Грузии (Рача-Лечхуми и Квемо-Сванетия, Самегрело и Земо-Сванетия), России (Адыгея: Майкопский р-н; Карачаево-Черкесия: Карачаевский Урупский р-ны; Краснодарский край: Адлерский, Лазаревский, Хостинский р-ны), Южной Осетии (Дзауский р-н), а второй – России (Адыгея: Майкопский р-ны, г. Майкоп; Карачаево-Черкесия: Зелечукский, Карачаевский, Урупский р-ны; Краснодарский край: Абинский, Адлерский, Апшеронский, Крымский, Лабинский, Лазаревский, Северский, Туапсинский р-ны, г. Адлер, г. Анапа, г. Геленджик, г. Горячий Ключ, г. Новороссийск, г. Сочи, г. Туапсе).

D. brauneri myusserica – 7 локалитетов на территории Абхазии (г. Гагра и Гагрский р-н).

D. lindholmi – 194 локалитета на территории России (Республика Крым: Алуштинский, Судакский, Феодосийский, Ялтинский горсоветы, Бахчисарайский, Белогорский, Кировский, Симферопольский р-ны, г. Бахчисарай, г. Симферополь, г. Судак, г. Феодосия; г. Севастополь).

D. saxicola – 92 локалитета на территории России (Кабардино-Балкария: Зольский, Чегемский, Эльбрусский р-ны; Карачаево-Черкесия: Зеленчукский, Карачаевский, Малокарачаевский, Урупский, Хабезский р-ны, г. Карачаевск; Краснодарский край: Мостовской р-н; Ставропольский край: Александровский, Предгорный р-ны, г. Кисловодск).

D. szczerbaki – 18 локалитетов на территории России (Краснодарский край: Туапсинский р-н, г. Анапа, г. Геленджик, г. Новороссийск).

При моделировании областей распространения в программе Maxent для всех изученных видов были получены хорошие результаты производительности модели потенциального распределения (индекс AUC). Полученные карты по этим данным надежно характеризуют особенности распространения скальных ящериц и позволяют нам дать свои замечания и дополнения по каждому из них.

Территория наиболее вероятного обитания (= обнаружения) *D. pontica* расположена в пределах Черноморского побережья России и Абхазии, а также среднего течения р. Кубань (вероятно обнаружение вида в пределах провинции Самсун, Гиресун и Трабзон Турции) (Рис. 6); *D. p. praticola* – на северном склоне Лесистого хребта и Кабардинской наклонной равнине, в регионе Кавказских Минеральных вод и пойме р. Кума, а в Закавказье – большей частью в пределах региона Мцета-Мтианети и Кахетии в Грузии (новые находки ожидаемы на Южно-Грузинском нагорье); *D. p. hyrcanica* – в пределах Талышских гор и сопредельных районов Эльбурса (находки возможны в районе дельты р. Самур); *D. p. loriensis* – в пределах центральной части Малого Кавказа (новые находки ожидаемы на Гегамском хребте и в С.-З. Азербайджане); *D. alpina* – в пределах Западного Кавказа на хребтах Аишха, Ачишхо, Бзыбском и Гагрском (новые находки ожидаемы на Абхазском, Кодорском, Рачинском, Лечхумском и Сванетском хребтах); *D. c. caucasica* – в пределах Центрального Кавказа, в частности в Казбекско-Кельском вулканическом районе; *D. c. vedenica* – в пределах Ингушетии (новые находки ожидаемы в пределах Дагестана); *D. daghestanica* – в пределах Дагестана (новые находки ожидаемы на севере Азербайджана); *D. b. brauneri* – в пределах Абхазии и сопредельных районов Краснодарского края; аналогично для *D. b. darevskii* это – Краснодарский край и Абхазия. Сколько-нибудь существенные географические барьеры между ареалами этих подвидов отсутствуют, а области распространения обеих форм вписываются в границы Колхидской биогеографической провинции, что еще раз говорит об отнесении этих форм к одному

подвиду (в целом ареал вида может достигать Месхетского хребта); область возможного распространения *D. b. myusserica* охватывает приморскую территорию Абхазии и сопредельные районы России; *D. lindholmi* – на склонах Яйлы (возможно, обитает на южном берегу Керченского полуострова на горе Опук); *D. saxicola* – в центральной части Северного Кавказа в пределах республик Карачаево-Черкесия и Кабардино-Балкария, юга Ставропольского края (находки возможны в Дигорском ущелье, Верхней Сванетии и верховьях р. Кодор); подходящие для обитания *D. szczerbaki* территории были выявлены на Таманском полуострове и на южном побережье Керченского полуострова, но отсутствие здесь клифа исключает возможность ее обитания севера-западнее г. Анапа.

