

УДК 574.22;598.112;591.55;536.532

## ОСОБЕННОСТИ ТЕРМОБИОЛОГИИ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ (*DAREVSKIA ARMENIACA* И *DAREVSKIA UNISEXUALIS*) И ОБОЕПОЛОГО ВИДА *DAREVSKIA* *VALENTINI* (LACERTIDAE, SQUAMATA)

© 2021 г. О. Д. Николаев<sup>a, \*</sup>, Д. А. Белова<sup>a</sup>, Б. А. Новиков<sup>a</sup>, И. Б. Симис<sup>a</sup>,  
Р. К. Петросян<sup>b</sup>, М. С. Аракелян<sup>b</sup>, В. А. Комарова<sup>c</sup>, Э. А. Галоян<sup>c, d, \*\*</sup>

<sup>a</sup>ГБОУ “Школа № 179”, Москва, 125009 Россия

<sup>b</sup>Ереванский государственный университет,  
Ереван, 0025 Республика Армения

<sup>c</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Москва, 119071 Россия

<sup>d</sup>Зоологический музей Московского государственного университета  
имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

\*e-mail: fencov@yandex.ru

\*\*e-mail: saxicola@mail.ru

Поступила в редакцию 03.07.2020 г.

После доработки 22.09.2020 г.

Принята к публикации 03.10.2020 г.

Рассмотрены некоторые аспекты термобиологии трех видов ящериц рода *Darevskia* (партеногенетических *Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis* и отцовского для них бисексуального *Darevskia valentini*) и сравнены особенности термобиологии этих видов в условиях совместного обитания. Для этого в летний период 2007, 2013, 2016 и 2018 года мы отлавливали представителей интересующих нас видов ящериц в различных местах в Армении: Кучаке, Дилижане, Мец Сепасаре и Артавазе. Мы измеряли длину тела (SVL) и клоакальную температуру тела отловленных ящериц, температуру воздуха и субстрата в момент поимки. На основе полученных данных было установлено, что исследованные виды значительно различаются по некоторым термобиологическим характеристикам. Температура активности *D. unisexualis* на несколько градусов ниже, чем у других видов ( $T = 22.0–32.8^{\circ}\text{C}$  против  $25.6–35.6^{\circ}\text{C}$  у *D. armeniaca* и  $25.3–35.4^{\circ}\text{C}$  у *D. valentini*). В условиях совместного обитания температуры субстрата и воздуха по-разному влияют на температуру тела разных исследованных видов.

**Ключевые слова:** симпатрия, длина тела, клоакальная температура тела, температура воздуха, температура субстрата, Армения

DOI: 10.31857/S0044513421090063

Скальные ящерицы принадлежат к роду *Darevskia* (Lacertidae), который разделен на семь надвидовых комплексов (*raddei*, *rudis*, *saxicola*, *caucasica*, *chlorogaster*, *defilippii* и *steineri* (Arribas, 1999; Ahmadzadeh et al., 2013)) и включает 34 вида, среди которых семь размножается партеногенетически (Ahmadzadeh et al., 2013). Последние образовались в результате гибридизации обоеполых видов (Даревский, 1967; Даревский и др., 2000). По одной версии, партеногенетический вид *D. armeniaca* (Mehely 1909) возник в результате гибридизации особей, принадлежащих обоеполыми видам: самца *D. valentini* (Boetlger 1892) (группа *rudis*) и самки *D. mixta* (Mehely 1909) (группа *raddei*)

(Fu et al., 2000). По другой версии, происхождение этого вида связано с гибридизацией самца обоеполого вида *D. valentini* и партеногенетической самки *D. dahli* (Darevsky 1957) (Tarkhnishvili et al., 2017). Другой партеногенетический вид, *D. unisexualis* (Darevsky 1966), произошел в результате гибридизации самки *D. raddei nairensis* (Darevsky 1967) (группа *raddei*) и самца *D. valentini* (группа *rudis*) (Murphy et al., 1996). Несмотря на значительное время расхождения основных филогенетических клад в роде *Darevskia* — около 18 млн лет (Murtskhvaladze et al., 2020) — скальные ящерицы представляют собой группу сходных с биологической точки зрения видов, адаптирован-

ных к жизни в горах (Даревский, 1967). Гибридное происхождение партеногенетических видов скальных ящериц и наличие геномов двух видов в пределах одного организма (Spangenberg et al., 2020), как и у других видов рептилий (Sites et al., 1990), косвенно свидетельствуют о заимствовании дочерними видами адаптивных свойств родителей (Anderson, Stebbins, 1954).

Современные ареалы обоеполого родительского вида *D. valentini* и его дочерних партеногенетических видов *D. armeniaca* и *D. unisexualis* значительно перекрываются (Arakelyan et al., 2011). В центральной Армении они образуют совместные поселения, где одновременно можно встретить оба партеногенетических вида, а иногда — все три вида вместе (Danielyan et al., 2008; Галоян, 2010). В этом случае они используют одни укрытия и места для нагревания и постоянно контактируют (Галоян, 2013). Известно, что суточная активность *D. armeniaca* и *D. unisexualis* различна: *D. armeniaca* утром позже, чем *D. unisexualis*, выходят из ночевочных укрытий, а вечером позже скрываются в них (Abrahamyan et al., 2014). Но некоторые особенности термобиологии этих трех видов остаются неисследованными. В частности, остается непонятным, как зависит их температура от температуры воздуха и субстрата, нет данных о температуре активности *D. unisexualis*; неизвестно, схожи ли особенности термобиологии *D. armeniaca*, *D. unisexualis* и *D. valentini* в условиях совместного обитания. Мы поставили перед собой цель определить термобиологические характеристики этих видов в условиях синтопии и аллопатрии.

### Исследуемые виды

Скальные ящерицы распространены на Кавказе, в Крыму и в Малой Азии. Они тяготеют к местообитаниям с большим количеством скал или камней, которые используют как укрытия (Даревский, 1967; Галоян, 2010). Некоторые виды (*D. brauneri* (Mehely 1909), *D. mixta* (Mehely 1909)) в лесах переходят к древесному образу жизни, а некоторые уходят от скал в степи и луга (*D. valentini*, *D. caucasica* (Mehely 1909)). Скальные ящерицы используют не только естественные местообитания, но и антропогенные (каменные стены, развалины построек, мосты и плотины), причем иногда их численность в искусственных местообитаниях даже выше, чем в природных (Даревский, 1967; Галоян, 2010).

