



УДК 598.112:574.3(477.75)

DOI 10.21685/2500-0578-2024-4-4

# БИОТОПИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ ЯЩЕРИЦЫ ЛИНДГОЛЬМА *DAREVSKIA LINDHOLMI* (SAURIA, LACERTIDAE)

С. А. Луконина<sup>1</sup>, Д. Г. Смирнов<sup>2</sup>, О. А. Ермаков<sup>3</sup>, О. В. Кукушкин<sup>4</sup>

<sup>1, 2, 3</sup> Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

<sup>4</sup> Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник Российской академии наук – филиал ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского Российской академии наук», Феодосия, Республика Крым, Россия

<sup>4</sup> Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

<sup>1</sup> lanochkal@yandex.ru, <sup>2</sup> eptesicus@mail.ru, <sup>3</sup> oaermakov@list.ru, <sup>4</sup> mtasket2018@gmail.com

**Аннотация.** Многообразие местообитаний влияет на поддержание биологического разнообразия и устойчивость экосистем, поэтому исследования экологических особенностей биотопов представляют большую значимость. Объект исследования – эндемик Крыма, ящерица Линдгольма (*Darevskia lindholmi*), генетическая структура которой включает три дифференцированные и пространственно изолированные митохондриальные линии – центральную (Central), юго-западную (Southwestern) и общую (Common). Кроме того, ареал линии Central делит область обитания линии Common на две соразмерные части – западный (Common West) и восточный (Common East) кластеры. Цель исследований – выявление биотопических условий, оказывающих влияние на распространение четырех групп популяций ящерицы Линдгольма. Взаимосвязи между показателями встречаемости групп *D. lindholmi* (126 местообитаний) и факторами окружающей среды (6 факторов, 23 параметра) изучались методом анализа соответствий. Результаты показали достаточно выраженную биотопическую дифференциацию четырех групп и позволили охарактеризовать линию Central как группу, населяющую самые высокие нагорья с развитой речной сетью и хвойными лесами, в то время как оба кластера линии Common и линия Southwestern тяготеют к более сухим и открытым биотопам, расположенным на меньших абсолютных высотах.

**Ключевые слова:** род *Darevskia*, Крымские горы, анализ соответствий, факторы окружающей среды, биотопическая приуроченность

**Финансирование:** работа выполнена в рамках научных тем госзаданий № 124030100098-0 и № 122031100282-2 с частичным использованием ресурса УНУ ГПЗ «Карадагский».

**Для цитирования:** Луконина С. А., Смирнов Д. Г., Ермаков О. А., Кукушкин О. В. Биотопическая дифференциация генетических линий ящерицы линдгольма *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-4-4>

## HABITAT DIFFERENTIATION IN GENETIC LINEAGES OF THE CRIMEAN ROCK LIZARD *DAREVSKIA LINDHOLMI* (SAURIA, LACERTIDAE)

S.A. Lukonina<sup>1</sup>, D.G. Smirnov<sup>2</sup>, O.A. Ermakov<sup>3</sup>, O.V. Kukushkin<sup>4</sup>

<sup>1, 2, 3</sup> Penza State University, Penza, Russia

<sup>4</sup> T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the Russian Academy of Sciences – Branch of A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Theodosia, Russia

<sup>4</sup> Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

<sup>1</sup> lanochkal@yandex.ru, <sup>2</sup> eptesicus@mail.ru, <sup>3</sup> oaermakov@list.ru, <sup>4</sup> mtasket2018@gmail.com

**Abstract.** The diversity of habitats affects the maintenance of biological diversity and the stability of ecosystems. Therefore, study of the ecological characteristics of the species habitats have a great importance. The object in the scope of our research is the Crimean rock lizard (*Darevskia lindholmi*), an endemic of the Crimean Mountains. Its genetic structure includes three differentiated and spatially isolated mitochondrial lineages – the "Central", the "Southwestern", and the "Common". In addition, the range of the "Central" lineage divides the range of the "Common" one into two proportionate parts – western (the "Common West") and eastern (the "Common

East") clusters. The goal of the study is to identify habitats conditions that affect the spatial distribution of four groups of the Crimean rock lizard' populations. Correspondence analysis was used to examine the relationships between the indicators of occurrence of *D. lindholmi* groups (126 sites) and environmental factors (6 factors, 23 parameters). The results showed a fairly pronounced habitat differentiation of the four groups and allowed us to characterize the «Central» lineage as a group inhabiting the highest uplands with a developed river network and coniferous forests, while both clusters of the «Common» and the «Southwestern» lineages gravitate toward drier and more open habitats located at lower absolute altitudes.

**Keywords:** genus *Darevskia*, Crimean Mountains, correspondence analysis, environmental factors, biotopic confinement

**Financing:** the work was carried out within the framework of the scientific topics of state assignment Nos. 124030100098-0 and 122031100282-2 with partial use of the resource of the Unique Science Facility the State Nature Reserve "Karadagsky".

**For citation:** Lukonina S.A., Smirnov D.G., Ermakov O.A., Kukushkin O.V. Habitat differentiation in genetic lineages of the Crimean rock lizard *Darevskia Lindholmi* (Sauria, Lacertidae). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024;9(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-4-4>

## Введение

Ящерица Линдгольма, *Darevskia lindholmi* (Szczerbak, 1962), – единственный эндемичный вид рептилий фауны Крыма [1–3]. Вид занимает разнообразные ландшафты Горного Крыма, существенно различающиеся по условиям теплообеспеченности и величинам увлажнения: лесные, лесостепные, горно-степные, прибрежные [4–6]. Ящерица Линдгольма, как и многие другие виды рода *Darevskia*, тяготеет к скальному субстрату, характеризуется петрофильностью и мезофильностью [4, 6]. Вид адаптирован к широкому диапазону условий среды и при достаточной площади обнажений горных пород отсутствует только в местностях с высоко аридным или наиболее холодным климатом.

