



<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-1-235-249>
<http://zoobank.org/References/09A7051D-7885-4355-9218-7C98FF9BCC7>

УДК 574.9:599.323.43

Особенности распределения генетического разнообразия у видов рода *Takydromus*

И. Н. Шереметьева

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
пр-т 100-летия Владивостока, д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

Сведения об авторе

Шереметьева Ирина Николаевна
E-mail: sheremet76@yandex.ru
SPIN-код: 4490-5584
Scopus Author ID: 6504016204
ResearcherID: L-9392-2016
ORCID: 0000-0003-3464-9009

Права: © Автор (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Впервые оценено распределение в пространстве генетического разнообразия у видов рода *Takydromus* Daudin 1802 (Lacertidae) широко распространенной в Восточной и Юго-Восточной Азии группы рептилий. Показано, что лесные виды имеют меньший уровень изменчивости по сравнению с луговыми, что является их эволюционной особенностью. Как лесные, так и луговые виды, обитающие в северных широтах на материковой части ареала рода, в значительной степени утратили свое генетическое разнообразие в плейстоцене из-за сокращения ареалов в результате деградации подходящих местообитаний до отдельных небольших рефугиумов. Сокращения генетического разнообразия у лесных видов, обитающих на островах, не обнаружено, в отличие от материковой части ареала рода *Takydromus*. Несмотря на существенный антропогенный фактор, острова Японского архипелага и остров Тайвань продолжают сохранять большую часть генетического разнообразия лесных видов.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, лесные и луговые виды, долгохвостки, род *Takydromus*, рефугиумы

Genetic diversity distribution patterns in species of the genus *Takydromus*

I. N. Sheremetyeva

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letiya Vladivostoka Ave., 690022, Vladivostok, Russia

Author

Irina N. Sheremetyeva
E-mail: sheremet76@yandex.ru
SPIN: 4490-5584
Scopus Author ID: 6504016204
ResearcherID: L-9392-2016
ORCID: 0000-0003-3464-9009

Copyright: © The Author (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. The genetic diversity distribution in species of the genus *Takydromus* Daudin, 1802 (Lacertidae), a group of reptiles widespread in East and Southeast Asia, has been assessed for the first time. It was shown that forest species exhibit a lower level of genetic variability compared to grassland species, reflecting an evolutionary characteristic of the former. Both forest and grassland species inhabiting northern latitudes on the mainland part of the genus range lost a significant portion of their genetic diversity during the Pleistocene, due to range contraction resulting from the degradation of suitable habitats into isolated small refugia. In contrast to the mainland, forest species living on islands did not show a reduction in genetic diversity. Despite significant anthropogenic pressure, the islands of the Japanese archipelago and Taiwan continue to retain most of the genetic diversity of forest species.

Keywords: genetic diversity, forest and grassland species, Grass Lizards or oriental racers, genus *Takydromus*, refugia

Введение

В настоящее время потеря биоразнообразия является серьезной экологической, экономической и социальной проблемой (Frankham, Ralls 1998; Bálint et al. 2011; Cardinale et al. 2012). Согласно конвенции о биологическом разнообразии, генетическое внутривидовое разнообразие наряду с экосистемным и видовым является неотъемлемой частью общего разнообразия (The Convention on... 1992). Оно определяет эволюционный потенциал видов, является основой для адаптаций к изменяющимся условиям окружающей среды (Sgrò et al. 2011), снижает негативный эффект близкородственного скрещивания (Frankham 2005), дает представление об исторической демографии видов (Avice 2000), отвечает за долгосрочное сохранение видов (Bouzat 2010). Генетическое разнообразие важно в том числе для поддержания структуры сообществ и их функционирования, а также для целостности и устойчивости экосистем (Hughes et al. 2008; Raffard et al. 2019). При этом генетическому разнообразию уделялось и уделяется гораздо меньше внимания при оценке биоразнообразия, чем экосистемному и видовому (Laikre et al. 2010; Hoban et al. 2021; Kardos et al. 2021; Shaw et al. 2025).

Принято считать, что четвертичное оледенение, представлявшее собой циклические изменения климата (ледниковые и межледниковые периоды), выступает основной причиной формирования широтного градиента изменчивости генетического разнообразия (Hewitt 2004), поскольку виды умеренных широт обитали на территориях, в большей степени подверженных оледенению, что способствовало значительным демографическим колебаниям и вымиранию. Несмотря на то, что на территории Восточной Азии отсутствовало сплошное оледенение, значительные изменения климата все же оказывали свое влияние на распределение генетического разнообразия видов. Прежде всего, похолодание и аридизация

климата в ледниковые периоды приводили к сокращению площади лесов и доминированию открытых биотопов, таких как умеренные луга, степи и пустыни (Крестов и др. 2009; Ni et al. 2014; Zhou et al. 2023). Все это должно было не только приводить к сокращению разнообразия видов, прежде всего в умеренных широтах, но в большей степени сказываться на разнообразии лесных видов по сравнению с луговыми. Вместе с тем поднятие уровня Мирового океана в межледниковые периоды приводило к подтоплению материкового шельфа и формированию изолированных популяций (Frankham 1997), а соответственно, к сокращению генетического разнообразия у видов, обитающих на островах.

Таким образом, в настоящей работе мы пытаемся ответить на три вопроса: Генетическое разнообразие видов, обитающих в более северных широтах Восточной Азии, ниже, чем в южных? Генетическое разнообразие у лесных видов ниже, чем у луговых? Генетическое разнообразие видов, населяющих острова, ниже, чем разнообразие обитающих на материке?

Удобным модельным объектом для ответа на поставленные вопросы оказались долгохвостки рода *Takydromus* Daudin 1802 (Lacertidae). Это широко распространенная в Восточной и Юго-Восточной Азии группа рептилий, для которой в настоящее время известно 25 видов, обитающих как на материке от северо-востока Индии до южных районов Дальнего Востока России, так и на островах Борнео, Суматра, Банги, Ява, а также на островах вдоль тихоокеанского побережья восточноазиатского континентального региона (о. Тайвань, архипелаг Японский и острова Рюкю) (Iacerta.de). Виды данного рода населяют разные местообитания (открытые и лесные), преимущественно в субтропической зоне, при этом их ареалы симпатричны (Liu 1999; Chou et al. 2001; Семенищева, Маслова 2010; Бобров 2013; Semenishcheva et al. 2016; Wang et al. 2017; Wang et al. 2019; Guo et al. 2024). Применив оригинальный подход для филогении рода *Takydromus*,

мы пришли к заключению, что наряду с викариантным (Ota et al. 2002) и парапатрическим (Tseng et al. 2014) видообразованием ключевое место в эволюции рода занимает экологическое (симпатрическое) (Шереметьева, Попова 2025), а именно переход от изначально лугового вида к обитанию в лесах. В предыдущей работе мы разделили виды рода на две экологические группы: лесные и луговые, с базальным видом *Takydromus septentrionalis* Günther, 1864 (Шереметьева, Попова 2025).