Армянская ящерица (*D. armeniaca*) встречается в Армении, Грузии, северо-восточной Турции и северо-западном Азербайджане. Длина половозрелых особей составляет 51–73 мм (SVL). Окраска спины от зеленой или оливковой до бу-

рой. От головы к хвосту по середине спины идет затылочная полоса, состоящая из отдельных вытянутых поперек тела пятен. По бокам спины идут височные полосы, образованные слитыми темными кольцами с белыми центрами. В районе передних конечностей два пятна имеют голубые центры. Ниже височных расположены нижневисочные полосы, также состоящие из слившихся темных кружков. Брюхо бледно-желтое, иногда с голубыми или черными пятнами на крайних пластинках. Голова покрыта мелкими темными пятнами (Даревский, 1967).

Белобрюхая ящерица (*D. unisexualis*) встречается в Армении, места ее обитания разобщены и расположены на границах ареала *D. r. nairensis*. Длина от кончика носа до клоакальной щели у половозрелых особей составляет 56–70 мм. Верхняя часть тела бежево-серая, покрыта небольшими темными пятнами. По бокам тела расположены ряды более крупных соприкасающихся пятен, все они, кроме одного голубого на уровне передних конечностей, черные с белыми центрами (Даревский, 1967).

Ящерица Валентина (*D. valentini*) принадлежит к группе видов *rudis*. Этот вид встречается в Турции, Грузии и Армении. Окраска спины представителей этого вида варьирует от желто-оливковой до буро-зеленой. Затылочная полоса состоит из крупных черных или бурых пятен неправильной формы. Височные полосы состоят из 1–3 рядов слившихся темных кружков с голубыми центрами (Даревский, 1967). Этот вид считается отцовским для *D. armeniaca* и *D. unisexualis*.

### Места и время исследования

В работу вошли данные из четырех мест проведения исследований. Мы выбрали пробные площади, где производили необходимые измерения. На первой пробной площади обитали *D. armeniaca*. Место проведения исследований находилось в Дилижанском национальном парке (40°45' с.ш., 44°52' в.д., Тавушский р-н, в окрестностях г. Дилижан, 1400 м над ур. м.), в буково-грабовом лесу. Пробная площадь располагалась на дне долины между двумя водоразделами на южном макросклоне Иджеванского хребта. По дну ущелья проходил русло ручья, которое частично пересыхает летом. Склоны долины крутые — до 50°. Главные лесообразующие породы леса — дуб (*Quercus* sp. р.) и граб *Carpinus orientalis*) с примесью рябины (*Sorbus* sp.) и березы (*Betula* sp.). Поверхность образована “крупнокаменистым склоном”, на котором хорошо задерживается опад, мощность которого достигает 15–20 см, встречаются одиночные растения, а в некоторых местах растительность обра-

зует заросли. Работу проводили в период с 21 июня по 3 августа 2007 г.

Вторая пробная площадь, где обитали *D. armeniaca*, *D. unisexualis* и *D. valentini*, располагалась в окрестностях г. Апаран (Арагацотнская обл.), в районе деревни Кучак (40°31' с.ш., 44°23' в.д.; 1920 м над ур. м.) на северном макросклоне г. Арагац. Ландшафт представляет собой высокогорный разнотравный луг, на котором встречаются каменистые холмы моренного происхождения высотой 20–30 м, где и живут ящерицы. Выходы базальтовых коренных горных пород, расположенные вдоль дороги, пронизаны глубокими щелями, в которых ящерицы зимуют. На вершине холмов растут кусты шиповника (*Rosa* sp.). Исследования проводили в июне и июле 2013 г.

Третья пробная площадь располагалась на северо-западе Армении в Ширакской обл., в окрестностях населенного пункта Мец Сепасар, на высоте 2000 м над ур. м. (41.031482 с.ш., 43.829823 в.д.). В сегментах с большим количеством камней наблюдалось больше ящериц. Травянистый ярус преимущественно не превышал высоты в 20–30 см, достигая максимально 40–50 см, и слагался в основном из *Bromus* sp., *Poa* sp., *Veronica* sp., *Trifolium* spp., *Myosotis alpestris*, *Ornithogalum* sp., *Rumex confertus*, *Tragopogon pratensis*. Сбор материала по *D. valentini* производили с 13 мая по 15 июня 2016 г.

Четвертая пробная площадь располагалась в окрестностях деревни Артаваз (Армения, Котайская обл., 40°37' с.ш., 44°34' в.д., высота – около 2000 м над ур. м.) на небольшом участке “неуправляемого средневлажного травяного сообщества” (тип E2.7; Файвуш, Алексанян, 2016). Здесь совместно обитали *D. armeniaca* и *D. unisexualis*, однако в выборках были только особи первого вида. Среди растений на площадке преобладали различные злаковые; бобовые, представленные в основном клевером ползучим (*Trifolium repens*), клевером полевым (*Trifolium campestre*) и клевером сомнительным (*Trifolium ambiguum*); астровые, представленные одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale*) и тысячелистником Биберштейна (*Achillea biebersteinii*). Также повсеместно встречался подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata*). Площадка была ограничена с трех сторон дорогой, а с четвертой – левым берегом реки Мармарик. На ней находилось бетонное здание с трещинами в северной стене. Эти трещины служили ящерицам укрытием. Кроме того, площадка была с востока на запад рассечена неглубоким оврагом, заполненным бетонными плитами. В щелях между ними также укрывались ящерицы. Здесь исследования проводили 16 и 17 июня 2018 г.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

### Сбор полевого материала

Полевые исследования проводили в период активности ящериц в первой половине дня. Ящериц отлавливали с помощью удочки с подвижной петлей. Сразу после поимки у ящерицы измеряли длину тела от кончика носа до клоакальной щели (SVL) линейкой с точностью до 1 мм и клоакальную температуру тела термопарой (AZ8803) с точностью до 0.1°C. Ящериц во время измерений мы держали в руках, поэтому старались измерить температуру в течение 10 с, чтобы температура тела ящериц не успела измениться из-за контакта с руками и стресса животного. После проведения необходимых манипуляций с ящерицей термопарой измеряли температуру субстрата, на котором была отловлена ящерица, и температуру воздуха около поверхности субстрата на высоте 2–3 см.