В недавнем исследовании нами выявлена глубокая структурированность *D. lindholmi* по данным анализа последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК [7]. Вид представлен тремя митохондриальными линиями, названными в соответствии с особенностями их географического распространения: Common, занимающая большую часть видовой ареала, Southwestern, обитающая вдоль юго-западного побережья полуострова, и Central, ограниченная срединной частью Крымских гор. Генетическая дистанция (*p*-distance) между линиями Central и двумя остальными превышает 4 %, т.е. близка к значениям, установленным для кавказских видов видовой комплекса *D. (saxicola)* [3, 8–10]. Ареал линии Central имеет вид сравнительно узкой области, пересекает Крымские горы от их северного края до моря и разделяет область обитания линии Common на западную и восточную части (кластеры): Common West и Common East.

Целью настоящей работы является выявление биотопических условий, оказывающих влияние на распространение выявленных групп популяций (генетических линий и географических кластеров) ящерицы Линдгольма.

## Материалы и методы

Изучение взаимосвязей между показателями встречаемости митохондриальных линий ящерицы Линдгольма и факторами окружающей среды (экологическими характеристиками местообитаний) проводили с использованием анализа соответствий (Correspondence analysis, CA), выполненного в программе Past v. 4.17 [11].

Для характеристики местообитаний (см. [12, 13]) использовались шесть факторов среды с выделенными внутри фактора параметрами:

1) высотный пояс (0–300; 301–600; 601–900; 901–1200; 1201–1500 м, н.у.м.);

2) природная зона (Предгорья; Главная гряда, северный склон; Главная гряда, южный склон; Горное плато; Южное побережье);

3) покрытие кронами деревьев (Открытый, <25 %; Полузакрытый, 25–75 %; Закрытый, >75 %);

4) основной тип растительности (Зональная (предгорная) лесостепь; Лиственный лес; Хвойный (сосновый) лес; Горная (приайлинская) лесостепь; Горная луговая степь; Субсредиземноморское редколесье);

5) наличие в локалитете водотоков (рек, ручьев, источников) (Наличие на дистанции до 100 м; Отсутствие);

6) преобладающий тип субстрата (Скалы; Лесная подстилка).

Изучено 126 местообитаний: для линии Central – 29, Southwestern – 17, Common – 80 (кластер Common West – 48, Common East – 32) (рис. 1).

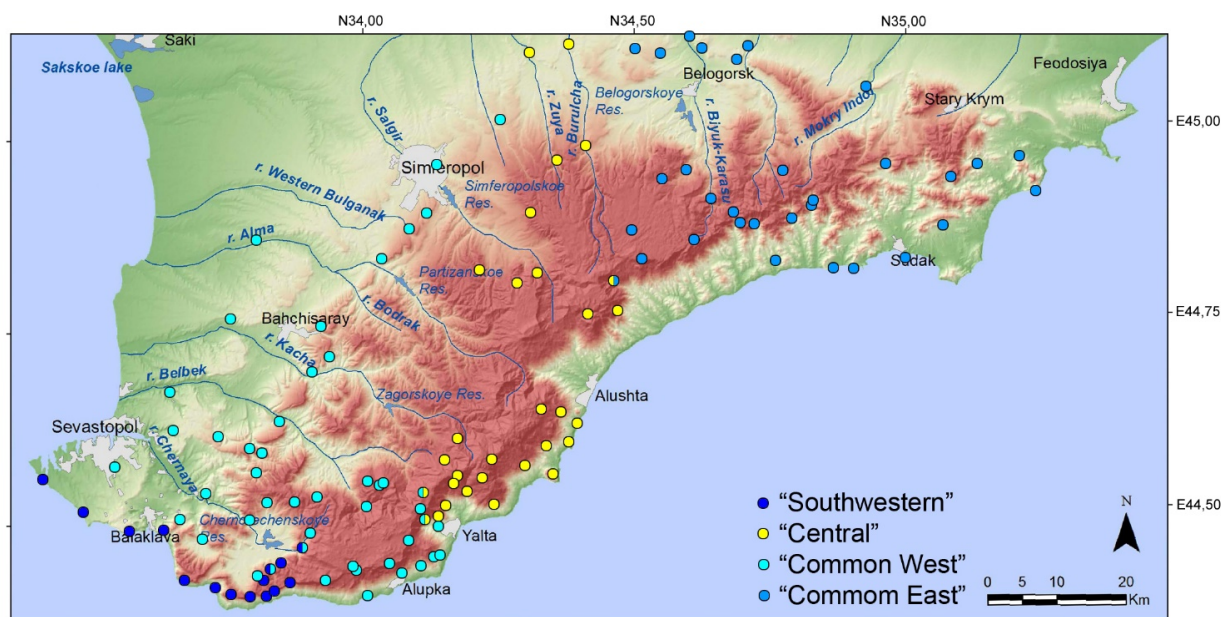


Рис. 1. Карта-схема изученных местообитаний *Darevskia lindholmi*.  
Четыре группы популяций генетических линий обозначены разными цветами

Fig. 1. Map of the studied habitats of *Darevskia lindholmi*.  
Four groups of populations of genetic lines are indicated by different colors

В качестве критерия значимости связи между двумя взаимосвязанными категориальными переменными (группа популяций / фактор среды) использовали метрику  $\chi^2$  Пирсона. Чем более зависимы переменные, тем больше значение статистики  $\chi^2$  Пирсона и меньше  $p$ -уровень критерия (при пороге  $p < 0.05$ ). Значение статистики  $\chi^2$  Пирсона, деленное на общее количество наблюдений, определяло инерцию. Под инерцией понимали вклад в величину статистики  $\chi^2$  Пирсона от ее исходного значения.