Цель настоящей работы: в рамках проверки наших гипотез оценить закономерности распределения генетического разнообразия у видов рода *Takydromus*.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили нуклеотидные последовательности гена *cyt b* мтДНК 18 видов рода *Takydromus* из Генбанка NCBI (Pavlicev, Mayer 2009; Cai et al. 2012; Jeong et al. 2013; Yu, Ji 2013; Tseng et al. 2015; Ma et al. 2016; Takehana et al. 2016; Шереметьева и др. 2025; 2026). Выбор гена *cyt b* мтДНК в качестве маркера для исследования обусловлен прежде всего повышенной по сравнению с ядерной ДНК скоростью мутирования и большей доступностью данных в Генбанке NCBI. Всего в открытом доступе представлено 2367 последовательностей для видов рода *Takydromus*. При этом почти половина последовательностей мтДНК (435 из 912) являются последовательностями гена *cyt b* и описаны для большинства видов рода. Кроме этого, некоторые нуклеотидные замены в гене *cyt b*, предположительно, могут иметь адаптивное значение, как ранее было показано на других группах позвоночных (McClellan et al. 2005; Gering et al. 2009; Малярчук 2012; Garvin et al. 2012). Выравнивание последовательностей проводили в программе BioEdit 7.0.9.0 (Hall 1999), длина последовательностей после выравнивания составила 530 п. н. На первом этапе проведен предварительный анализ, после чего часть последовательностей была исключена из-за

выявленных ошибок в определении видов (Шереметьева, Попова 2025). Кроме этого, из анализа были исключены виды, для которых на сегодняшний день имеется меньше двух последовательностей. В результате в анализ были взяты последовательности 17 видов, хранящиеся в Генбанке NCBI под номерами: *Takydromus amurensis* Peters, 1881 — LC066080, MN239956-MN239957, AY248458-AY248459, KU175692, NV_0303209, KU641018, KU841527-KU841538, GQ142143, JQ798808-JQ798809, PV459698-PV459709; *Takydromus dorsalis* Stejneger, 1904 — LC066079, AY248460-AY248461; *Takydromus intermedius* Stejneger, 1924 — MN239958-MN239961; *Takydromus yunkaiensis* Wang, Lyu & Wang, 2019 — MN239954, MN239957; *Takydromus smaragdinus* Boulenger, 1887 — LC066078, AY248473-AY248475; *Takydromus sauteri* Van Denburgh, 1909 — AY248465-AY248467; *Takydromus sylvaticus* Pope, 1928 — MN239971, JX290083; *Takydromus tachydromoides* Schlegel, 1838 — LC066048-LC066077, LC101816, AY248478-AY248479, AB080237; *Takydromus kuehnei* Van Denburgh, 1909 — MN239962-MN239965, AY248463, AY248464, OP267562, OK085711; *Takydromus wolteri* Fischer, 1885 — LC066081, MN239972-MN239973, AY244848, JQ798810-JQ798812, JX181764, PP972212-PP972213, NC_018777, PV936454-PV936464; *Takydromus formosanus* Boulenger, 1894 — AY248520-AY248533; *Takydromus hsuehshanensis* Lin, Cheng, 1981 — AY248482-AY248486; *Takydromus lueyanus* Lue, Lin, 2008 — AY248502-AY248519; *Takydromus viridipunctatus* Lue, Lin, 2008 — AY248487-AY248490, AY248492-AY248501; *Takydromus stejnegeri* Van Denburgh, 1912 — AY248476-AY248477; *Takydromus sexlineatus* Daudin, 1802 — MN239969-MN239970, AY248470-AY248472, MN015203, KF425529, GQ142142, NC_022703; *T. septentrionalis* — JF693494-JF693603, MW002459, KY410706-KY410846, AY217817, MN239966-MN239968, JX196702, AF112290, AY248468-AY248469, MK630237.

Для всех видов были рассчитаны параметры генетического разнообразия и статистики нейтральности (Tajima's *D* и

Fu's F_s) в программе DnaSP 6.00 (Rozas et al. 2017). Основные заключения базируются на значениях показателя нуклеотидного разнообразия, который не имеет прямой зависимости от длины фрагмента и размера выборки (Картавцев 2005: 166).

Сравнение проводилось для трех вариаций, включающих различные комбинации видов:

1. Лесные (*T. amurensis*, *T. intermedius*, *T. sylvaticus*, *T. yunkaiensis*, *T. kuehnei*, *T. sauteri*, *T. dorsalis*, *T. smaragdinus*, *T. tachydromoides*) и луговые (*T. wolteri*, *T. sexlineatus*, *T. formosanus*, *T. luyeanus*, *T. viridipunctatus*, *T. hsuehshanensis*, *T. stejnegeri*).

2. Южные (*T. kuehnei*, *T. sexlineatus*) и северные (*T. wolteri*, *T. amurensis*).

3. Материковые (*T. amurensis*, *T. intermedius*, *T. sylvaticus*, *T. yunkaiensis*, *T. kuehnei*, *T. wolteri*, *T. sexlineatus*) и островные (*T. sauteri*, *T. dorsalis*, *T. smaragdinus*, *T. tachydromoides*, *T. formosanus*, *T. luyeanus*, *T. viridipunctatus*, *T. hsuehshanensis*, *T. stejnegeri*).

Результаты и обсуждение

Для всех видов рода *Takydromus*, отобранных после предварительного анализа, были рассчитаны гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие (табл. 1), которые варьировали в широких пределах: гаплотипическое от 0 до 100 %, а нуклеотидное от 0 до 5 %. Следует пояснить, что для одного из видов (*T. sylvaticus*) с широким ареалом были обнаружены нулевые значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия. При этом мы их обязаны привести, поскольку для двух особей, отловленных в разных частях ареала, обнаружен один гаплотип. При дальнейшем исследовании эти показатели могут измениться, но, вероятно, все же останутся достаточно низкими.

Генетическое разнообразие у лесных видов ниже, чем у луговых?

Нуклеотидное разнообразие у лесных видов в материковой части ареала в среднем было в 3 раза ниже, чем у луговых:

0.0107 и 0.0321. Теоретически можно было ожидать, что разнообразие лесных видов должно быть ниже, чем луговых, поскольку плейстоценовые похолодания приводили к деградации лесных биомов (Harrison et al. 2021), что не могло не сказаться на генетическом разнообразии. При сравнении пар видов, обитающих на одной территории при одном макроклимате, но в разных местообитаниях (лесах и лугах), как на севере, так и на юге ареала рода выявленная закономерность сохраняется (табл. 1). Так, показатель нуклеотидного разнообразия *T. wolteri* в 1.6 раза выше, чем для *T. amurensis*, а у *T. sexlineatus* в 1.5 раза выше, чем у *T. kuehnei*. Учитывая, что разница между разнообразием остается примерно одинаковой у пар видов на юге и севере (≈ 1.5 раза), можно предположить, что разнообразие лесных видов эволюционно изначально было ниже, чем луговых, а не только в большей степени сокращалось вследствие деградации лесных биомов под воздействием климатических изменений в плейстоцене.