В работу не вошли данные о неполовозрелых особях, длина которых составляла менее 50 мм (Даревский, 1967). Скорость нагревания и охлаждения у мелких ящериц выше, чем у крупных того же вида (Carothers et al., 1997), отчего включение их в выборку могло исказить полученные результаты. В настоящем исследовании мы использовали данные по 22 особям *D. armeniaca* из окрестностей Артаваза, 26 особям *D. armeniaca* и 21 особи *D. unisexualis* из Кучака, 18 особям *D. armeniaca* из Дилижана, 8 самцам и 21 самке *D. valentini* из Мец Сепасара и 19 самцам и 4 самкам *D. valentini* из Кучака.

Под диапазоном температур активности (activity temperature range) принято понимать диапазон температур тела рептилии, при котором она может проявлять такие формы активности как перемещения, питание, охота и т.д., хотя может и оставаться неподвижной или регулировать температуру тела (Bauwens et al., 1996; Espinoza, Tracy, 1997). Для достижения и поддержания этого показателя температур рептилии используют физиологические (затемнение или осветление покровов, увеличение или уменьшение частоты сердечных сокращений) и поведенческие (переход из освещенных участков в тень и наоборот, перемещение между субстратами с разной температурой) реакции (Espinoza, Tracy, 1997). В Артавазе мы отлавливали только ящериц, которые лежали вблизи убежища более или менее неподвижно на освещенной солнцем поверхности (т.е., вероятно, занимались нагреванием, или баскинггом). В других местах проведения исследования отлавливали только ящериц, очевидно проявлявших формы рутинной активности – перемещение, кормление и т.д. (Черлин, 2015).

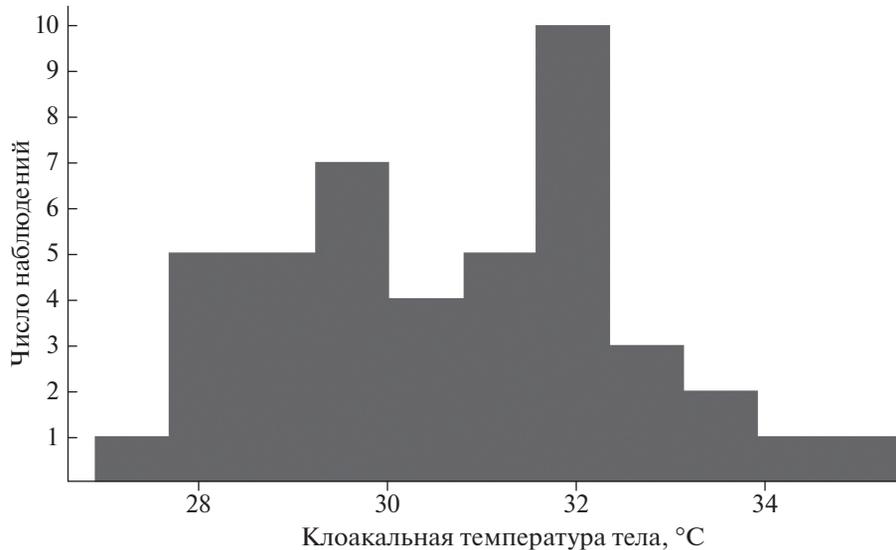


Рис. 1. Распределение температур тела *D. armeniaca* из Кучака и Дилижана.

### Обработка материала

Для каждого вида ящериц мы находили среднюю арифметическую температуры тела активности ящериц (Ниеу, 1982; Espinoza, Трасу, 1997), что позволило сравнить полученные данные с имеющимися материалами по другим видам скальных ящериц (Целлариус, Целлариус, 2001). Мы также рассчитывали для каждой выборки клоакальных температур тела ящериц медиану ( $Me$ ). Кроме того, для описания температуры тела изучаемых ящериц мы строили графики зависимости клоакальной температуры тела от температуры субстрата и окружающей температуры воздуха и приводили уравнения регрессии для этих зависимостей (во всех уравнениях  $x$  – температура воздуха или субстрата,  $y$  – клоакальная температура тела).

Мы разделили выборку армянских ящериц из Артаваза на две группы: достигшие и не достигшие температуры активности. Для этого мы сравнили клоакальные температуры тела ящериц из Артаваза с клоакальными температурами тела ящериц из объединенной выборки из Кучака и Дилижана, поскольку достоверных различий между температурами тела ящериц из этих мест не выявлено (тест Манна–Уитни,  $N = 26$ , 18 соответственно,  $p = 0.684$ ).

Мы считали, что эти выборки отражают диапазон температур активности армянских ящериц, поскольку в этих местах проведения исследований температуру тела измеряли только у активных особей, ориентируясь на их поведение. В объединенной выборке армянских ящериц из Кучака и Дилижана мы нашли среднее значение

температуры тела и значения, ограничивающие доверительный интервал в 95% (их рассчитывали как  $M \pm 2SD$ , где  $M$  – среднее значение,  $SD$  – стандартное отклонение;  $M = 30.7$ ,  $SD = 1.84$ ,  $M + 2SD = 34.41$ ,  $M - 2SD = 27.05$ ). Расчет по такой формуле мы считаем возможным, т.к. распределение значений клоакальной температуры тела в объединенной выборке из Кучака и Дилижана значимо не отличается от нормального (Тест Шапиро–Уилка,  $p = 0.192$ ,  $N = 44$ , рис. 1). Затем из выборки температур тел ящериц из Артаваза убрали значения, меньшие нижней границы рассчитанного доверительного интервала.