Категории признаков изображали в виде точек в пространстве координатной системы, величину размерности (Изм.) которой оценивали по собственным значениям (Eigenvalue). Чем больше собственные значения, тем больше доля вклада в инерцию размерности. Пересечение осей рассматривали как «центр тяжести» наблюдаемых точек. Интерпретацию осуществляли на основе вкладов, которые каждая точка вносит в инерцию рассматриваемых осей, а также на основе взаимного расположения точек относительно друг друга. Величину представленности соответствующих точек (номинальных переменных) в координатной системе, оценивали мерой качества. Чем ближе значение к единице, тем качество выше. Корреляцию каждой точки с размерностью оценивали по значению квадрата косинуса. Если точки принадлежат одному типу, то чем меньше расстояние между ними, тем теснее связь. Для установления связи между точками разного типа рассматривали углы между ними с вершинами

в «центре тяжести». Если угол острый, то связь положительная.

## Результаты

Применение анализа соответствия при выявлении встречаемости четырех генетических линий по отношению к разным параметрам окружающей среды позволило выделить до трех измерений. Из шести рассматриваемых факторов для четырех было применено две размерности (Изм. 1 и Изм. 2), для двух – одна размерность (Изм. 2) (рис. 2). Во всех случаях сравнения построенные модели показали значимую статистику ( $p < 0.02$ ) и каждая размерность в общей сумме описывает значительную часть инерции.

**Фактор «Высота»** (рис. 2, А). В отношении фактора распределения по высотной поясности две размерности в общей сложности объясняют 95,4 % инерции, что говорит о хорошем соответствии двухмерной модели. Поскольку фактор «Высота» содержит пять параметров, то средний вклад каждого из них должен составлять 0,02. Таким образом, с каждой размерностью (осью) будут связаны те параметры, для которых вклады в его инерцию больше 0,02. Наибольшее качество и вклад на первую размерность оказывает параметр «1201–1500», который максимально положительно скоррелирован с этой осью (табл. 1). Сильно с этой осью коррелирует и параметр «0–300», находящийся в противоположной области пространства



системы ординат, но его качество чуть ниже параметра «1201–1500», а вклад не существен ( $<0,001$ ). Наибольший вклад во вторую размерность вносят параметры «901–1200» и «601–900», точки которых максимально скоррелированы с осью Изм. 2, но размещаются в противоположных направлениях пространства ординат. Среди генетических линий (групп популяций) с первой размерностью сильно коррелируют, но имеют разные знаки координат, группы Central и Common East (рис. 2, А). Для группы Central свойственно самое высокое

значение качества и существенный вклад в размерность, для Common East только высокое качество, но незначительный вклад ( $<0,25$ ). Со второй размерностью хорошо коррелируют и имеют существенный вклад группы Southwestern и Common West. Таким образом, распространение групп Central и Common East связано, соответственно, с максимальными («1201–1500») и минимальными («0–300») высотами, линий Southwestern и Common West со средними высотами («601–900» и «901–1200», соответственно).

