

ОСОБЕННОСТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ В ПСАММОБИОНТНЫХ ГРУППАХ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ИРАНСКОГО НАГОРЬЯ

Р.А. НАЗАРОВ^{1*}, Н.А. ПОЯРКОВ², В.Ф. ОРЛОВА¹, Д.А. БОНДАРЕНКО³,
Х. НАБИЗАДЕХ⁴, Э. РАСТЕГАР-ПОЯНИ⁵

¹Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М. В. Ломоносова;
*r_nazarov@mail.ru

²Биологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова

³Головной центр гигиены и эпидемиологии Федерального медико-биологического
агентства, Москва

⁴Департамент Биологии факультета Наук Университета Рazi; Иран, Керманшах,
Так Бостан, ул. Данешгах

⁵Отделение Биологии Университета Хаким Сабзевари, Сабзевари, Иран

Peculiarities of speciation processes in psammophilous herpetofauna of the Iranian Plateau

R.A. Nazarov¹, N.A. Poyarkov², V.F. Orlova¹, D.A. Bondarenko³, H. Nabizadeh⁴,
E. Rastegar-Pouyani⁵

¹Zoological Museum of M. V. Lomonosov Moscow State University; 125009 Moscow,
Bolshaya Nikitskaya str. 2; *r_nazarov@mail.ru

²Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology; 119234 Moscow, Leninskie gory
1/12

³The Head Center of the Hygiene and Epidemiology, Federal Medical and Biological Agency;
123182 Moscow, 1-Pekhotny pereulok 6

⁴Faculty of Sciences, Razi University of Kermanshah; Iran, Kermanshah, Taq Bostan,
Daneshgah str.

⁵Faculty of Sciences, Hakim Sabzevari University; Iran, Sabzevar, Tovhid Town

The study is based on the analysis of distribution patterns and molecular differentiation of lizards inhabiting the Iranian Plateau. We conducted a comparative analysis of the main groups of lizards that belong to the complexes of psammophilous species of Iran (Agamidae, Gekkota, Lacertidae, Scincidae). On the territory of Iran, 10 species of the genus *Phrynocephalus* were recorded, of which 4 (40 %) we attribute to the obligate psammobionts. 10 species of the genus *Acanthodactylus*, of which 4 (40 %) are obligate psammobionts. Among the representatives of the subgenus *Rhabderemias*, out of 4 species known for Iran, only one (25 %) is an obligate psammobiont (*Eremias andersoni*). The results of the barcoding showed a deep divergence in the *E. andersoni* — *fasciata* complex, and two more species of obligate psammobionts and one generalist species were discovered. Taking these data into account, the proportion of psammophilous species for the subgenus *Rhabderemias* in Iran increases to 50 %. Eight species of the genus *Ophiomorus* were recorded, of which 5 (about 63 %) are obligate psammobionts. Based on the results of the molecular analysis, cryptic diversity was revealed within two complexes — *O. tridactylus* and *O. streetii*. In scope of the presented data, the proportion of obligate psammobionts *Ophiomorus* species inhabiting Iran will likely increase to 70 %. The 5 species of the genus *Teratoscincus* distributed in Iran and only one (*T. mesriensis*) can be attributed to obligate psammobionts (20 %). Given the data in hand, we cannot directly link the isolation of sandy massifs to an increase of divergence

level in all studied phylogenetic lineages of obligate psammophilous lizards. However, we argue that there is a tendency for an increase in the level of divergence corresponding to the increase specialization towards psammophilous life style in lizards inhabiting the territory of the Iranian Plateau. In this report we discuss the phylogenetic history of each lizard group, along with possible factors that likely influenced and determined the alternative evolutionary scenarios of the speciation processes.

Песчаные массивы — это центры разнообразия и эндемизма для многих групп палеарктических пресмыкающихся. Экстремальные условия обитания и динамичная окружающая среда способствует формированию специализированных сообществ и развитию адаптаций, повышающих выживаемость видов.

Распространение псаммобионтов, хорошо приспособленных к рыхлому субстрату, ограничено границами песчаных массивов и, в отличие от других групп позвоночных (птиц и млекопитающих), рептилии не способны широко расселяться за их пределы. На территории Иранского нагорья, сформировались уникальные изолированные друг от друга песчаные массивы различного возраста, генезиса и масштаба. Такая изоляция создает особые условия для микроэволюционных процессов в замкнутых сообществах и определяет формирование комплексов автохтонных видов. Данные обстоятельства позволяют предполагать высокий уровень интенсивности процессов видообразования, происходящих на крупных песчаных массивах.

Для оценки скорости видообразования, связанного с изолированными песчаными массивами, проведен сравнительный анализ основных групп ящериц (*Agamidae*, *Gekkota*, *Lacertidae*, *Scincidae*), входящих в состав комплексов псаммобионтных видов Ирана. Для каждого семейства были определены представители с наиболее выраженными адаптациями к псаммобионтности, т. е. облигатные псаммобионты. Так, для *Agamidae* это представители рода *Phrynocephalus*, для *Lacertidae* — *Acanthodactylus* и *Eremias*; для *Gekkota* — *Teratoscincus*; и для представителей семейства *Scincidae* — род *Ophiomorus*.

Собранный в ходе многолетних полевых исследований материал, а также литературные данные позволили нам определить долю облигатных псаммобионтов, как для рода в целом, так и для представителей региональной герпетофауны (Ирана). Полученные данные молекулярного анализа митохондриальной ДНК (COI) позволили сопоставить уровень дивергенции в каждой группе.