Все вычисления мы проводили и с выборкой из Артаваза, из которой не убрали данные о ящерицах, температура которых была ниже рассчитанного доверительного интервала. Выборки, из которых убрали или не убрали значения температур тела ящериц ниже рассчитанного доверительного интервала, мы называли соответственно “усеченной” и “неусеченной”.

Для анализа данных по значениям температуры использовали непараметрические методы (тест Манна–Уитни, тест Краскелла–Уоллиса, коэффициент корреляции Спирмана). Для сравнения коэффициентов уравнений регрессии температуры тела ящериц и температуры окружающей среды использовали тест Чоу со статистикой с распределением  $\chi^2$ . Перед проведением теста Чоу исследуемые выборки проверили на равенство остаточных дисперсий с помощью F-критерия. Если по результатам этого теста мы обнаруживали значимое различие остаточных дисперсий, тест Чоу не проводили. Для всех анализов альтернативную гипотезу принимали при  $p < 0.05$ .

**Таблица 1.** *p*-значения, полученные при попарном сравнении температур воздуха в разных местах проведения исследования с помощью теста Данна

Место проведения исследования	Артаваз ( <i>N</i> = 22)	Дилижан ( <i>N</i> = 18)	Кучак ( <i>N</i> = 70)
Дилижан	0.166	–	–
Кучак	0.212	0.177	–
Мец Сепасар ( <i>N</i> = 26)	0.254	0.006	0.006

*N* – размер выборки.

**Таблица 2.** Показатели клоакальной температуры тела исследованных ящериц

Вид	Пол	Место	<i>M</i>		Med		Max		Min		<i>N</i>	<i>SD</i>	
			Отдельно	Общая выборка		Отдельно	Общая выборка						
<i>D. armeniaca</i>	Самки	Артаваз	31.8	31.1	31.7	30.95	35.6	35.6	27.3	27.2	21(22)	2.35 (2.66)	2.08 (2.17)
		Кучак	30.9		31		35		27.8		26	1.94	
		Дилижан	30.6		30.85		33.4		27.2		18	1.72	
<i>D. unisexualis</i>	Самки	Кучак	27.8	–	29	–	32.8	–	22	–	21	3.07	–
<i>D. valentini</i>	Самки	Мец Сепасар	31.4	31.5	31.3	31.6	35.4	35.4	26.7	25.3	21	2.52	2.17
		Кучак	32.8		32.65		34.6		31.2		4	1.52	
	Самцы	Мец Сепасар	31.2		31.15		34.2		28.3		8	2.19	
		Кучак	31.4		31.8		33.8		25.3		19	1.91	

Примечания. В скобках указаны данные, полученные на “неусеченной” выборке из Артаваз.

Данные обрабатывали с помощью языка R, пакетов *strucchange* (Zeileis et al., 2002) и *dunn.test* (Dinno, 2017), графики строили с помощью пакета *ggplot2* (Wickham, 2016).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Температура воздуха

Мы обнаружили значимые различия между температурами воздуха в Мец Сепасаре и Дилижане и Мец Сепасаре и Кучаке, значимых различий между другими точками не обнаружили (тест Краскелла-Уоллиса, тест Данна, метод Хольма) (табл. 1).

### Влияния размера тела и пола на температуру

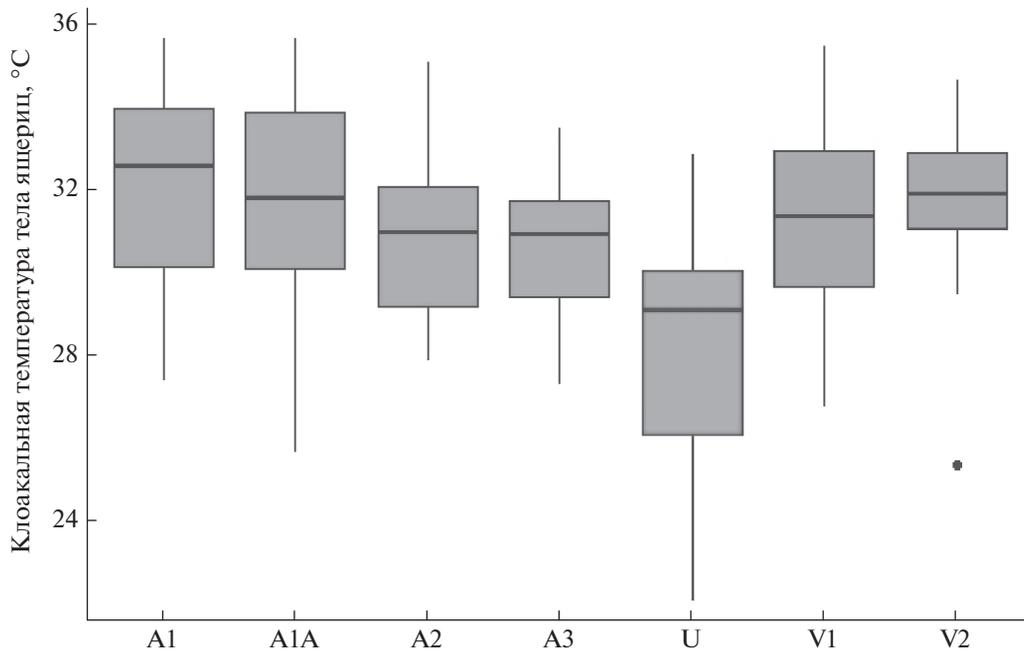
Мы не выявили достоверной связи между длиной тела ящериц и их клоакальной температурой для *D. armeniaca* из Дилижана, Кучака и Артаваза с учетом и без учета ящериц, температура которых была ниже рассчитанного нами диапазона температур тела активных ящериц ( $R_s = 0.29, 0.1, 0.09, 0.007, p = 0.249, 0.644, 0.703, 0.977; N = 18, 26, 21,$

$22$  соответственно) и *D. unisexualis* из Кучака ( $R_s = 0.03, p = 0.915, N = 20$ ). Также мы не обнаружили значимых различий между температурами активности самцов и самок *D. valentini* (тест Манна–Уитни,  $p = 0.634, N = 27, N = 25$  соответственно), поэтому в дальнейших анализах данные по самцам и самкам мы использовали как единую выборку.