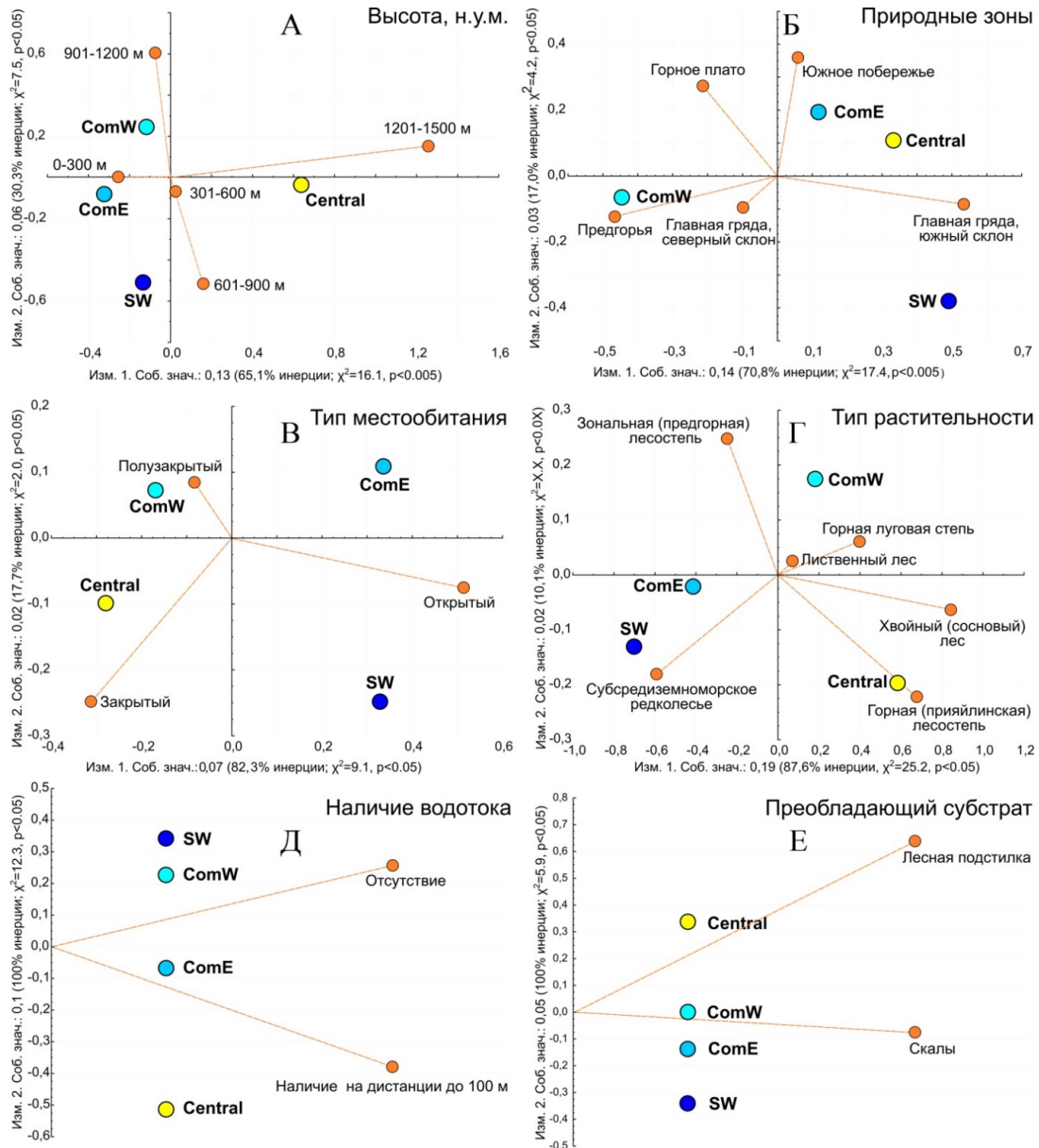


Рис. 2. Диаграммы анализа соответствий, показывающие распределение групп популяций *Darevskia lindholmi* в зависимости от экологических характеристик местообитаний. Направление и длина вектора отражают связь между экологической характеристикой и осями ординации, разными цветами обозначены группы популяций Central, ComW – Common West, ComE – Common East, SW – Southwestern

Fig. 2. Correspondence analysis diagrams showing the distribution of *Darevskia lindholmi* population groups depending on the ecological characteristics of the habitats. The direction and length of the vector reflect the relationship between the ecological characteristic and the ordination axes; different colors indicate the population groups Central, ComW – Common West, ComE – Common East, SW – Southwestern

Таблица 1

Параметры факторов, их качество, вклады в инерцию и корреляция с размерностями для четырех генетических линий ящериц. Жирным шрифтом выделены значимые показатели

Table 1

Parameters of factors, their quality, contributions to inertia and correlation with dimensions for four genetic lineages of lizards. Significant indicators are highlighted in bold

| Фактор                    | Параметры                        | Качество    | Вклады параметров |              | Квадрат корреляции |              |
|---------------------------|----------------------------------|-------------|-------------------|--------------|--------------------|--------------|
|                           |                                  |             | Изм. 1            | Изм. 2       | Изм. 1             | Изм. 2       |
| Высотный пояс (м, н.у.м.) | 0–300                            | 0,89        | 0,199             | 0,001        | <b>0,891</b>       | 0,001        |
|                           | 301–600                          | 0,80        | 0,002             | 0,033        | 0,105              | <b>0,700</b> |
|                           | 601–900                          | 0,92        | 0,017             | <b>0,356</b> | 0,087              | <b>0,835</b> |
|                           | 901–1200                         | 0,94        | 0,004             | <b>0,586</b> | 0,014              | <b>0,926</b> |
|                           | 1201–1500                        | <b>0,99</b> | <b>0,777</b>      | 0,025        | <b>0,975</b>       | 0,015        |
| Природная зона            | Предгорья                        | <b>0,91</b> | <b>0,370</b>      | 0,111        | <b>0,848</b>       | 0,061        |
|                           | Главная гряда, северный склон    | 0,37        | 0,017             | 0,066        | 0,189              | 0,177        |
|                           | Главная гряда, южный склон       | <b>1,00</b> | <b>0,575</b>      | 0,062        | <b>0,970</b>       | 0,025        |
|                           | Горное плато                     | 0,67        | 0,034             | <b>0,233</b> | 0,254              | 0,416        |
|                           | Южное побережье                  | <b>0,83</b> | 0,003             | <b>0,527</b> | 0,022              | <b>0,804</b> |
| Тип местообитания         | Открытый                         | 1,00        | <b>0,727</b>      | 0,074        | <b>0,979</b>       | 0,021        |
|                           | Полузакрытый                     | 1,00        | 0,060             | 0,297        | 0,483              | 0,517        |
|                           | Закрытый                         | 1,00        | 0,213             | <b>0,629</b> | 0,611              | 0,389        |
| Тип растительности        | Зональная (предгорная) лесостепь | 0,99        | 0,057             | <b>0,507</b> | 0,491              | <b>0,499</b> |
|                           | Лиственный лес                   | 0,92        | 0,009             | 0,010        | <b>0,818</b>       | 0,100        |
|                           | Хвойный (сосновый) лес           | 0,97        | <b>0,340</b>      | 0,016        | <b>0,962</b>       | 0,005        |
|                           | Горная (приайлинская) лесостепь  | 0,99        | 0,147             | 0,138        | <b>0,895</b>       | 0,096        |
|                           | Горная луговая степь             | 0,84        | 0,057             | 0,011        | <b>0,820</b>       | 0,019        |
|                           | Субсредиземноморское редколесье  | 1,00        | <b>0,389</b>      | <b>0,318</b> | <b>0,913</b>       | 0,086        |
| Наличие водотока          | Отсутствие                       | 1,00        | 0,595             | –            | 1,00               | –            |
|                           | Наличие на дистанции до 100 м    | 1,00        | 0,405             | –            | 1,00               | –            |
| Тип субстрата             | Скалы                            | 1,00        | 0,103             | –            | 0,103              | –            |
|                           | Лесная подстилка                 | 1,00        | <b>0,897</b>      | –            | 0,897              | –            |