Представлены результаты анализа значения вкладов биоклиматических параметров в построение моделей распространения скальных ящериц; приводятся сведения о современном изменении области их распространения.

Замечания по новым находкам скальных ящериц

Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)

D. pontica найдена на Кубано-Приазовской низменности. Вероятно, популяции здесь представляют собой изоляты, свидетельствующие о более широком распространении в прошлом пойменных лесов р. Кубань и ее притоков.

D. praticola обнаружена на территории Южной Осетии, в том числе в Юго-Осетинском государственном заповеднике. Примечателен выявленный факт симбиотопии *D. derjugini* и *D. praticola* на этой территории.

В ZISP (14412. 1-2) имеются 2 экз. *D. alpina*, пойманные в окрестности с. Земо Бачиани (= Верхний Багин) Южной Осетии. Локалитет расположен в отрыве от известной восточной границы ареала вида на южном макросклоне Главного Кавказского хребта (верховья р. Бзыбь, Абхазия) более чем на 280 км. Обнаружение *D. alpina* говорит о необходимости ее поисков в Закавказье к западу от верховьев р. Ксанки на Рачинском, Лечхумском и Сванетском хребтах.

В ходе нашей экспедиции в Кабардино-Балкарии в урочище Джилы-Су нами была обнаружена популяция этого вида. Новая крайняя северо-западная точка и первая находка *D. alpina* на северных склонах Эльбруса свидетельствует об отсутствии изоляции популяций на склонах Эльбруса.

Известный ареал *D. c. vedenica* охватывает бассейн р. Хулхулау и, вероятно, р. Басс, к северу от Андийского хребта. Однако проведенный нами анализ внешней морфологии выборки *D. caucasica* из верховий р. Фортанги (Ингушетия) показал, что ареал веденской ящерицы значительно шире, чем предполагалось ранее: серия из 12 ящериц, собранная в 5–7 км В. с. Верхний Алкун, соответствует диагнозу *D. c. vedenica*.

В Закавказье восточную границу ареала *D. brauneri* проводили по Верхней и Нижней Сванетии, а также Мегрельскому хребту (Даревский, 1967; Банников и др., 1977). В коллекции ZISP (19433.1-10) имеется сбор этого вида, сделанный в окрестностях оз. Эрцо в Южной Осетии. Вероятно, эта находка указывает на нахождение в верховьях рек Квирилы и Джоджоры еще одного рефугиума колхидской герпетофауны.

При изучении выборки *D. rudis svanetica* (ZISP 19434), собранной в районе впадения р. Лухунисцкале в р. Рион (Грузия), в ней был выявлен половозрелый самец *D. brauneri* (новый № ZISP 25975). Помимо уточнения юго-восточной границы распространения вида, эта находка является новым случаем симпатрии двух указанных видов.

ГЛАВА 8. ОХРАНА СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ *DAREVSKIA (PRATICOLA)*, *DAREVSKIA (CAUCASICA)* И *DAREVSKIA (SAXICOLA)*

В главе дается обзор природоохранной деятельности (на международном, национальном и региональном уровнях), направленной на сохранение популяций скальных ящериц. Наиболее уязвимыми для антропогенного воздействия в исследованных комплексах признаны *D. alpina*, *D. brauneri myusserica* и *D. szczerbaki*. Приведены рекомендации для их охраны.

ГЛАВА 9. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ *DAREVSKIA (PRATICOLA)*, *DAREVSKIA (CAUCASICA)* И *DAREVSKIA (SAXICOLA)*

Показательно, что в составе *Darevskia (saxicola)* представлены сравнительно ксерофильные и термофильные узкоареальные маритимальные формы, такие как *D. szczerbaki* и *D. b. myusserica* (Доронин, 2011в), а также *D. lindholmi* – менее специализированный крымский эндемик, распространение которого в настоящее время не ограничивается одним лишь побережьем.