### Температура активности

Достоверных различий между температурами активности *D. armeniaca* из Кучака, Артаваза и Дилижана с использованием “усеченной” и “неусеченной” выборок из Артаваза (Тест Краскелла-Уоллиса,  $p = 0.192, 0.221; N = 26; 21, 22; 18$  соответственно) и *D. valentini* из Кучака и Мец Сепасара (Тест Манна–Уитни,  $p = 0.549, N = 23, 29$  соответственно) мы не обнаружили, поэтому для вычисления температур активности *D. armeniaca* и *D. valentini* мы объединили выборки из разных мест (табл. 2).

Нижняя граница температуры активности армянских ящериц по данным объединенной “усе-



**Рис. 2.** Температуры активности *D. armeniaca* из Артаваза (A1), Кучака (A2) и Дилижана (A3), *D. unisexualis* из Кучака (U) и *D. valentini* из Мец Сепасара (V1) и Кучака (V2). Черная линия – медиана; границы ящика – верхняя и нижняя квартили; концы усов – наименьшее и наибольшее значения, находящиеся в пределах 1.5 интерквартильных размахов; точка – выброс.

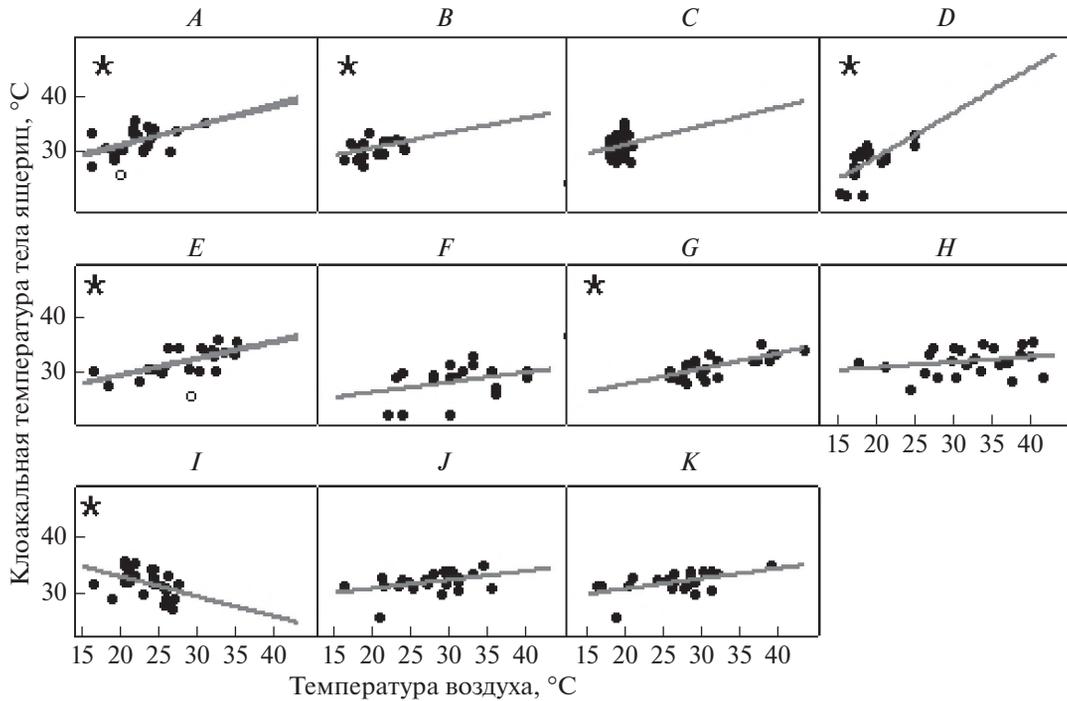
ченной” выборки из Артаваза, Кучака и Дилижана составила 27.2°C, по данным “неусеченной” выборки – 25.6°C, верхняя граница – 35.6°C. Среднее значение температуры тела с учетом данных “усеченной” выборки равняется 31.1 ( $\pm 2.08$ )°C, медиана – 31°C, с учетом данных “неусеченной” выборки среднее значение равняется 31 ( $\pm 2.17$ )°C, медиана – 30.95°C.

Диапазон температур тела белобрюхих ящериц находился в пределах 22–32.8°C. При этом среднее значение составило 27.8 ( $\pm 3.25$ )°C, а медиана – 29°C и достоверно отличалась от медианы температур тела армянских ящериц с использованием данных как “усеченной”, так и “неусеченной” выборки из Артаваза (тест Данна, метод Хольма,  $p < 0.001$ ).

Сравнение температур активности партеногенетических видов с температурой активности обоеполого родительского вида *D. valentini* показало, что она сходна с *D. armeniaca* при анализе “усеченной” и “неусеченной” выборок из Артаваза и значимо отличается от *D. unisexualis* (тест Данна, метод Хольма,  $p = 0.127$ ,  $p = 0.102$ ,  $p < 0.001$  соответственно) и составляет в среднем 31.5 ( $\pm 2.17$ )°C (25.3–35.4°C,  $Me = 31.6$ °C,  $N = 52$ ) (рис. 2, табл. 2).