Ранее было сделано предположение, что представители рода *Takydromus* исходно являлись обитателями открытых пространств центрального Китая, а заселение северных и южных лесных местообитаний было вторичным (Шереметьева, Попова 2025). Тогда можно ожидать, что генетическое разнообразие у лесных видов будет ниже из-за «эффекта основателя», в результате которого фиксируется только часть исходной изменчивости. При этом луговые виды сохраняют не только более высокое разнообразие, сопоставимое с разнообразием базального вида (0.0406), но и, вероятно, должны обладать большей экологической пластичностью.

Подтверждение большей пластичности луговых видов рода *Takydromus* можно найти в литературе (Ziegler et al. 1999; Portniagina et al. 2019; Маслова, Портнягина 2021; IUCN... 2025). Так, например, для корейской долгохвостки *T. wolteri* на северном пределе ее обитания отмечено расширение потенциальных местообитаний:

Таблица 1
Распространение, показатели генетического разнообразия и статистики нейтральности для видов
рода *Takydromus*

Table 1

Distribution, genetic diversity indices, and neutrality statistics for species of the genus *Takydromus*

Вид	$h \pm S.D.$	$\pi \pm S.D.$	Tajima's D	Fu's F_s	Ареал по <i>lacerta.de</i> , статус по (IUCN... 2025)
1	2	3	4	5	6
<u>Лесные:</u>					
<i>T. amurensis</i> (n = 34)	0.922±0.001	0.0091±0.0009	-1.2028	-9.825***	Юг ДВ России, северо-восток Китая, п-ов Корея, о. Цусима, LC
<i>T. intermedius</i> (n = 5)	1.000±0.126	0.0087±0.0032	-0.927	-1.481	Китай, провинции Юньнань, Сычуань, Гуйчжоу, Гуанси и Хунань, NT
<i>T. sylvaticus</i> (n = 2)	0.000±0.000	0.0000±0.0000	—	—	Китай, провинция Фуцзянь и Аньхой*, EN
<i>T. yunkaiensis</i> (n = 2)	1.000±0.500	0.0019±0.0009	—	—	Китай, провинция Гуандун, национальный природный заповедник Юнькайшань, DD
<i>T. kuehnei</i> (n = 8)	0.964±0.077	0.0338±0.0059	0.292	0.590	Юг Китая, Вьетнам и о. Тайвань, LC
<i>Среднее значение для лесных видов на материке</i>	0.777	0.0107			
<i>T. sauteri</i> (n = 3)	1.000±0.272	0.0419±0.0180	—	—	Острова Тайвань и Ланьюй, NT
<i>T. dorsalis</i> (n = 3)	1.000±0.272	0.0126±0.0039	—	—	Острова Яэяма, EN
<i>T. smaragdinus</i> (n = 4)	0.833±0.222	0.0076±0.0026	-0.824	1.163	Острова Рюкю, группы Токара, Амами и Окинава, NT
<i>T. tachydromoides</i> (n = 34)	0.996±0.008	0.0435±0.0039	-0.419	-11.519***	Острова Японского архипелага, LC
<i>Среднее значение для лесных видов на островах</i>	0.957	0.0264			
<u>Луговые:</u>					
<i>T. wolteri</i> (n = 21)	0.976±0.015	0.0142±0.0075	-0.377	-11.999***	Юг ДВ России, северо-восток Китая, п-ов Корея, о. Чеджудо, LC
<i>T. sexlineatus</i> (n = 9)	0.944±0.070	0.0500±0.0205	-1.368	2.365	Юг Китая, Лаос, Камбоджа, Бирма, Вьетнам, штат Ассам (Индия), Таиланд, п-ов Малайский, острова Ява, Суматра и Калимантан, LC
<i>Среднее значение для луговых видов на материке</i>	0.96	0.0321			
<i>T. formosanus</i> (n = 14)	1.000±0.027	0.0138±0.0009	-0.721	-8.251***	О. Тайвань, LC
<i>T. luyeanus</i> (n = 18)	1.000±0.019	0.0084±0.0009	-1.650*	-17.568***	О. Тайвань, LC
<i>T. viridipunctatus</i> (n = 14)	1.000±0.001	0.0207±0.0016	0.863	-6.126**	О. Тайвань, LC
<i>T. hsuehshanensis</i> (n = 5)	1.000±0.126	0.0049±0.0013	-0.668	-2.517*	О. Тайвань, LC

Таблица 1. Окончание

Table 1. End

1	2	3	4	5	6
<i>T. stejnegeri</i> (n = 2)	1.000±0.500	0.0208±0.0104	—	—	О. Тайвань и Пескадорские острова, LC
<i>Среднее значение для луговых видов на островах</i>	1.000	0.0137			
Базальный:					
<i>T. septentrionalis</i> (n = 260)	0.984±0.003	0.0406±0.0012	0.121	-45.344***	Материковая и островная часть центрального Китая, LC

Примечание: *n* — объем выборки; *h* — гаплотипическое разнообразие; *π* — нуклеотидное разнообразие; Tajima's *D* — коэффициент теста Таджимы; Fu's *F_s* — коэффициент теста Фу; *S.D.* — стандартное отклонение.

* Указаны только провинции, из которых имеются молекулярные данные в Генбанке NCBI.

Природоохранный статус: *LC* — вызывающий наименьшее опасение; *NT* — в состоянии, близком к угрожающему; *EN* — исчезающие; *DD* — недостаточные данные.

Note: *n* — sample size, *h* — haplotype diversity, *π* — nucleotide diversity, Tajima's *D* — Tajima's test coefficient, Fu's *F_s* — Fu's test coefficient, *S.D.* — standard deviation

* Only provinces for which molecular data are available in the NCBI GenBank are listed

Conservation status: *LC* — Least Concern, *NT* — Near Threatened, *EN* — Endangered, *DD* — Data Deficient

помимо открытых пространств (лугов, пастбищ, болот, сельскохозяйственных полей и др.), она проникает и во вторичные широколиственные и пойменные вторичные широколиственные леса (Portniagina et al. 2019; Маслова, Портнягина 2021). Кроме того, имеются литературные данные касательно палеонтологических находок долгохвосток на юге Сихотэ-Алиня в относящихся к субатлантическому похолоданию отложениях пещеры Медвежий Клык в хребте Лозовый Приморского края (Ратников и др. 2024), указывающие на большую экологическую пластичность корейской долгохвостки по сравнению с амурской долгохвосткой. Так, при изменении климата (понижении температуры и влажности в субатлантическую фазу голоцена) корейская долгохвостка не только дольше сохраняется и исчезает в более поздних слоях (горизонт 6,7A1), но и раньше возвращается при потеплении (горизонт 6), чем амурская долгохвостка (горизонты A2 и 4 соответственно) (Ратников и др. 2024).

Таким образом, полученные данные подтверждают выдвинутую гипотезу о более низком генетическом разнообразии как у лесных видов в целом, так и в парах

с симпатрическими распространением в материковой части ареала рода. При этом следует отметить, что нуклеотидное разнообразие у островных видов не поддерживает выдвинутую гипотезу. Полученные результаты показывают, что в среднем нуклеотидное разнообразие у лесных видов на островах в 2 раза выше (0.0264), чем у луговых (0.0137). Эта тенденция сохраняется и для видов, совместно обитающих на одном острове. Так, нуклеотидное разнообразие у лесного вида *T. sauteri* в 2 и более раза выше, чем у луговых *T. formosanus*, *T. luyeanus*, *T. viridipunctatus*, *T. hsuehshansensis* и *T. stejnegeri*.