Таблица 2

Значения качества, вкладов в инерцию и корреляция с размерностью у четырех генетических линий ящериц при участии различных факторов среды. Жирным шрифтом выделены значимые показатели

Table 2

Quality values, inertia contributions and correlation with size in four lizard genetic lineages under different environmental conditions. Significant indicators are highlighted in bold

| Фактор                 | Группы популяций | Качество    | Вклады параметров |              | Квадрат корреляции |              |
|------------------------|------------------|-------------|-------------------|--------------|--------------------|--------------|
|                        |                  |             | Изм. 1            | Изм. 2       | Изм. 1             | Изм. 2       |
| 1                      | 2                | 3           | 4                 | 5            | 6                  | 7            |
| Высотный пояс (н.у.м.) | Central          | 1,00        | <b>0,728</b>      | 0,004        | <b>0,994</b>       | 0,003        |
|                        | Common West      | 0,95        | 0,041             | <b>0,398</b> | 0,172              | <b>0,775</b> |
|                        | Common East      | 0,86        | 0,209             | 0,025        | <b>0,814</b>       | 0,046        |
|                        | Southwestern     | 0,94        | 0,021             | <b>0,572</b> | 0,070              | <b>0,868</b> |
| Природная зона         | Central          | 0,70        | 0,181             | 0,084        | 0,629              | 0,070        |
|                        | Common West      | <b>1,00</b> | <b>0,560</b>      | 0,045        | <b>0,977</b>       | 0,019        |
|                        | Common East      | 0,56        | 0,025             | <b>0,291</b> | 0,148              | 0,415        |
|                        | Southwestern     | <b>0,98</b> | 0,234             | <b>0,579</b> | 0,612              | 0,364        |
| Тип биотопа            | Central          | 1,00        | <b>0,250</b>      | 0,142        | <b>0,892</b>       | 0,108        |
|                        | Common West      | 1,00        | 0,150             | 0,133        | <b>0,842</b>       | 0,158        |
|                        | Common East      | 1,00        | <b>0,400</b>      | 0,196        | <b>0,903</b>       | 0,097        |
|                        | Southwestern     | 1,00        | 0,200             | <b>0,529</b> | 0,638              | 0,362        |

| 1                  | 2            | 3    | 4            | 5            | 6            | 7     |
|--------------------|--------------|------|--------------|--------------|--------------|-------|
| Тип растительности | Central      | 1,00 | <b>0,388</b> | <b>0,382</b> | <b>0,898</b> | 0,102 |
|                    | Common West  | 0,99 | 0,059        | <b>0,515</b> | 0,493        | 0,497 |
|                    | Common East  | 0,94 | 0,219        | 0,004        | <b>0,939</b> | 0,002 |
|                    | Southwestern | 0,97 | <b>0,334</b> | 0,100        | <b>0,936</b> | 0,032 |
| Наличие водотока   | Central      | 1,00 | <b>0,615</b> | –            | 1,00         | –     |
|                    | Common West  | 1,00 | 0,208        | –            | 1,00         | –     |
|                    | Common East  | 1,00 | 0,012        | –            | 1,00         | –     |
|                    | Southwestern | 1,00 | 0,165        | –            | 1,00         | –     |
| Тип субстрата      | Central      | 1,00 | <b>0,571</b> | –            | 1,00         | –     |
|                    | Common West  | 1,00 | 0,001        | –            | 1,00         | –     |
|                    | Common East  | 1,00 | 0,097        | –            | 1,00         | –     |
|                    | Southwestern | 1,00 | <b>0,331</b> | –            | 1,00         | –     |

*Фактор «Природные зоны»* (рис. 2,Б). Две размерности статистически значимо объясняют 88,5 % общей инерции. Значения качества достаточно высоки для параметров «Главная гряда, южный склон», «Предгорья» и «Южное побережье». В первую размерность наибольший вклад вносят «Главная гряда, южный склон» и «Предгорья», которые максимально скоррелированы с осью, но имеют противоположные знаки координат (рис. 2,Б). Параметр «Южное побережье» вносит вклад и имеет сильную корреляцию со второй размерностью. Среди генетических линий по первой размерности хорошую связь с отрицательными значениями координат имеет группа Common West. Несколько меньше, но с положительными значениями координат, скоррелирована с первой размерностью группа Central. Однако ее вклад существенно ниже порогового ( $<0,25$ ), что может указывать на неоднозначные предпочтения по параметрам фактора. Основной вклад во вторую ось оказывают группы Southwestern (отрицательное значение координат) и Common East (положительное значение координат), имеющая лучшие значения квадрата корреляции. Таким образом, распространение представителей группы Common West связано с фактором «Предгорья», Common East – «Южное побережье», Central и Southwestern могут встречаться в различных природных зонах, но более связаны с фактором «Главная гряда, южный склон».