#### Связь клоакальной температуры ящериц с температурой воздуха и субстрата

Мы выявили положительную связь между температурой воздуха в приземном слое и клоакальной температурой тела *D. armeniaca* в Артавазе в “усеченной” ( $R_s = 0.477$ ,  $N = 21$ ,  $p = 0.029$ ,  $y = 0.3382x + 24.3588$ ) и “неусеченной” ( $R_s = 0.51$ ,  $N = 22$ ,  $p = 0.016$ ,  $y = 0.3854x + 23.0622$ ) выборках, Дилижане ( $R_s = 0.477$ ,  $N = 18$ ;  $p = 0.045$ ;  $y = 0.2734x + 25.0264$ ) и Кучаке ( $R_s = 0.151$ ,  $p = 0.459$ ,  $N = 26$ ,  $y = 0.3404x + 24.2269$ ), при этом различия в коэффициентах уравнений регрессии между Кучаком и Дилижаном (тест Чоу,  $N = 26$ ,  $18$ ,  $p = 0.668$ , рис. 3B, 3C), Дилижаном и Артавазом (тест Чоу,  $N = 18$ ,  $21$ ,  $p = 0.539$ , рис. 3A, 3B) и Артавазом и Кучаком с использованием “усеченной” (тест Чоу,  $N = 21$ ,  $26$ ,  $p = 0.991$ ; рис. 3A, 3C) и “неусеченной” (тест Чоу,  $N = 22$ ,  $26$ ,  $p = 0.922$ ) выборок мы не обнаружили. Температура субстрата и клоакальная температура тела *D. armeniaca* из Артаваза в “усеченной” ( $R_s = 0.61$ ,  $p = 0.003$ ,  $N = 21$ ,  $y = 0.31x + 23.09$ ) и “неусеченной” ( $R_s = 0.568$ ,  $p = 0.006$ ;  $N = 22$ ;  $y = 0.355x + 21.631$ ) выборках и выборке из Кучака ( $R_s = 0.746$ ,  $p < 0.001$ ,  $N = 26$ ,  $y = 0.2851x + 21.8152$ ) достоверно связаны (рис. 3E, 3G). Однако коэффициенты уравнений регрессии клоакальной температуры тела и температуры субстрата и клоакальной температуры тела и температуры воздуха у *D. armeniaca* из “усеченной”



**Рис. 3.** Связь клоакальной температуры *D. armeniaca* с температурой воздуха в Артавазе (A), Дилижане (B) и Кучаке (C), связь клоакальной температуры тела *D. unisexualis* с температурой воздуха (D) и субстрата (F), связь клоакальной температуры тела *D. armeniaca* с температурой субстрата в Артавазе (E) и Кучаке (G). Связь клоакальной температуры тела *D. valentini* с температурой субстрата в Мец Сепасаре (H) и Кучаке (J) и с температурой воздуха в Мец Сепасаре (I) и Кучаке (K). \*Статистически значимые связи, белая точка – данные об этой особи были удалены из “усеченной” выборки.

(тест Чоу,  $N = 21$ ,  $p = 0.026$ ; рис. 3A, 3E) и “неусеченной” (тест Чоу,  $N = 22$ ,  $p = 0.026$ ) выборки из Артаваза значительно различаются (рис. 3C, 3G).

Температура воздуха в приземном слое и клоакальная температура *D. unisexualis* из Кучака оказались связаны ( $R_s = 0.62$ ,  $p = 0.004$ ,  $N = 20$ ,  $y = 0.8085x + 12.7479$ ). Связи между температурой субстрата и клоакальной температурой тела *D. unisexualis* из Кучака мы не выявили ( $R_s = 0.254$ ,  $p = 0.28$ ,  $N = 20$ ,  $y = 0.1833x + 22.3913$ ). Коэффициенты уравнений регрессии клоакальной температуры тела и температуры субстрата и клоакальной температуры тела и температуры воздуха у *D. unisexualis* из Кучака (тест Чоу,  $N = 20$ ,  $p = 0.005$ , рис. 3D, 3F) значительно различаются.

Корреляция между клоакальной температурой тела *D. valentini* и температурой субстрата оказалась статистически незначимой в выборках из Кучака и Мец Сепасара ( $R_s = 0.32$ ,  $0.25$ ,  $p = 0.134$ ,  $0.233$ ,  $N = 23$ ,  $24$ ,  $y = 0.1598x + 27.2479$ ;  $y = 0.097x + 28.645$  соответственно), но мы обнаружили связь клоакальной температуры тела и температуры воздуха в группах из Кучака ( $R_s = 0.42$ ,  $p = 0.046$ ,  $N = 23$ ,  $y = 0.1884x + 26.6143$ ) и Мец Сепасара ( $R_s = -0.53$ ,  $p = 0.005$ ,  $N = 26$ ,  $y = -0.3367x + 40.0517$ ), причем в последнем случае связь

оказалась обратной. Коэффициенты уравнений регрессии клоакальной температуры тела и температуры воздуха не различаются значимо в выборках *D. valentini* из Кучака и Мец сепасара (тест Чоу,  $p = 0.404$ ,  $N = 23$ ,  $26$ ), коэффициенты уравнений регрессии температуры тела и температуры субстрата в этих выборках также не различаются (тест Чоу,  $p = 0.993$ ,  $N = 23$ ,  $24$ , рис. 3H, 3J).

Коэффициенты уравнений регрессии температуры воздуха (тест Чоу,  $N = 23$ ,  $20$ ,  $p = 0.003$ ; рис. 3D, 3K) и клоакальной температуры у *D. valentini* и *D. unisexualis* из Кучака значимо различаются. Коэффициенты уравнений регрессии клоакальной температуры тела *D. armeniaca* и *D. unisexualis* и температур субстрата (тест Чоу,  $N = 26$ ,  $20$ ,  $p < 0.001$ , рис. 3F, 3G) и воздуха (тест Чоу,  $N = 26$ ,  $20$ ,  $p < 0.001$ , рис. 3C, 3D) в Кучаке также значимо различаются. Коэффициенты уравнений регрессии температуры воздуха и клоакальной температуры *D. valentini* и *D. armeniaca* из Кучака значимо не различаются (тест Чоу,  $N = 23$ ,  $26$ ,  $p = 0.669$ , рис. 3C, 3K), а коэффициенты уравнений регрессии температуры субстрата и клоакальной температуры тела значимо различаются (тест Чоу,  $N = 23$ ,  $26$ ,  $p < 0.001$ , рис. 3G, 3J).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Из литературы известно, что температура тела активных ящериц лесного вида *D. brauneri* (Meheley 1909) в среднем составляет  $32.0 (\pm 2.2)^\circ\text{C}$  (Целлариус, Целлариус, 2001) и сходны с температурами, полученными нами для видов, обитающих в высокогорных лугах. Данные о предпочитаемой температуре тела *D. armeniaca*, полученные нами, довольно близки к литературным данным по этому виду (примерно  $30^\circ\text{C}$  по литературным данным) (Даревский, 1967) и некоторым другим видам, хотя и отличаются от них примерно на  $1^\circ\text{C}$ . В литературе отсутствуют данные о температурах активности *D. unisexualis*, а по нашим данным они составляют в среднем (и по медиане)  $27.8\text{--}29.0^\circ\text{C}$ , что на несколько градусов ниже, чем у иных исследованных представителей рода *Darevskia*. По некоторым признакам, зафиксированным нами у исследованных видов (диапазон температур активности находится в районе  $30^\circ\text{C}$ , а у *D. unisexualis* даже ниже, после нагревания утром наблюдается продолжительный баскинг, что заметно по выборке *D. armeniaca* из Артаваза, а оптимальные температуры тела можно зарегистрировать во время баскинга), их всех можно отнести к потенциально ночным рептилиям (Черлин, 2010).