Генетическое разнообразие видов умеренных широт ниже, чем южных?

Проведенный сравнительный анализ выявил снижение генетического разнообразия как у лесных, так и у луговых видов, имеющих более северное расположение ареалов на материке (рис. 1). Так, для пар лесных *T. amurensis* и *T. kuehnei* и луговых *T. wolteri* и *T. sexlineatus* видов генетическое разнообразие ниже для *T. amurensis* и *T. wolteri*. Низкое нуклеотидное разнообразие наряду с отрицательными значениями Tajima's *D* и достоверными и отрицательными значениями теста Фу (табл. 1)

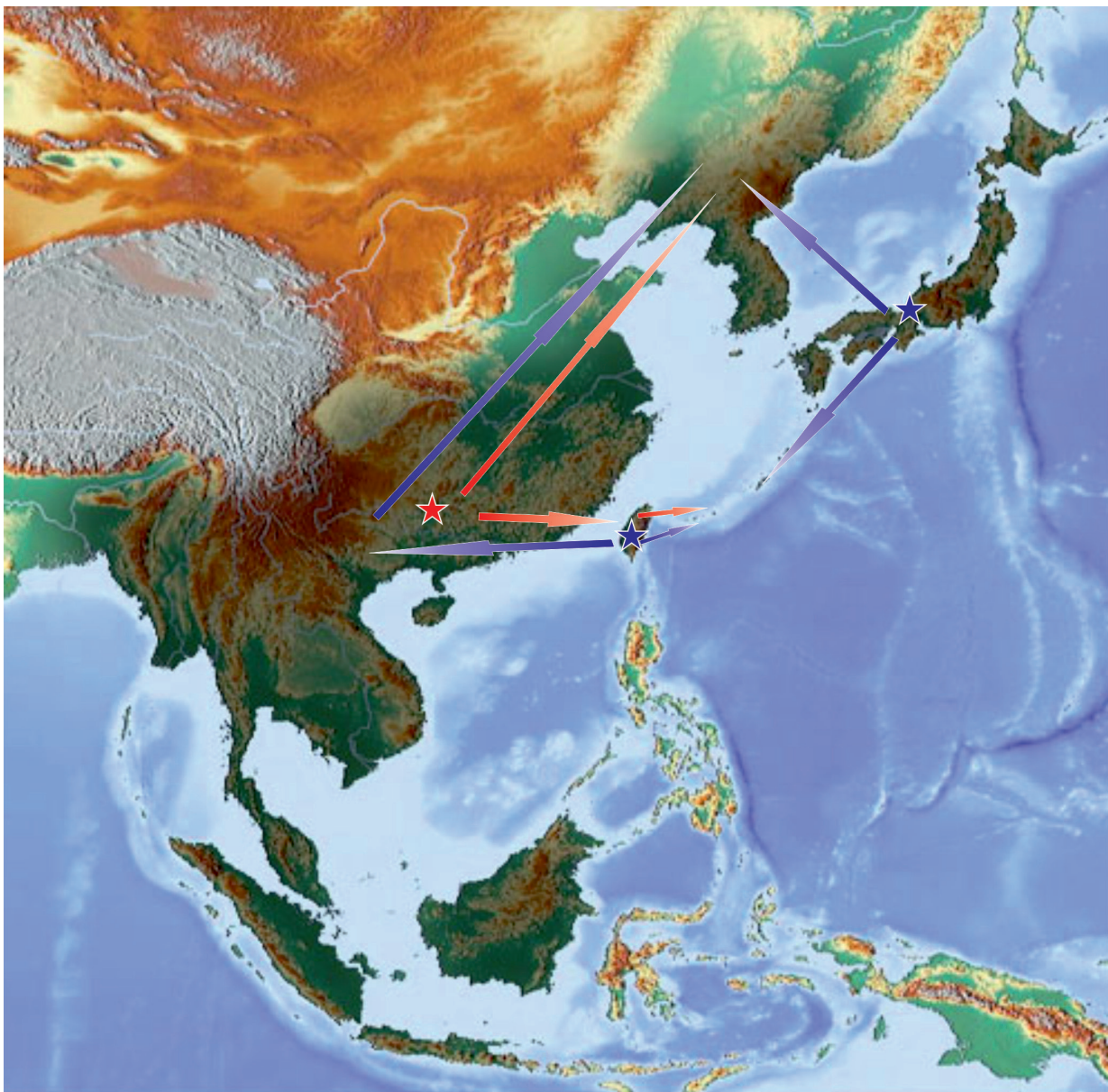


Рис. 1. Распространение рода *Takydromus* (<https://www.lacerta.de>), векторы изменения нуклеотидного разнообразия у лесных (синий) и луговых (красный) видов рода, стрелки направлены в сторону уменьшения генетического разнообразия. Звездочками указаны центры наибольшего генетического разнообразия

Fig. 1. Distribution of the genus *Takydromus* (<https://www.lacerta.de>), showing vectors of nucleotide diversity change in forest (blue) and grassland (red) species. Arrowheads indicate direction of decreasing genetic diversity. Asterisks indicate centers of highest genetic diversity

указывают на рост численности вида в недавнем прошлом.

Сокращение генетического разнообразия в первую очередь является следствием потери среды обитания и изменения окружающей среды. Как известно, крупные исторические климатические колебания в четвертичном периоде (от 2.4 млн лет до настоящего времени) приводили к серьез-

ным изменениям в распределении видов, а также к сокращению их генетического разнообразия, особенно в северных широтах (Hewitt 2000; 2004). На сокращение генетического разнообразия видов рода *Takydromus* в умеренных и субтропических широтах также, вероятно, оказали климатические изменения, происходившие в плейстоцене. Несмотря на то что

территория, на которой сейчас обитают виды, не была покрыта ледниками, а климат был относительно мягким, тем не менее общая аридизация Азии (Ao et al. 2023) приводила к сокращению потенциальных местообитаний до отдельных рефугиумов и, как следствие, к сокращению внутривидового нуклеотидного разнообразия как у лесных, так и у луговых видов рода. Полученные нами ранее данные указывают, что и для амурской (Шереметьева и др. 2025), и для корейской долгохвостки (Шереметьева и др. 2026) в плейстоцене происходило сокращение ареала, которое сказалось на филогенетической структуре этих видов. Данные о более высоком видовом и генетическом разнообразии на юго-востоке Азии имеются в литературе и по другим группам, например лягушек семейства Rhacophoridae Hoffman 1932 (Ellepola et al. 2022) и змей рода *Oligodon* Fitzinger 1826 (Lee et al. 2024).

Таким образом, полученные данные подтверждают выдвинутую гипотезу о снижении генетического разнообразия с юга на север на материковой части ареала рода *Takydromus* (рис. 1). При этом следует отметить, что для островных видов данная гипотеза не была поддержана. Наибольшие значения нуклеотидного разнообразия выявлены для двух лесных видов — *T. tachydromoides* и *T. sauteri*, обитающих на островах Японского архипелага и острове Тайвань (0.0435 и 0.0419). Нуклеотидное разнообразие как для остальных лесных, так и для луговых видов значительно ниже. Вероятно, на разнообразие этих видов влияет не широтное местоположение острова, а факторы, описанные в теории островной биогеографии как равновесная модель Макарута и Уилсона (MacArthur, Wilson 1967): площадь и удаленность островов от места колонизации.