Становление этих таксонов, вероятно, было сопряжено с эволюцией семиаридных средиземноморских прибрежных ландшафтов. Обособление общего предка *Darevskia (saxicola)* от гипотетической южной мезофильной лесной формы [«западной ветви малоазиатских вселенцев» (Даревский, 1967: 197)] логично связывать с рубежом миоцена и плиоцена (поздний понт, 7.3–5.3 млн. л.н.), либо с киммерийским веком плиоцена (5.3–3.6 млн. л.н.) [именно на этот период приходятся весьма значительные аридизация и континентализация климата (Чепалыга, 1987)], а радиация всех входящих в него современных видов приурочена к акчагыльскому веку, соответствующему пьяненскому (3.6–2.6 млн. л.н.) и гелазскому (2.6–1.87 млн. л.н.) ярусам. Внутривидовая дифференциация *D. brauneri*, по-видимому, имеет плейстоценовый возраст; отдельно приводится сценарий становления подвидов.

В работе подробно описывается первая и единственная на сегодняшний день достоверная палеонтологическая находка *Darevskia* sp. – *Darevskia* sf. *brauneri*, происходящая из плейстоценового местонахождения Кавказа – пещеры Мезмайская.

Согласно полученным данным *D. lindholmi* не является столь базальной и архаичной формой, как на это указывал ряд авторов. Проникновение в Крым предковой для вида формы могло произойти в начале четвертичного периода по континентальной горнолесной перемычке, напрямую связывавшей северо-западную оконечность Главного Кавказского хребта с Крымскими горами (Андреев, 2010).

Мы склоняемся к мысли о параллельном становлении в раннем плиоцене от анцестрального предка нескольких линий *Darevskia (praticola)* и *Darevskia (caucasica)* вокруг Большого Кавказа: на Западном Кавказе могла происходить дивергенция *D. alpina* в перигляциальных районах средних поясов и *D. pontica* – в рефугиумах предгорных поясов. Аналогично на Центральном и Восточном Кавказе могла происходить дивергенция *D. caucasica* в среднегорье и *D. praticola* – в предгорьях. Наблюдаемый в настоящее время стык границ ареалов *D. pontica* и *D. praticola* в Центральном Предкавказье может объясняться историей становления ландшафтов и биоты северного склона Большого Кавказа.

ВЫВОДЫ

1. У видов изученных комплексов скальных ящериц выявлены половой диморфизм и географическая изменчивость в признаках внешней морфологии. Наиболее важными для их диагностики являются особенности фолидоза головы. Обнаружены меж- и внутривидовые различия по морфометрическим признакам, окраске и рисунку тела.

2. При филогенетическом анализе исследуемые образцы *Darevskia (caucasica)* распределились на группу северного склона Центрального Кавказа (*D. caucasica*), Восточного Кавказа (*D. daghestanica*), Западного Кавказа (*D. alpina*), северного склона Центрального и Западного Кавказа (*D. alpina*). Надежная идентификация и значимые генетические различия образцов *D. caucasica* и *D. daghestanica* говорят в пользу их отнесения к разным видам. Внутри *D. alpina* выявлены две группы с высокими генетическими различиями (дистанциями). Внутри *Darevskia (saxicola)* описаны две линии, одна из которых связана с Крымом и Западным Кавказом (*D. lindholmi*–*D. brauneri*), а вторая – с Северным и Западным Кавказом (*D. saxicola*–*D. szczerbaki*).

3. В результате проведения номенклатурной ревизии выделены лектотипы *Lacerta praticola pontica*, *L. saxicola brauneri*, *L. saxicola daghestanica*, *L. saxicola lindholmi* и неотип *L. saxicola*; уточнены типовые местонахождения, годы и авторы описания ряда таксонов.

4. Установлено, что изученные надвидовые комплексы включают следующие валидные таксоны: *Darevskia (praticola)* – *D. pontica pontica*, *D. pontica hungarica*, *D. praticola praticola*, *D. praticola hyrcanica*, *D. praticola loriensis*; *Darevskia (caucasica)* – *D. alpina*, *D. caucasica caucasica*, *D. caucasica vedenica*, *D. daghestanica*; *Darevskia (saxicola)* – *D. brauneri brauneri*, *D. brauneri myusserica*, *D. saxicola*, *D. szczerbaki*, *D. lindholmi*. *Lacerta saxicola darevskii* рассматривается как младший синоним *Lacerta saxicola brauneri*.

5. Впервые составлены точные кадастры находок (1443 локалитетов) и ГИС-карты ареалов видов, надежно характеризующие особенности их распространения; выявлена структура ареалов, современные тенденции их изменения и факторы, влияющие на распространение скальных ящериц. Рекомендовано проводить охранные мероприятия международного и национального уровня с целью сохранения популяций *D. alpina*, *D. brauneri myusserica* и *D. szczerbaki*, в особенности на типовых территориях.