Ранее было показано, что ящерицы *D. unisexualis* начинают выходить из ночных укрытий раньше утром и уходят в них раньше вечером, чем *D. armeniaca*, обитающие совместно с ними (Abrahamyan et al., 2014). Относительно ранний выход *D. unisexualis* из укрытий можно связать с тем, что их температуры активности ниже, чем у *D. armeniaca*, а значит, для того чтобы начать рутинную активность, они нуждаются в меньшей температуре тела и, вероятно, окружающей среды.

Можно предположить, что низкий по сравнению с *D. armeniaca* диапазон температур активности *D. unisexualis* связан с происхождением этого вида от высокогорного подвида *D. raddei* — *D. raddei nairensis* (Vergun et al., 2020), обитающего на высотах 2000—3000 м над ур. м. (Arakelyan et al., 2011), в то время как виды, которые считают материнскими для *D. armeniaca* — *D. mixta* и *D. dahli* (Fu et al., 2000; Vergun et al., 2014), встречаются в более теплом климате и на меньших высотах: 1250—1500 (Petrosyan et al., 2019) и 700—1500 м над ур. м. соответственно.

Есть основания полагать, что экологические ниши *D. valentini* и *D. armeniaca* близки, поскольку они обладают сходными требованиями к температуре, влажности и другим параметрам среды (Petrosyan et al., 2019). Обнаруженное нами сходство температур активности этих видов свидетельствует также об их экологической близости (рис. 2), что подтверждается и в эксперименте в

термоградиентприборе (Galoyan et al., 2019). Таким образом, экспериментальные данные и наблюдения показывают различия в термобиологии *D. unisexualis* с одной стороны и *D. armeniaca* и *D. valentini* — с другой, что интересно с биологической точки зрения и позволяет строить гипотезы о биологических различиях этих двух видов. В Кучаке температура субстрата по-разному влияет на клоакальную температуру ящериц *D. valentini* и *D. armeniaca*, что может свидетельствовать о разном использовании этими видами тепла субстрата для нагревания. Также температура обоих этих видов не так, как температура *D. unisexualis*, зависит от температур окружающей среды, что может свидетельствовать о разном использовании ресурсов для нагревания разными видами скальных ящериц в условиях совместного обитания. Возможно, эти различия позволяют сосуществующим видам снижать межвидовую конкуренцию в смешанных популяциях с высокой плотностью населения.

Найденный нами статистически значимый отрицательный коэффициент корреляции между температурой воздуха в Мец Сепасаре и клоакальной температурой *D. valentini* мы связываем с малым объемом выборки, т.к. найти объяснение такого феномена затруднительно. Найденный нами статистически значимый коэффициент корреляции между температурой воздуха в Кучаке и клоакальной температурой тела *D. valentini* показывает довольно слабую связь. Таким образом, можно считать, что мы не нашли биологически значимых связей между клоакальными температурами тела представителей этого вида и температурами окружающей среды.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Е.И. Кудрявцевой, Е.Г. Петраш за помощь в сборе материала и написании статьи, С.Н. Лысенкову за помощь при статистической обработке данных, К.А. Тюрину, Е.Л. Стельмаховой и Ю.А. Трифионовой за помощь в определении растений. Отдельную благодарность авторы выражают анонимному рецензенту, проделавшему значительную работу для улучшения предлагаемой рукописи.

Работа выполнена в рамках темы АААА-А16-116021660077-3 и при финансовой поддержке РФФИ КОМФИ 17-00-0430 (RFBR 17-00-0425).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галоян Э.А., 2010. Распределение партеногенетических скальных ящериц *Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis* в северной Армении и сравнение с бисексуальными видами // Зоологический журнал. Т. 89. № 4. С. 470—474.