*Фактор «Тип местообитания»* (рис. 2,В) имеет три переменные, поэтому их средний вклад должен составлять 0,33. С первой размерностью сильно коррелирует положительно направленный параметр «Открытый». Во вторую размерность лучше всего вкладывается отрицательно направленный параметр «Закрытый», однако его сопряженность с этой осью относительно низкая. Третий параметр «Полу-

закрытый» имеет равную связь с обеими осями, но вклад в них недостаточен, что указывает на примерно одинаковую заселенность этого типа биотопа представителями различных генетических линий. Все группы популяций одинаково хорошо представлены по качеству. Группы Central, Common West и Common East сильно коррелируют с первой размерностью. Вторая размерность больше всего оценивается значениями Southwestern, но со средней корреляцией. Если исключить привлекательность полузакрытого типа биотопа, то группы Common East и Southwestern связаны с открытыми биотопами, тогда как Central – с закрытыми.

*Фактор «Тип растительности»* (рис. 2,Г) описывается в анализе шестью переменными, поэтому их средний вклад должен составлять 0,16. Двухмерная модель объясняет 97,7 % общей инерции. С первой размерностью наилучшую связь среди параметров среды демонстрируют «Субсредиземноморское редколесье» и «Хвойный (сосновый) лес», а среди генетических линий – Central и Southwestern, которые обладают максимальным вкладом в данную ось. Разная их направленность относительно «центра тяжести» оси указывает на связь линии Southwestern с редколесьем, а Central – с хвойными лесами. С первой размерностью так же сильно коррелирует кластер Common East, однако ее вклад практически нулевой, что обусловлено равной встречаемостью линии в редколесьях и в лиственных лесах. Во вторую размерность наибольший вклад вносит только один параметр – «Зональная (предгорная) лесостепь», для которого лучший показатель встречаемости имеет кластер Common West. Однако эта группа имеет более тесную связь с параметром «Лиственный лес» (минимальный угол между их векторами), что связано с ее наиболее частой встречаемостью в биотопах с этим типом растительности.

*Фактор «Наличие водотока»* (рис. 2,Д). Оба параметра, «Наличие на дистанции до 100 м» и «Отсутствие», имеют почти одинаковый вклад в одномерную модель, а группы популяций показывают разделение на три категории. Группы Southwestern и Common West связаны с местообитаниями, где водотоки поблизости отсутствуют. Группа Central, наоборот, тяготеет к биотопам с водотоками, тогда как на встречаемость Common East эти параметры не оказывают влияния.

*Фактор «Преобладающий субстрат»* (рис. 2,Е) также описывается одномерной моделью. Параметр «Скалы» из-за одинаковой высокой встречаемости всех генетических линий на каменистом субстрате вносит небольшой вклад в разделение, тогда как параметр «Лесная подстилка» лучше объясняет приуроченность линий. Наилучшую связь с этим параметром демонстрирует линия Central, особи которой чаще других встречаются на этом типе субстрата. Противоположную тенденцию демонстрирует Southwestern, находки которой здесь не известны. Кластеры Common West и Common East не вносят никакого вклада, так как их встречаемость на каждом из типов субстрата относительно сходна.

### Обсуждение

Полученные данные характеризуют объективно существующие различия в характере биотопов генетических линий и кластеров скальных ящериц Крыма. Действительно, линия Central, представляющая собой еще не описанный таксон, по крайней мере, подвидового ранга [7], населяет наиболее высокую часть Главной гряды, где представители других линий не встречаются, но почти не заходит в предгорья, которые являются зоной оптимума для линии Common, если исходить из количества точек ее находок и очень высокой плотности популяций в этой ландшафтной зоне [4–6]. Ареал наиболее узкоареальной линии Southwestern практически целиком расположен в субсредиземноморской зоне на крайнем юге полуострова – в пределах участка с наиболее теплым во всем Крыму засушливым климатом и высотами, едва превышающими 700 м н.у.м. Поэтому преобладающим типом растительности в данном районе являются субсредиземноморские можжевельниковые редколесья. Однако ареалы других групп в каждом случае охватывают весь комплекс ландшафтов от морского побережья до плато яйлы и далее на север почти до южного края равнины. Климат внутренних областей западной части Горного Крыма

сравнительно мягкий и влажный, а в восточной его части проявляются черты континентальности и засушливости, что находит отражение в характере растительного покрова и особенностях распространения West и East кластеров линии Common. Следует принимать во внимание и то очевидное обстоятельство, что находящиеся в фокусе исследования ящерицы всегда тяготеют к крупным скальным массивам (обрывам, нагромождениям обломков скал, осыпям), хотя в некоторых местностях и встречаются на их склонах в биотопах, почти лишенных скальных выходов. Скальным биотопам всегда присущи определенные черты азональности – они выделяются из окружающего фона по таким экологическим характеристикам как угол наклона поверхности, микроклимат, растительность, степень покрытия кронами и т.д. [14].