6. Обнаружена первая и единственная на сегодняшний день достоверная палеонтологическая находка *Darevskia* sp. – *Darevskia* sf. *brauneri* из плейстоценового местонахождения, пещеры Мезмайской. Предложена гипотеза формирования видов комплексов, согласно которой обособление их общего предка от гипотетической формы логично связывать с рубежом миоцена и плиоцена, либо с киммерийским веком плиоцена, а радиацию современных видов – с акчагыльским веком, соответствующим пьяненскому и гелазскому ярусам. Предполагается параллельное становление в раннем плиоцене нескольких линий *Darevskia (praticola)* и *Darevskia (caucasica)* вокруг Большого Кавказа. В конце понтического века мог произойти разрыв первичного ареала по периферии Кавказского полуострова предка современных форм *Darevskia (saxicola)* и последующее становление в средиземноморских ландшафтах Черноморского побережья, вдоль сохранившегося клифа, *D. szczerbaki*, а по куэстам Северного Кавказа – *D. saxicola*.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Tuniyev S.B., **Doronin I.V.**, Kidov A.A., Tuniyev B.S. Systematic and geographical variability of meadow lizard, *Darevskia praticola* (Reptilia: Sauria) in the Caucasus // Russian Journal of Herpetology. – 2011. – Vol. 18, № 4. – P. 295–316.
2. **Доронин И.В.** О случаях меланизма у ящериц рода *Darevskia* // Зоологический журнал. – М., 2012. – Т. 91, № 11. – С. 1420–1427.
3. Tuniyev S.B., **Doronin I.V.**, Tuniyev B.S. Aghasyan A.L., Kidov A.A., Aghasyan L.A. New subspecies of Meadow Lizard, *Darevskia praticola loriensis* ssp. nov. (Sauria: Lacertidae) from Armenia // Russian Journal of Herpetology. – 2013. – Vol. 20, № 3. – P. 223–237.
4. **Doronin I.V.**, Lotiev K.J. Geographic Distribution: *Darevskia alpina* (Alpine Lizard) // Herpetological Review. – 2013. – Bd. 44, № 4. – P. 625.
5. **Doronin I.V.** Geographic Distribution: *Darevskia pontica* (Pontic Lizard) // Herpetological Review. – 2014. – Bd. 45, № 2. – P. 282.
6. Golynsky E.A., **Doronin I.V.** *Darevskia brauneri* (Brauner's Rock Lizard). Diet. // Herpetological Review. – 2014. – Bd. 45, № 3. – P. 495.
7. Skorinov D.V., **Doronin I.V.**, Kidov A.A., Tuniyev B.S., Litvinchuk S.N. Distribution and conservation status of the Caucasian newt, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) // Russian Journal of Herpetology. – 2014. – Vol. 21, № 4. – P. 251–268.

Статьи в других научных изданиях:

8. **Доронин И.В.** К структуре герпетокомплексов Центрального Предкавказья // Фауна Ставрополя. – Ставрополь, 2005. – Вып. 13. – С. 20–25.
9. **Доронин И.В.** Изменения и дополнения к Красной книге Ставропольского края: амфибии и рептилии // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сборник научных трудов. – Тольятти, 2006. – Вып. 9. – С. 34–45.
10. **Доронин И.В.** Михаил Федорович Тертышников (к 70-летию со дня рождения) // Ставропольский хронограф 2007. Краеведческий сборник. – Ставрополь, 2007. – С. 242–247.
11. **Доронин И.В.** Михаил Федорович Тертышников и его вклад в изучение ящериц Северного Кавказа (к 70-летию со дня рождения ученого) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – Самара, 2009. – Т. 18, № 1. – С. 218–222.
12. **Доронин И.В.** Галина Пантелеймоновна Лукина (к 80-летию со дня рождения) // Современная герпетология. – 2010. – Т. 10, вып. 1/2. – С. 67–72.
13. **Доронин И.В.** Описание нового подвида скальной ящерицы *Darevskia brauneri tyusserica* ssp. nov. из Западного Закавказья (Абхазия) с комментариями по систематике комплекса *Darevskia saxicola* // Труды Зоологического института РАН. – СПб., 2011. – Т. 315, № 3. – С. 242–262.
14. Лотиев К.Ю., **Доронин И.В.** Веденская ящерица, *Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999): история изучения, систематическое положение, распространение // Современная герпетология. – 2011. – Т. 11, вып. 1/2. – С. 48–54.
15. **Доронин И.В.** Обзор типовых экземпляров скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* (Sauria: Lacertidae) // Труды Зоологического института РАН. – СПб., 2012. – Т. 316, № 1. – С. 22–39.
16. **Доронин И.В.**, Ермолина Л.П. Герпетологическая коллекция Зоологического музея Ставропольского государственного университета. 2. Рептилии (Reptilia). Роль различных исследователей в ее формировании // Современная герпетология. – 2012. – Т. 12, вып. 1/2. – С. 27–39.
17. **Доронин И.В.** Использование геоинформационных систем для анализа распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* (Sauria: Lacertidae) // Современная герпетология. – 2012. – Том 12, вып. 3/4. – С. 91–122.
18. **Доронин И.В.**, Туниев Б.С., Кукушкин О.В. Дифференциация и систематика скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* (Sauria: Lacertidae) по данным морфологического и молекулярного анализов // Труды Зоологического института РАН. – СПб., 2013. – Т. 317, № 1. – С. 54–84.
19. **Доронин И.В.** Новые находки скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1997 (Sauria: Lacertidae) на Кавказе // Труды Зоологического института РАН. – СПб., 2013. – Т. 317, № 3. – С. 282–291.
20. Кукушкин О.В., **Доронин И.В.** Особенности распространения редких аберраций окраски у крымской ящерицы, *Podarcis tauricus* (Sauria, Lacertidae) в Крыму // Труды Зоологического института РАН. – СПб., 2013. – Т. 317, № 4. – С. 474–493.
21. Ананьева Н.Б., **Доронин И.В.** Илья Сергеевич Даревский: 90 лет со дня рождения // Труды Зоологического института РАН. – СПб., 2014. – Т. 318, № 4. – С. 326–338.
22. **Доронин И.В.**, Барабанов А.В. Илья Сергеевич Даревский (1924–2009): библиография (1938–2014) // Труды Зоологического института РАН. – СПб., 2014. – Т. 318, № 4. – С. 339–370.
23. **Доронин И.В.** Обзор типовых экземпляров скальных ящериц комплекса *Darevskia (caucasica)* (Sauria: Lacertidae) // Труды Зоологического института РАН. – СПб., 2014. – Т. 318, № 4. – С. 371–381.

Статьи и тезисы в сборниках материалов научных конференций:

24. **Доронин И.В.** Биотопическая приуроченность, плотность населения и охрана фоновых видов рептилий Центрального Предкавказья // Материалы первой ежегодной научной конференции студентов и аспирантов базовых кафедр Южного научного центра РАН. – Ростов-на-Дону, 2005. – С. 305–307.
25. **Доронин И.В.** К вопросам о герпетофауне пойменных лесов Центрального Предкавказья и зоогеографическом районировании // Материалы второй ежегодной научной конференции студентов и аспирантов базовых кафедр Южного научного центра РАН. – Ростов-на-Дону, 2006. – С. 18–20.
26. **Доронин И.В.** Территории Ставропольского края, перспективные для охраны батрахо- и герпетофауны // III Международная научно-практическая конференция «Проблемы экологической безопасности и сохранение природно-ресурсного потенциала». Материалы конференции. – Ставрополь: Краевые сети связи, 2006. – С. 77–80.
27. **Доронин И.В.** Задачи охраны амфибий и рептилий в Ставропольском крае // Третья ежегодная научная конференция студентов и аспирантов базовых кафедр Южного научного центра РАН: Тезисы докладов. – Ростов-на-Дону, 2007. – С. 16–17.
28. **Доронин И.В.** Территории Ставропольского края, перспективные для охраны батрахо- и герпетофауны. Сообщение 2 // Материалы международной научно-практической конференции «Проблемы экологической безопасности и сохранение природно-ресурсного потенциала». – Ставрополь: «Полиграфсервис», 2007. – С. 112–115.
29. **Доронин И.В.** История формирования и состав герпетологической коллекции Ставропольского государственного краеведческого музея. Сообщение 2 // Третьи Прозрителевские чтения. Сборник материалов научно-практической конференции. – Ставрополь, 2007. – С. 84–89.
30. **Доронин И.В.** Материалы по распространению редких видов амфибий и рептилий Западного Кавказа и Предкавказья // Вопросы герпетологии. Материалы съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – СПб., 2008. – С. 105–111.
31. **Доронин И.В.** Новые поступления в зоологическую коллекцию Ставропольского государственного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Праве // Прозрителевские чтения: Сборник материалов научно-практической конференции. – Ставрополь, 2008. – Вып. 4. – С. 174–178.
32. **Доронин И.В., Шевченко Н.Е.** К вопросу об охране биологического разнообразия приустьевно-пойменной зоны среднего течения реки Кумы // Материалы X Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Назрань, 2009. – С. 367–369.
33. **Доронин И.В.** Материалы по экологии амфибий и рептилий г. Ставрополя // V ежегодная научная конференция студентов и аспирантов базовых кафедр Южного научного центра РАН: Тезисы докладов. – Ростов-на-Дону, 2009. – С. 15–17.
34. Lotiev K.J., **Doronin I.V.** About Systematic Position and Distribution of Caucasian Rock Lizard *Darevskia caucasica vedenica* (Darevsky et Roitberg, 1999) // 7th International symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin. Palma, Balearic Islands. Spain, 06–09 September 2010. – 2010. – P. 47.
35. **Доронин И.В.** К вопросу о систематике и распространении ящериц комплекса (complex) *Darevskia saxicola* // Отчетная научная сессия по итогам работ 2010 г. Тезисы докладов 12–14 апреля 2011 г. – СПб.: Зоологический институт РАН, 2011. – С. 16–17.
36. **Доронин И.В.** Анализ распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia saxicola* на Кавказе (опыт применения программы Maxent) // Материалы Международной научной конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа» (26–29 сентября 2011 года, Ереван, Армения). – Ереван, 2011. – С. 136–140.