- Галоян Э.А., 2013. Межвидовые и внутривидовые интерсексуальные взаимоотношения у скальных ящериц рода *Darevskia* // Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран. Зоологический институт РАН. СПб. С. 61–66.
- Даревский И.С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа: Систематика, экология, филогения полиморфной группы кавказских скальных ящериц подрода *Archaeolacerta*. Санкт-Петербург: Наука. 235 с.
- Даревский И.С., Гречко В.В., Курьянова Л.А., 2000. Ящерицы, размножающиеся без самцов // Природа. № 9. С. 131–133.
- Файвуш Г.М., Алексанян А.С., 2016. Местообитания Армении. Ереван: НАН РА, Институт ботаники. 360 с.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2001. Динамика пространственной структуры популяции *Lacerta saxicola* в широколиственных лесах хребта Навагир // Зоологический журнал. Т. 80. № 7. С. 1–8.
- Черлин В.А., 2010. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”. 124 с.
- Черлин В.А., 2015. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. № 1. С. 17–76.
- Абрахатян М.Р., Петросян Р.К., Галоян Э.А., Даниелян Ф.Д., Аракелян М.С., 2014. Seasonal and daily activities of two syntopic parthenogenetic lizards of genus *Darevskia* // Chemistry and Biology. № 2. P. 39–42.
- Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero M. A., Mozaffari O., Bohme W., et al., 2013. Cryptic Speciation Patterns in Iranian Rock Lizards Uncovered by Integrative Taxonomy // PLoS ONE. V. 8. № 12. P. 1–17.
- Anderson E., Stebbins G., 1954. Hybridization as an Evolutionary Stimulus // Evolution. V. 8. № 4. P. 378–388.
- Arakelyan M.S., Danielyan F., Corti C., Sindaco R., Leviton A., 2011. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh. Salt Lake City: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 181 p.
- Arribas O.J., 1999. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and Near East (*Archaeolacerta* Mertens, 1921, *Sensu Lato*) and their relationships among the eurasian lacertid radiation // Russian Journal of Herpetology. V. 6. № 1. P. 1–22.
- Bauwens D., Hertz P.E., Castilla A.M., 1996. Thermoregulation in a Lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms // Ecology. V. 77. № 6. P. 1818–1830.
- Carothers J.H., Fox S.F., Marquet P.A., Jaksis F.M., 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile // Revista Chilena de Historia Natural. V. 70. P. 297–309.
- Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I., 2008. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // Amphibia-Reptilia. V. 29. P. 487–504.
- Dinno A., 2017. Dunn’s Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. Режим доступа: <https://cran.r-project.org/web/packages/dunn.test/>. Дата обновления: 27.10.2017
- Espinoza R.E., Tracy R.C., 1997. The biology, husbandry and health care of reptiles. V. 1. Biology of reptiles. Biological resources research center and Department of biology. 184 p.
- Fu J., McCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S., 2000. Clonal variation in the Caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin // Amphibia-Reptilia. V. 21. P. 83–89.
- Galoyan E., Bolshakova A., Abrahamyan M., Petrosyan R., Komarova V., et al., 2019. Natural history of Valentin’s rock lizard (*Darevskia valentini*) in Armenia // Zoological research. V. 40. № 4. P. 277–292.
- Huey R.B., 1982. Temperature, Physiology, and the Ecology of Reptiles. New York: Academic Press. V. 12. P. 25–91.
- Murphy R.W., Darevsky I.S., MacCulloch R.D., Fu J., Kupriyanova L.A., 1996. Evolution of the bisexual species of caucasian rock lizards: a phylogenetic evaluation of allozyme data // Russian Journal of Biology. V. 3. № 1. P. 18–31.
- Murtskhyaladze M., Tarkhnishvili D., Anderson C., Kotrashvili A., 2020. Phylogeny of caucasian rock lizards (*Darevskia*) and other true lizards based on mitogenome analysis: Optimisation of the algorithms and gene selection // PLoS ONE. № 15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233680>
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., et al., 2019. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling // SALAMANDRA. V. 55. № 3. P. 173–190.
- Sites J.W., Peccinini-Seale D.M., Moritz C., Wright J.W., Brown W.M., 1990. The evolutionary history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria, Teiidae). I. evidence for a hybrid origin // Evolution. V. 44. № 4. P. 906–921.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Cioffi M.d.B., Liehr T., et al., 2020. Cytogenetic mechanisms of unisexuality in rock lizards // Sci Rep. V. 10. № 8697.
- Tarkhnishvili D., Murtskhyaladze D., Anderson C.L., 2017. Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation // Biological Journal of the Linnean Society. V. 121. P. 365–378.
- Vergun A.A., Martirosyan I.A., Semyenova S.K., Omelchenko A.V., Petrosyan V.G., et al., 2014. Clonal Diversity and Clone Formation in the Parthenogenetic Caucasian Rock Lizard *Darevskia dahli* // PLoS ONE. V. 9. № 3.
- Vergun A.A., Girnyk A.E., Korchagin V.I., Semyenova S.K., Arakelyan M.S., et al., 2020. Origin, clonal diversity, and evolution of the parthenogenetic lizard *Darevskia unisexualis* // BMC Genomics. V. 21. № 351.
- Wickham H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag. ISBN 978-3-319-24277-4
- Zeileis A., Leisch F., Hornik K., Kleiber C., 2002. strchange: An R Package for Testing for Structural Change in Linear Regression Models // Journal of Statistical Software. V. 7. № 2. P. 1–38.

**PECULIARITIES OF THERMAL BIOLOGY IN TWO PARTHENOGENETIC, *DAREVSKIA ARMENIACA* AND *DAREVSKIA UNISEXUALIS*, AND ONE BISEXUAL ROCK LIZARD SPECIES, *DAREVSKIA VALENTINI* (LACERTIDAE, SQUAMATA)**

**O. D. Nikolaev<sup>1, \*</sup>, D. A. Belova<sup>1</sup>, B. A. Novikov<sup>1</sup>, I. B. Simis<sup>1</sup>, R. K. Petrosyan<sup>2</sup>,  
M. S. Arakelyan<sup>2</sup>, V. A. Komarova<sup>3</sup>, E. A. Galoyan<sup>3, 4, \*\*</sup>**

<sup>1</sup>*School № 179, Moscow, 125009 Russia*

<sup>2</sup>*Yerevan State University, Yerevan, 0025 Republic of Armenia*

<sup>3</sup>*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

<sup>4</sup>*Zoological Museum, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russia*

*\*e-mail: fencov@yandex.ru*

*\*\*e-mail: saxicola@mail.ru*

Some aspects of thermal biology were considered in three species of the lizard genus *Darevskia*: the parthenogenetic *Darevskia armeniaca* and *D. unisexualis*, and their parental bisexual species *Darevskia valentini*. The main objective of the present research was to compare the thermal biology of these species in a mixed population. Material was captured at four localities in Armenia: Kuchak, Dilijan, Mets Sepasar, and Artavaz in summer 2007, 2013, 2016 and 2018, respectively. Their snout-vent length and cloacal body temperature, as well as air and substrate temperatures were measured. The following differences in the thermal biology of the study species were revealed: *D. unisexualis* had a relatively low activity temperature range ( $T = 22.0\text{--}32.8^\circ\text{C}$ , vs.  $25.6\text{--}35.6^\circ\text{C}$  for *D. armeniaca* or  $25.3\text{--}35.4^\circ\text{C}$  for *D. valentini*). Body temperature of different species was found to correlate differently with both air temperature and substrate temperature under the conditions of their coexistence at Kuchak.

*Keywords:* sympatry, snout-vent length, cloacal body temperature, air temperature, substrate temperature, correlation, Armenia