Генетическое разнообразие видов, обитающих на островах, ниже, чем материковых?

Согласно правилу островной биогеографии, разнообразие на островах должно быть ниже, чем на материке (MacArthur,

Wilson 1967) При этом данное правило действует как для альфа-разнообразия (видовое разнообразие), так и генетического разнообразия. Полученные нами данные подтверждают снижение нуклеотидного разнообразия для луговых видов рода *Takydromus* на островах более чем в 2 раза (табл. 1, рис. 1). Однако для лесных видов в среднем нуклеотидное разнообразие на островах в 2.5 раза выше, чем на материке (0.0264 и 0.0107 соответственно). Вместе с тем следует отметить, что не для всех лесных видов на островах нуклеотидное разнообразие высокое. Так, для *T. dorsalis* и *T. smaragdinus*, обитающих на более удаленных и меньших по размеру островах Яэяма и Рюкю, оно ниже, чем у *T. sauteri* (о. Тайвань) и *T. tachydromoides* (Японский архипелаг). Это согласуется с равновесной моделью Макарута и Уилсона (MacArthur, Wilson 1967), согласно которой разнообразие сокращается в зависимости от большей удаленности островов от места колонизации и от меньшей площади острова. Тем не менее, несмотря на низкие значения, нуклеотидное разнообразие у *T. dorsalis* и *T. smaragdinus* остается сопоставимым с таковым у широкоареальных лесных видов *T. amurensis* и *T. intermedius* на материке. В литературе имеется информация, согласно которой в позднем плейстоцене на большей части материка происходило сокращение неморальной растительности до фрагментарных участков в горах и на морском побережье (Назаренко 1990; Qiu et al. 2011; Fu, Wen 2023). Главным фактором деградации неморальной флоры в тот период, вероятно, была аридизация внутриматериковой Азии (Ao et al. 2023). В то же время острова от Японского архипелага до острова Тайвань продолжали оставаться «важными рефугиумами теплоумеренной вечнозеленой широколиственной лесной растительности, практически не затронутой аридизацией» (Крестов и др. 2009). По-видимому, данные рефугиумы и послужили главным фактором, позволившим сохранить нуклеотидное разнообразие у лесных видов

долгохвосток на островах. Тогда как на материке, прежде всего в умеренных широтах, оно в значительной степени было утеряно. Эти же острова способствовали сохранению древнего разнообразия и у других групп животных, что выражается в большом количестве палеоэндемиков (Motokawa 2000; Ellepola et al. 2022).

Заключение

Проведенный анализ распределения генетического разнообразия у видов рода *Takydromus* показал, что лесные виды имеют меньший уровень разнообразия по сравнению с луговыми, что, по всей видимости, является их первичной эволюционной особенностью. Наибольшим генетическим разнообразием в материковой части ареала обладают южные виды, которые в меньшей степени были подвержены колебаниям климата. При этом как лесные, так и луговые виды, обитающие в более северных широтах, в значительной степени утратили свое генетическое разнообразие в плейстоцене из-за сокращения ареалов в результате деградации подходящих местообитаний до отдельных небольших рефугиумов.

Генетическое разнообразие является критическим компонентом для выживания и эволюции видов. Чем ниже генетическое разнообразие, тем меньше возможностей для адаптации вида к изменяющимся условиям среды и, соответственно, снижаются шансы на выживание. Существенное сокращение разнообразия сделало виды рода *Takydromus* на северном пределе своего обитания более уязвимыми к изменяющимся условиям среды. А антропогенные

факторы, такие как пожары, вырубка лесов, распашка и обработка сельскохозяйственных полей, приводят к дальнейшему разрушению местообитаний и еще сильнее сокращают шансы видов не только на восстановление хотя бы доли своего генетического разнообразия, но и на выживание. Вместе с тем, в отличие от материковой части ареала рода *Takydromus* и несмотря на существенный антропогенный фактор, острова Японского архипелага и остров Тайвань продолжают сохранять большую часть разнообразия, в том числе и генетического, оставаясь рефугиумами для лесных видов.

Следует отметить, что полученные в результате работы данные носят предварительный характер и требуют дальнейшего подтверждения за счет увеличения числа как митохондриальных генов, так и добавления ядерных локусов.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200182-1 «Эволюция наземной биоты востока Азии: палеонтологические, экологические и генетические аспекты»).

Funding

This research is part of the state-commissioned assignment No. 124012200182-1 from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation to Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences.

Литература

- Бобров, В. В. (2013) Новый вид долгохвостки (Reptilia, Sauria, Lacertidae, *Takydromus*) из южного Вьетнама. *Современная герпетология*, т. 13, № 3–4, с. 97–100.
- Картавцев, Ю. Ф. (2005) *Молекулярная эволюция и популяционная генетика*. Владивосток: Изд-во Дальневосточного университета, 233 с.
- Крестов, П. В., Баркалов, В. Ю., Омелько, А. М., и др. (2009) Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии. *Комаровские чтения*, вып. 56, с. 5–63.
- Малярчук, Б. А. (2012) Селективные процессы и адаптивная эволюция гена цитохрома b углозубов рода *Salamandrella*. *Генетика*, т. 48, № 6, с. 713–718.
- Маслова, И. В., Портнягина, Е. Ю. (2021) Корейская долгохвостка *Takydromus wolteri* Fischer, 1885. В кн.: *Красная книга Российской Федерации. Животные*. 2-е изд. М.: ВНИИ Экология, с. 460–461.