37. **Доронин И.В.** Вклад П.А. Резника и Н.К. Верещагина в изучение амфибий и рептилий Северного Кавказа // Прозрителевские чтения: Сборник материалов научно-практической конференции. – Ставрополь, 2011. – Вып. 5. – С. 143–148.
38. **Доронин И.В.** К вопросу дифференциации и систематики скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* по данным морфологического и молекулярного анализов // Отчетная научная сессия по итогам работ 2011 г. Тезисы докладов 3–5 апреля 2012 г. – СПб.: ЗИН РАН, 2012. – С. 14–15.
39. **Доронин И.В.** Распространение и охрана мюссерской ящерицы *Darevskia brauneri myusserica* Doronin, 2011 // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы IV Международной конференции, посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета. – Нальчик: Издательство М. и В. Котляровых (ООО «Полиграфсервис и Т»), 2012. – С. 99–100.
40. **Доронин И.В.** Анализ распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia (praticola)* на Кавказе (опыт применения программы Maxent) // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского, Минск, 25–28 сентября 2012 г. – Минск: ИООО «Право и экономика», 2012. – С. 72–78.
41. Сыромятникова Е.В., **Доронин И.В.**, Барышников Г.Ф. Остатки амфибий и рептилий из Мезмайской пещеры: новые данные по герпетофауне позднего плейстоцена Кавказа // VIII Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода: «Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований». Сборник статей (г. Ростов-на-Дону, 10–15 июня 2013 г.). – Ростов-на-Дону: Издательство ЮНЦ РАН, 2013. – С. 615–616.
42. **Доронин И.В.** Анализ распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia (caucasica)* (опыт применения программы Maxent) // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.). – СПб.: ЗИН РАН, 2013. – С. 81–85.
43. **Доронин И.В.**, Любисавлиевич К. К вопросу о систематике и распространении *Darevskia pontica* на Балканском полуострове и сопредельной территории // Отчетная научная сессия по итогам работ 2013 г. Тезисы докладов 8–9 апреля 2014 г. – СПб.: ЗИН РАН, 2014. – С. 8–10.
44. **Доронин И.В.**, Туниев Б.С. Охрана скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1997 // Отчетная научная сессия по итогам работ 2014 г. Тезисы докладов 14–16 апреля 2015 г. – СПб.: ЗИН РАН, 2015. – С. 12–14.

Монографии:

45. **Доронин И.В.** Альпийская ящерица – *Darevskia alpina* (Darevsky, 1967) // Красная книга Карачаево-Черкесской Республики. – Черкесск: Нартиздат, 2013. – С. 77.
46. **Доронин И.В.** Скальная ящерица *Darevskia saxicola* (Eversmann, 1834) // Красная книга Ставропольского края. Том второй. Животные. – Ставрополь: ООО «Астериск», 2013. – С. 145.
47. Туниев Б.С., **Доронин И.В.**, Туниев С.Б. Земноводные и пресмыкающиеся Тебердинского заповедника // Флора и фауна заповедников. Фауна Тебердинского заповедника (Аннотированные списки видов). М., 2015.