В результате было установлено следующее. Из 34 видов *Phrynocephalus* 12 (35 %) — облигатные псаммобионты, но на территории Ирана отмечено десять видов этого рода, из которых четыре (40 %) мы относим к облигатным псаммобионтам; из 45 видов *Acanthodactylus* — 13 (28 %), а в Иране — десять видов (40 %) облигатных псаммобионтов (с учетом двух еще не описанных, найденных нами в 2021 году). Из 40 видов *Eremias* всего шесть (15 %) мы относим к той же субстратной группе. На территории Ирана отмечен 21 вид этого рода и только четыре из них (19 %) можно отнести к облигатным псаммобионтам

(*E. acutirostris*, *E. andersoni*, *E. grammica*, *E. kavirensis*). Если рассматривать только представителей подрода *Rhabderemias*, то из четырех известных для Ирана видов лишь один (25%) — облигатный псаммобионт (*E. andersoni*). В результате проведенного баркодинга обнаружена глубокая дивергенция в группе видов *E. andersoni* — *E. fasciata* и выявлено еще два вида облигатных псаммобионта и один эвритоппный вид. С учетом этих данных доля псаммобионтных видов для подрода *Rhabderemias* в Иране возрастает до 50%.

Род *Ophiomorus* включает 12 видов сцинковых ящериц, половина которых относится к облигатным псаммобионтам. На территории Ирана отмечено восемь видов, из которых в исследуемой экологической группе мы насчитываем пять (около 63%). По результатам проведенного молекулярного анализа выявлено криптическое разнообразие внутри двух комплексов — *O. tridactylus* и *O. streetii*. С учетом этих данных доля облигатных псаммобионтов, населяющих Иран, возрастет до 70%. Однако, среди некоторых склеробионтных видов (*O. punctatissimus* и *O. kardesi*), обитающих за пределами Иранского нагорья, также выявлен высокий уровень дивергенции.

Гекконовые ящерицы рода *Teratoscincus* имеют адаптации к песчаному субстрату (увеличенная поверхность лап), однако из девяти видов, только три можно отнести к облигатным псаммобионтам; из пяти обитающих в Иране — лишь одного (*T. mesriensis* — 20%). Распространение сцинковых гекконов часто связано с песчаными массивами, но практически все виды этой группы могут встречаться и на плотном субстрате, т. е. песчаные массивы не ограничивают их распространение. Тем не менее молекулярные данные показывают глубокую дивергенцию в комплексе видов *T. scincus* — *T. keyserlingii*.

Резюмируя вышеизложенное, мы не можем утверждать, что изоляция песчаных массивов напрямую связана с увеличением степени дивергенции во всех исследованных филогенетических линиях облигатных псаммобионтов. Однако можно говорить о тенденции увеличения уровня дивергенции с увеличением степени псаммобионтности для территории Иранского нагорья. Несомненно, филогенетическая история каждой группы влияет и определяет различные эволюционные сценарии современного видообразования. Наиболее поздняя радиация среди рассмотренных групп наблюдается у ящурок *Rhabderemias*, и в целом для этой группы дизъюнкция песчаных массивов коррелирует с высоким уровнем дивергенции. При сравнении иранских и туранских представителей этой группы уровень дивергенции туранских псаммобионтов намного ниже, что связано, вероятно, с большими и более однородными песчаными массивами, характерными для Средней Азии. Кроме того, среди видов тесно связанных с песчаными массивами проявляется более глубокая генетическая дивергенция. Сравнение двух морфологически сходных видов *E. lineolata* и *E. scripta sensu lato*, последний, более псаммобионтный вид, образует комплекс глубоко дифференцированных клад, тогда как *E. lineolata*, способная обитать и

на плотном субстрате, формирует единую гомогенную кладу в пределах всего ареала.

Среди представителей рода *Phrynocephalus* облигатные псаммобионты (*Ph. vindumi*, *Ph. khorasanus*, *Ph. ahvazicus*) населяют краевые участки Иранского нагорья и фактически не проникают в пески центральных районов Ирана. Формирование этих видов не связано с внутренними изолированными песчаными массивами. Единственный уникальный псаммобионтный вид *Ph. lutensis*, населяющий самый большой песчаный массив Ирана (Rig-e Yalan), сформировался, вероятно, в результате достаточно древней изоляции.

Род *Teratoscincus* — пример наиболее древней радиации среди исследованных групп, тем не менее глубокую генетическую дивергенцию в комплексе *T. keyserlingii* нельзя однозначно связать с изолированностью песчаных массивов.

Одна из наиболее специализированных псаммобионтных групп — сцинковые ящерицы рода *Ophiomorus*, и именно в этой группе стоило ожидать наибольшее разнообразие филогенетических линий, связанных с изоляцией песчаных массивов. Однако выявленный уровень дивергенции незначительно отличается от других рассмотренных групп.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и ННФИ в рамках научного проекта № 20-54-56033.

устный доклад

К ТЕРМОБИОЛОГИИ ПСАММОФИЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ КАЛМЫКИИ

Л.А. НЕЙМАРК

Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, 125009 Москва,
Ленинский пр-т 33; Leonid.neymark@gmail.com

On the thermal biology of psammophilous lizards of Kalmykia

L.A. Neymark

Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 119071
Moscow, Leninsky pr. 33; Leonid.neymark@gmail.com

We studied body and environmental temperatures of three species of lizards: the spotted toadhead agama (*Phrynocephalus guttatus* Gmelin, 1789), the rapid racerunner (*Eremias velox* Pallas, 1771), and the secret toadhead agama (*Phrynocephalus mystaceus* Pallas, 1776). The following parameters were recorded: ground temperature, air temperature, ventral and dorsal temperature and temperature in cloaca and oesophagus. We calculated the mean lizard body temperatures with the standard deviation and median values. The oesophageal temperature had the least standard deviation for all species examined. Therefore, the median body temperature measured in the oesophagus is the most stable thermobiological variable in this study; therefore all body temperatures given below were taken for the oesophagus.