- Назаренко, А. А. (1990) Орнитофаунистический обмен между южной и северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниково-межледниковый цикл. *Журнал общей биологии*, т. 51, № 1, с. 89–106.
- Ратников, В. Ю., Маслова, И. В., Омелько, В. Е., Тиунов, М. П. (2024) Чешуйчатые пресмыкающиеся позднего голоцена из отложений пещеры Медвежий Клык на хребте Лозовый (Южный Сихотэ-Алинь, Приморский край). *Амурский зоологический журнал*, т. 16, № 3, с. 763–781. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-3-763-781>
- Семеновичева, Е. Ю., Маслова, И. В. (2010) О распространении ящериц рода *Takydromus* в южных районах российского Дальнего Востока. *Казанская наука*, № 8, с. 40–45.
- Шереметьева, И. Н., Попова, А. А. (2025) Эволюция лесов Восточноазиатского флористического царства увеличила количество видов у азиатских травяных ящериц (*Takydromus*). *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*, № 5, с. 564–571.
- Шереметьева, И. Н., Попова, А. А., Горобейко, У. В., Маслова, И. В. (2025) Генетическая изменчивость гена цитохрома *b* мтДНК амурской долгохвостки *Takydromus amurensis* Peters, 1881 на юге Дальнего Востока России. *Генетика*, т. 61, № 8, с. 62–69.
- Шереметьева, И. Н., Попова, А. А., Маслова, И. В. и др. (2026) Изменчивость гена цитохрома *b* мтДНК корейской долгохвостки *Takydromus wolteri* Fischer, 1885 на юге Дальнего Востока России. *Генетика*, т. 62, № 2, с. 69–80.
- Ао, Н., Rohling, E. J., Li, X. et al. (2023) Northern hemisphere ice sheet expansion intensified Asian aridification and the winter monsoon across the mid-Pleistocene transition. *Communications Earth & Environment*, vol. 4, no. 1, article 36. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00686-9>
- Avice, J. C. (2000) *Phylogeography: The history and formation of species*. Cambridge: Harvard University Press, 447 p. <https://doi.org/10.2307/j.ctv1nzfj7>
- Bálint, M., Domisch, S., Engelhardt, C. H. M. et al. (2011) Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature Climate Change*, vol. 1, no. 6, pp. 313–318. <https://doi.org/10.1038/nclimate1191>
- Bouzat, J. L. (2010) Conservation genetics of population bottlenecks: The role of chance, selection, and history. *Conservation Genetics*, no. 11, no. 2, pp. 463–478. <https://doi.org/10.1007/s10592-010-0049-0>
- Cai, Y., Yan, J., Xu, X. F. et al. (2012) Mitochondrial DNA phylogeography reveals a west–east division of the northern grass lizard (*Takydromus septentrionalis*) endemic to China. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 50, no. 2, pp. 137–144. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2012.00655.x>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A. et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, vol. 486, no. 7401, pp. 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Chou, W.-H., Truong, N. Q., Pauwels, O. S. G. (2001) A new species of *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) from Vietnam. *Herpetologica*, vol. 57, no. 4, pp. 497–508. <http://www.jstor.org/stable/3893056>
- Ellepola, G., Pie, M. R., Pethiyagoda, R. et al. (2022) The role of climate and islands in species diversification and reproductive-mode evolution of Old World tree frogs. *Communications Biology*, vol. 5, no. 1, article 347. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03292-1>
- Frankham, R. (1997) Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, no. 78, no. 3, pp. 311–327. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.46>
- Frankham, R. (2005) Genetics and extinction. *Biological Conservation*, no. 126, no. 2, pp. 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002>
- Frankham, R., Ralls, K. (1998) Inbreeding leads to extinction. *Nature*, vol. 392, no. 6675, pp. 441–442. <https://doi.org/10.1038/33022>
- Fu, J., Wen, L. (2023) Impacts of quaternary glaciation, geological history and geography on animal species history in continental East Asia: A phylogeographic review. *Molecular Ecology*, vol. 32, no. 16, pp. 4497–4514. <https://doi.org/10.1111/mec.17053>
- Garvin, M. R., Bielawski, J. P., Gharrett, A. J. (2012) Positive Darwinian selection in the piston that powers proton pumps in complex I of the mitochondria of Pacific salmon. *PLoS One*, vol. 7, no. 8. [Online]. Available at: <https://doi.org/10.1371/annotation/8a7e2019-c039-4a54-b797-e9adb2ce4efc> (accessed 18.07.2025).
- Gering, E. J., Opazo, J. C., Storz, J. F. (2009) Molecular evolution of cytochrome *b* in high- and low-altitude deer mice (genus *Peromyscus*). *Heredity*, vol. 102, no. 3, pp. 226–235. <https://doi.org/10.1038/hdy.2008.124>
- Guo, K., Hu, Y.-H., Chen, J. et al. (2024) A new species of the genus *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Northeastern Guangxi, China. *Animals*, vol. 14, no. 10, article 1402. <https://doi.org/10.3390/ani14101402>
- Hall, T. A. (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98. *Nucleic Acids Symposium Series*, vol. 41, no. 41, pp. 95–98.

- Harrison, S. P., Yu, G., Takahara, H., Prentice, I. C. (2001) Diversity of temperate plants in east Asia. *Nature*, vol. 413, no. 6852, pp. 129–130. <https://doi.org/10.1038/35093166>
- Hewitt, G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, vol. 405, no. 6789, pp. 907–913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hewitt, G. M. (2004) The structure of biodiversity — insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology*, vol. 1, article 4. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-1-4>
- Hoban, S., Campbell, C. D., da Silva, J. M. et al. (2021) Genetic diversity is considered important but interpreted narrowly in country reports to the Convention on Biological Diversity: Current actions and indicators are insufficient. *Biological Conservation*, vol. 261, article 109233. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109233>
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J. et al. (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, vol. 11, no. 6, pp. 609–623. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x>
- IUCN Red List of threatened species. Version 2025-2. (2025) [Online]. Available at: <https://www.iucnredlist.org> (accessed 18.07.2025).
- Jeong, T. J., Jun, J., Han, S. et al. (2013) DNA barcode reference data for the Korean herpetofauna and their applications. *Molecular Ecology Resources*, vol. 13, no. 6, pp. 1019–1032. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12055>
- Kardos, M., Armstrong, E., Fitzpatrick, S. et al. (2021) The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation. *PNAS*, vol. 118, no. 48, article e2104642118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2104642118>
- Laikre, L., Allendorf, F. W., Aroner, L. C., et al. (2010) Neglect of genetic diversity in implementation of the convention on biological diversity. *Conservation Biology*, vol. 24, no. 1, pp. 86–88. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01425.x>
- Lee, J. L., Yushchenko, P. V., Suwannapoom, C. et al. (2024) A multi-gene phylogeny of the Asian kukri snakes (*Oligodon* Fitzinger, 1826): Sharpening the blade of the second largest serpent radiation (Reptilia: Squamata: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 201, article 108215, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108215>
- Liu, J. (1999) Sauropterygian from Triassic of Guizhou, China. *Chinese Science Bulletin*, vol. 44, no. 14, pp. 1312–1315. <https://doi.org/10.1007/BF02885852>
- Ma, W.-W., Liu, H., Zhao, W.-G., Liu, P. (2016) The complete mitochondrial genome of *Takydromus amurensis* (Squamata: Lacertidae). *Mitochondrial DNA Part B*, vol. 1, no. 1, pp. 214–215. <https://doi.org/10.1080/23802359.2016.1155091>
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 203 p.
- McClellan, D. A., Palfreyman, E. J., Smith, M. J. et al. (2005) Physicochemical evolution and molecular adaptation of the cetacean and artiodactyl cytochrome *b* proteins. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 22, no. 3, pp. 437–455. <https://doi.org/10.1093/molbev/msi028>
- Motokawa, M. (2000) Biogeography of living mammals in the Ryukyu Islands. *Tropics*, vol. 10, no. 1, pp. 63–71. <https://doi.org/10.3759/tropics.10.63>
- Ni, J., Cao, X., Jeltsch, F., Herzschuh, U. (2014) Biome distribution over the last 22,000yr in China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 409, pp. 33–47. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.04.023>
- Ota, H., Honda, M., Chen, S.-L. et al. (2002) Phylogenetic relationships, taxonomy, character evolution and biogeography of the lacertid lizards of the genus *Takydromus* (Reptilia: Squamata): A molecular perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 76, no. 4, pp. 493–509. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00084.x>
- Pavlicev, M., Mayer, W. (2009) Fast radiation of the subfamily Lacertinae (Reptilia: Lacertidae): History or methodical artefact? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 52, no. 3, pp. 727–734. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.04.020>
- Portniagina, E. Yu., Maslova, I. V., Han, S.-H. (2019) Habitat and altitudinal distribution of two lizard species of genus *Takydromus* from the Northeast Asia (Far East of Russia, Republic of Korea). *Russian Journal of Herpetology*, vol. 26, no. 1, pp. 8–16. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2019-26-1-8-16>
- Qiu, Y.-X., Fu, C.-X., Comes, H. P. (2011) Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 59, no. 1, pp. 225–244. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.01.012>
- Raffard, A., Santoul, F., Cucherousset, J., Blanchet, S. (2019) The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: A meta-analysis. *Biological Reviews*, no. 94, no. 2, pp. 648–661. <https://doi.org/10.1111/brv.12472>

- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C. et al. (2017) DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 34, no. 12, pp. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Semenishcheva, E. Yu., Han, S. H., Maslova, I. V. (2016) Analysis of biotopical distribution peculiarities of two lizard species of genus *Takydromus* inhabiting the north-eastern Asia (Far East of Russia, Republic of Korea). In: *8th World Congress of Herpetology: Abstracts*. Hangzhou: WCH8 Organizing Committee Publ., p. 178.
- Sgrò, C. M., Lowe, A. J., Hoffmann, A. A. (2011) Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications*, no. 4, no. 2, pp. 326–337. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00157.x>
- Shaw, R. E., Farquharson, K. A., Bruford, M. W. et al. (2025) Global meta-analysis shows action is needed to halt genetic diversity loss. *Nature*, vol. 638, no. 8051, pp. 704–710. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08458-x>
- Takehana, Y., Matsuda, Y., Ikuta, J. et al. (2016) Genetic population structure of the Japanese grass lizard, *Takydromus tachydromoides* (Reptilia: Squamata), inferred from mitochondrial cytochrome b variations. *Current Herpetology*, vol. 35, no. 1, pp. 22–32. <https://doi.org/10.5358/hsj.35.22>
- The Convention on Biological Diversity*. (1992) [Online]. Available at: <https://www.cbd.int/convention/text> (accessed 18.07.2025).
- Tseng, S.-P., Wang, C.-J., Li, S.-H., Lin, S.-M. (2015) Within-island speciation with an exceptional case of distinct separation between two sibling lizard species divided by a narrow stream. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 90, pp. 164–175. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.022>
- Tseng, S.-P., Li, S.-H., Hsieh, C.-H. et al. (2014) Influence of gene flow on divergence dating — implications for the speciation history of *Takydromus* grass lizards. *Molecular Ecology*, vol. 23, no. 19, pp. 4770–4784. <https://doi.org/10.1111/mec.12889>
- Wang, J., Lyu, Z.-T., Yang, C.-Y. et al. (2019) A new species of the genus *Takydromus* (Squamata, Lacertidae) from southwestern Guangdong, China. *ZooKeys*, vol. 871, pp. 119–139. <https://doi.org/10.3897/zookeys.871.35947>
- Wang, Y.-Y., Gong, S.-P., Liu, P., Wang, X. (2017) A new species of the genus *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Tianjingshan forestry station, northern Guangdong China. *Zootaxa*, vol. 4338, no. 3, pp. 441–458. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4338.3.2>
- Yu, D.-N., Ji, X. (2013) The complete mitochondrial genome of *Takydromus wolteri* (Squamata: Lacertidae). *Mitochondrial DNA*, vol. 24, no. 1, pp. 3–5. <https://doi.org/10.3109/19401736.2012.710223>
- Zhou, X., Yang, J., Xiao, G. et al. (2023) Megacycles of climate and vegetation in East Asia since 3 Ma. *CATENA*, vol. 229, article 107195. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107195>
- Ziegler, T., Böhme, W., Bischoff, W. (1999) Comments on the grass lizards (Lacertidae: *Takydromus*) of Vietnam and Myanmar. *Hamadryad*, vol. 24, no. 1, pp. 39–42.

References

- Ao, H., Rohling, E. J., Li, X. et al. (2023) Northern hemisphere ice sheet expansion intensified Asian aridification and the winter monsoon across the mid-Pleistocene transition. *Communications Earth & Environment*, vol. 4, no. 1, article 36. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00686-9> (In English)
- Avice, J. C. (2000) *Phylogeography: The history and formation of species*. Cambridge: Harvard University Press, 447 p. <https://doi.org/10.2307/j.ctv1nznfj7> (In English)
- Bálint, M., Domisch, S., Engelhardt, C. H. M. et al. (2011) Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature Climate Change*, vol. 1, no. 6, pp. 313–318. <https://doi.org/10.1038/nclimate1191> (In English)
- Bobrov, V. V. (2013) A new species of grass lizard (Reptilia, Sauria, Lacertidae, *Takydromus*) from southern Vietnam. *Current Studies in Herpetology*, vol. 13, no. 3–4, pp. 97–100. (In Russian)
- Bouzat, J. L. (2010) Conservation genetics of population bottlenecks: The role of chance, selection, and history. *Conservation Genetics*, no. 11, no. 2, pp. 463–478. <https://doi.org/10.1007/s10592-010-0049-0> (In English)
- Cai, Y., Yan, J., Xu, X. F. et al. (2012) Mitochondrial DNA phylogeography reveals a west–east division of the northern grass lizard (*Takydromus septentrionalis*) endemic to China. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 50, no. 2, pp. 137–144. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2012.00655.x> (In English)
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A. et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, vol. 486, no. 7401, pp. 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148> (In English)