Влияют на результаты и определенные издержки методики. Очевидно, что по большинству параметров спектр условий обитания конкретных популяций ящериц значительно шире, чем на сравнительно малых по площади участках, где производился отбор проб для генетического исследования. Растительность и сомкнутость полога в пределах местообитания, населенного особями с одним митохондриальным гаплотипом, на разных участках может различаться кардинальным образом. В речных каньонах ящерицы обычно встречаются на склонах противоположных экспозиций по обе стороны реки. В местностях с нестабильным увлажнением ящерицы совершают довольно протяженные сезонные миграции в направлении ближайших водотоков или под полог леса (и обратно), в глубоких ущельях эти перемещения имеют выраженную вертикальную направленность [4, 15]. Границы природных зон нередко достаточно условны, их проводят, исходя, прежде всего, из орографии, без учета природных условий, которые на больших пространствах имеют переходный характер. По крайней мере отчасти, это верно и для групп популяций. Например, средняя высота обитания линии Central, по пунктам отбора проб, составила  $694 \pm 73,9$  (от 150 до 1440 м н.у.м.), кластера Common East –  $373 \pm 49,3$  м (от 1 до 1050 м), Common West –  $505 \pm 52,8$  (от 40 до 1355 м). Фактический же диапазон высот обитания, по имеющимся данным, соответственно, на 229, 200 и 42 м больше, так как представители первых двух групп достигают больших отметок высот, последней – обитают местами на уровне моря. Почти полный диапазон высот охвачен нами только для линии Southwestern:  $358 \pm 54,0$  (от 1 до 700 м н.у.м.). В конечном счете,



наблюдаемые отличия биотопического распределения между группами популяций ящериц обусловлены не столько их экологическими предпочтениями и генетически детерминированными преференциями, сколько особенностями современного географического распространения, которое является результатом длительной эволюционной истории, в Крыму охватывающей всю четвертичную эпоху [7]. Следующим шагом в изучении закономерностей распространения скальных ящериц Крыма должно стать моделирование климатических ниш и потенциальных ареалов линий и географических кластеров – метод, позволяющий получить более полные интерпретации наблюдаемого паттерна распространения групп популяций.

### Заключение

Согласно расчетным моделям и приведенным на рис. 2 графикам, генетическая линия Central, распространенная в средней части Горного Крыма, демонстрирует сопряженность с биотопами, расположенными в верхнем поясе южного склона Главной гряды (1201–1500 м н.у.м.), предпочитая закрытые кронами участки основных лесов с наличием водотока поблизости и субстратом в виде лесной подстилки.

Группа популяций Common West, обитающая в западной части Горного Крыма, показала

значимые корреляции с биотопами предгорья и среднегорья Главной гряды (901–1200 м н.у.м.) с полузакрытыми кронами участками предгорной лесостепи и лиственных лесов без выраженных водотоков поблизости. Фактор «преобладающий субстрат» не вносит вклада, так как встречаемость ящериц этой линии на каждом типе субстрата оказалась относительно сходной.

Для группы Common East, населяющей восточную часть Горного Крыма, показана связь с низкогорными участками (0–300 м н.у.м.) южного побережья и в равной степени с открытыми биотопами субсредиземноморских редколесий и лиственных лесов. Два фактора (наличие водотока и тип субстрата) не вносят значимого вклада в биотопические предпочтения этой линии.

Для линии Southwestern, приуроченной преимущественно к прибрежным ландшафтам самой южной части Крыма, основными факторами окружающей среды, связанными с ее распространением, являются высотные пояса южного склона Главной гряды (301–600 и 601–900 м н.у.м.), тип растительности субсредиземноморское редколесье, отсутствие водотоков и скальный субстрат. Фактор «Степень открытости биотопа» не оказывает влияния на распространение этой линии.

### Список литературы

1. Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Л.: Наука, 1967. 214 с.
2. MacCulloch R. D., Fu J., Darevsky I. S. [et al.]. Genetic evidence for species status of some Caucasian rock lizards in the *Darevskia saxicola* group // *Amphibia-Reptilia*. 2000. Vol. 21. P. 169–176.
3. Доронин И. В., Туниев Б. С., Кукушкин О. В. Дифференциация и систематика скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* (Reptilia, Lacertidae) по данным морфологического и молекулярного анализов // Труды Зоологического института Российской академии наук. 2013. Т. 317, № 1. С. 54–84.
4. Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (Herpetologia Taurica). Киев: Наукова думка, 1966. 240 с.
5. Доронин И. В. Использование геоинформационных систем для анализа распространения скальных ящериц комплекса *Darevskia (saxicola)* (Sauria: Lacertidae) // Современная герпетология. 2012. Т. 12, вып. 3/4. С. 91–122.
6. Кукушкин О. В., Турбанов И. С., Горелов Р. А., Трофимов А. Г. О границах ареала ящерицы Линдгольма *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae) // Современная герпетология. 2021. Т. 21, вып. 3/4. С. 101–122.
7. Kukushkin O., Ermakov O., Gherghel I. [et al.]. The mitochondrial phylogeography of the Crimean endemic lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae): Hidden diversity in an isolated mountain system // *Vertebrate Zoology*. 2021. Vol. 71. P. 559–576. doi: 10.3897/vz.71.e62729
8. Tarkhnishvili D. M. Evolutionary history, habitats, diversification, and speciation in Caucasian rock lizards // *Advances in Zoology Research*. 2012. Vol. 2. P. 79–120.
9. Tarkhnishvili D., Gabelaia M., Mumladze L. [et al.]. Mitochondrial phylogeny of the *Darevskia saxicola* complex: two highly deviant evolutionary lineages from the easternmost part of the range // *Herpetological Journal*. 2016. Vol. 26. P. 175–182.
10. Tuniyev B. S., Petrova T. V., Lotiev K. Yu. A new species of the genus *Darevskia* Arribas, 1999 from South Ossetia (Reptilia: Sauria: Lacertidae) // *Russian Journal of Herpetology*. 2023. Vol. 30 (4). P. 237–248. doi: 10.30906/1026-2296-2023-30-4-237-248



11. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4 (1). 9 p.
12. Подгородецкий П. Д. Крым: Природа: Справочное издание. Симферополь : Таврия, 1988. 192 с.
13. Атлас. Автономная Республика Крым / под ред. Н. В. Багрова, Л. Г. Руденко. Киев ; Симферополь : Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского : Институт географии НАН Украины, 2003. 80 с.
14. Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы / под ред. Л. Г. Апостола, А. И. Дулицкого, А. В. Бокова [и др.]. Вопросы развития Крыма. Вып. 11. Симферополь : СОНАТ, 1999. 180 с.
15. Кукушкин О. В. Сезонная активность и сроки появления сеголеток настоящих ящериц (Sauria, Lacertidae) Карадагского заповедника в Крыму и их связь с климатическими параметрами // Современная герпетология. 2024. Т. 24, вып. 3/4.

## References

1. Darevskiy I.S. *Skal'nye yashcheritsy Kavkaza (Sistematika, ekologiya i filogeniya polimorfnoy gruppy kavkazskikh yashcherits podroda Archaeolacerta) = Rock lizards of the Caucasus (Systematics, ecology and phylogeny of the polymorphic group of Caucasian lizards of the subgenus Archaeolacerta)*. Leningrad: Nauka, 1967:214. (In Russ.)
2. MacCulloch R.D., Fu J., Darevsky I.S. et al. Genetic evidence for species status of some Caucasian rock lizards in the *Darevskia saxicola* group. *Amphibia-Reptilia*. 2000;21:169–176.
3. Doronin I.V., Tuniev B.S., Kukushkin O.V. Differentiation and system of the rock lizards complex *Darevskia (saxicola)* (Reptilia, Lacertidae) according to morphological and molecular analysis. *Trudy Zoologicheskogo instituta Rossiyskoy akademii nauk = Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*. 2013;317(1):54–84. (In Russ.)
4. Shcherbak N.N. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Kryma (Herpetologia Taurica) = Amphibians and reptiles of Crimea (Herpetology of Tauris)*. Kiev: Naukova dumka, 1966:240.
5. Doronin I.V. Using geographic information systems to analyze the distribution of rock lizards of the *Darevskia* complex (*saxicola*) (Sauria: Lacertidae). *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2012; 12(3/4):91–122. (In Russ.)
6. Kukushkin O.V., Turbanov I.S., Gorelov R.A., Trofimov A.G. About the range boundaries of the Lindholm lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae). *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2021; 21(3/4):101–122. (In Russ.)
7. Kukushkin O., Ermakov O., Gherghel I. et al. The mitochondrial phylogeography of the Crimean endemic lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae): Hidden diversity in an isolated mountain system. *Vertebrate Zoology*. 2021;71:559–576. doi: 10.3897/vz.71.e62729
8. Tarkhnishvili D.M. Evolutionary history, habitats, diversification, and speciation in Caucasian rock lizards. *Advances in Zoology Research*. 2012;2:79–120.
9. Tarkhnishvili D., Gabelaia M., Mumladze L. et al. Mitochondrial phylogeny of the *Darevskia saxicola* complex: two highly deviant evolutionary lineages from the easternmost part of the range. *Herpetological Journal*. 2016;26:175–182.
10. Tuniyev B.S., Petrova T.V., Lotiev K.Yu. A new species of the genus *Darevskia* Arribas, 1999 from South Ossetia (Reptilia: Sauria: Lacertidae). *Russian Journal of Herpetology*. 2023;30(4):237–248. doi: 10.30906/1026-2296-2023-30-4-237-248
11. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001;4(1):9.
12. Podgorodetskiy P.D. *Kрым: Priroda: Spravochnoe izdanie*. Simferopol: Tavriya, 1988:192. (In Russ.)
13. Bagrova N.V., Rudenko L.G. (eds.). *Atlas. Avtonomnaya Respublika Krym*. Kiev; Simferopol: Tavricheskiy natsional'nyy universitet im. V.I. Verndaskogo: Institut geografii NAN Ukrainy, 2003:80. (In Russ.)
14. Apostolov L.G., Dulitskiy A.I., Bokov A.V. et al. (eds.). *Biologicheskoe i landshaftnoe raznoobrazie Kryma: problemy i perspektivy. Voprosy razvitiya Kryma. Vyp. 11 = Biological and landscape diversity of Crimea: problems and prospects. Issues of development of Crimea. Issue 11*. Simferopol: SONAT, 1999:180. (In Russ.)
15. Kukushkin O.V. Seasonal activity and timing of appearance of annuals of long-lived lizards (Sauria, Lacertidae) of the Karadag Nature Reserve in Crimea and their correlation with climate parameters. *Sovremennaya gerpetologiya = Current Studies in Herpetology*. 2024;24(3/4). (In Russ.)