- Chou, W.-H., Truong, N. Q., Pauwels, O. S. G. (2001) A new species of *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) from Vietnam. *Herpetologica*, vol. 57, no. 4, pp. 497–508. <http://www.jstor.org/stable/3893056> (In English)
- Ellepola, G., Pie, M. R., Pethiyagoda, R. et al. (2022) The role of climate and islands in species diversification and reproductive-mode evolution of Old World tree frogs. *Communications Biology*, vol. 5, no. 1, article 347. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03292-1> (In English)
- Frankham, R. (1997) Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, no. 78, no. 3, pp. 311–327. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.46> (In English)
- Frankham, R. (2005) Genetics and extinction. *Biological Conservation*, no. 126, no. 2, pp. 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002> (In English)
- Frankham, R., Ralls, K. (1998) Inbreeding leads to extinction. *Nature*, vol. 392, no. 6675, pp. 441–442. <https://doi.org/10.1038/33022> (In English)
- Fu, J., Wen, L. (2023) Impacts of quaternary glaciation, geological history and geography on animal species history in continental East Asia: A phylogeographic review. *Molecular Ecology*, vol. 32, no. 16, pp. 4497–4514. <https://doi.org/10.1111/mec.17053> (In English)
- Garvin, M. R., Bielawski, J. P., Gharrett, A. J. (2012) Positive Darwinian selection in the piston that powers proton pumps in complex I of the mitochondria of Pacific salmon. *PLoS One*, vol. 7, no. 8. [Online]. Available at: <https://doi.org/10.1371/annotation/8a7e2019-c039-4a54-b797-e9adb2ce4efc> (accessed 18.07.2025). (In English)
- Gering, E. J., Opazo, J. C., Storz, J. F. (2009) Molecular evolution of cytochrome *b* in high- and low-altitude deer mice (genus *Peromyscus*). *Heredity*, vol. 102, no. 3, pp. 226–235. <https://doi.org/10.1038/hdy.2008.124> (In English)
- Guo, K., Hu, Y.-H., Chen, J. et al. (2024) A new species of the genus *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Northeastern Guangxi, China. *Animals*, vol. 14, no. 10, article 1402. <https://doi.org/10.3390/ani14101402> (In English)
- Hall, T. A. (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98. *Nucleic Acids Symposium Series*, vol. 41, no. 41, pp. 95–98. (In English)
- Harrison, S. P., Yu, G., Takahara, H., Prentice, I. C. (2001) Diversity of temperate plants in east Asia. *Nature*, vol. 413, no. 6852, pp. 129–130. <https://doi.org/10.1038/35093166> (In English)
- Hewitt, G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, vol. 405, no. 6789, pp. 907–913. <https://doi.org/10.1038/35016000> (In English)
- Hewitt, G. M. (2004) The structure of biodiversity — insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology*, vol. 1, article 4. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-1-4> (In English)
- Hoban, S., Campbell, C. D., da Silva, J. M. et al. (2021) Genetic diversity is considered important but interpreted narrowly in country reports to the Convention on Biological Diversity: Current actions and indicators are insufficient. *Biological Conservation*, vol. 261, article 109233. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109233> (In English)
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J. et al. (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, vol. 11, no. 6, pp. 609–623. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x> (In English)
- IUCN Red List of threatened species. Version 2025-2. (2025) [Online]. Available at: <https://www.iucnredlist.org> (accessed 18.07.2025). (In English)
- Jeong, T. J., Jun, J., Han, S. et al. (2013) DNA barcode reference data for the Korean herpetofauna and their applications. *Molecular Ecology Resources*, vol. 13, no. 6, pp. 1019–1032. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12055> (In English)
- Kardos, M., Armstrong, E., Fitzpatrick, S. et al. (2021) The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation. *PNAS*, vol. 118, no. 48, article e2104642118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2104642118> (In English)
- Kartavtsev, Yu. F. (2005) *Molecular evolution and population genetics for marine biologists*. Vladivostok: Far Eastern University Publ., 234 p. (In Russian)
- Krestov, P. V., Barkalov, V. Yu., Omelko, A. M. et al. (2009) Relic vegetation complexes in the modern refugia of Northeast Asia. *V. L. Komarov Memorial Lectures*, vol. 56, pp. 5–63. (In Russian)
- Laikre, L., Allendorf, F. W., Aroner, L. C., et al. (2010) Neglect of genetic diversity in implementation of the convention on biological diversity. *Conservation Biology*, vol. 24, no. 1, pp. 86–88. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01425.x> <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01425.x> (In English)
- Lee, J. L., Yushchenko, P. V., Suwannapoom, C. et al. (2024) A multi-gene phylogeny of the Asian kukri snakes (*Oligodon* Fitzinger, 1826): Sharpening the blade of the second largest serpent radiation (Reptilia: Squamata: Colubridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 201, article 108215, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108215> (In English)
- Liu, J. (1999) Sauropterygian from Triassic of Guizhou, China. *Chinese Science Bulletin*, vol. 44, no. 14, pp. 1312–1315. <https://doi.org/10.1007/BF02885852> (In English)

- Ma, W.-W., Liu, H., Zhao, W.-G., Liu, P. (2016) The complete mitochondrial genome of *Takydromus amurensis* (Squamata: Lacertidae). *Mitochondrial DNA Part B*, vol. 1, no. 1, pp. 214–215. <https://doi.org/10.1080/23802359.2016.1155091> (In English)
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 203 p. (In English)
- Malyarchuk, B. A. (2012) Selective processes and adaptive evolution of the cytochrome b gene in salamanders of the genus *Salamandrella*. *Genetika*, vol. 48, no. 6, pp. 713–718. (In Russian)
- Maslova, I. V., Portnyagina, E. Yu. (2021) White-striped grass lizard *Takydromus wolteri* Fischer, 1885. *Red Data Book of the Russian Federation. Animals*. 2nd ed. Moscow: VNI Ecology Publ., pp. 460–461. (In Russian)
- McClellan, D. A., Palfreyman, E. J., Smith, M. J. et al. (2005) Physicochemical evolution and molecular adaptation of the cetacean and artiodactyl cytochrome b proteins. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 22, no. 3, pp. 437–455. <https://doi.org/10.1093/molbev/msi028> (In English)
- Motokawa, M. (2000) Biogeography of living mammals in the Ryukyu Islands. *Tropics*, vol. 10, no. 1, pp. 63–71. <https://doi.org/10.3759/tropics.10.63> (In English)
- Nazarenko, A. A. (1990) Avifaunal interchange between the north and the south Asia in the eastern edge of the continent: The last glacial–interglacial cycle. *Journal of General Biology*, vol. 51, no. 1, pp. 89–106. (In Russian)
- Ni, J., Cao, X., Jeltsch, F., Herzschuh, U. (2014) Biome distribution over the last 22,000yr in China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 409, pp. 33–47. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.04.023> (In English)
- Ota, H., Honda, M., Chen, S.-L. et al. (2002) Phylogenetic relationships, taxonomy, character evolution and biogeography of the lacertid lizards of the genus *Takydromus* (Reptilia: Squamata): A molecular perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 76, no. 4, pp. 493–509. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00084.x> (In English)
- Pavlicev, M., Mayer, W. (2009) Fast radiation of the subfamily Lacertinae (Reptilia: Lacertidae): History or methodical artefact? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 52, no. 3, pp. 727–734. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.04.020> (In English)
- Portniagina, E. Yu., Maslova, I. V., Han, S.-H. (2019) Habitat and altitudinal distribution of two lizard species of genus *Takydromus* from the Northeast Asia (Far East of Russia, Republic of Korea). *Russian Journal of Herpetology*, vol. 26, no. 1, pp. 8–16. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2019-26-1-8-16> (In English)
- Qiu, Y.-X., Fu, C.-X., Comes, H. P. (2011) Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 59, no. 1, pp. 225–244. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.01.012> (In English)
- Raffard, A., Santoul, F., Cucherousset, J., Blanchet, S. (2019) The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: A meta-analysis. *Biological Reviews*, no. 94, no. 2, pp. 648–661. <https://doi.org/10.1111/brv.12472> (In English)
- Ratnikov, V. Yu., Maslova, I. V., Omelko, V. E., Tiunov, M. P. (2024) Late Holocene squamated reptiles from the Medvezhiy Klyk Cave on the Lozovy Ridge (Southern Sikhote-Alin, Primorsky Krai). *Amurian Zoological Journal*, vol. 16, no. 3, pp. 763–781. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-3-763-781> (In Russian)
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C. et al. (2017) DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 34, no. 12, pp. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248> (In English)
- Semenishcheva, E. Yu., Han, S. H., Maslova, I. V. (2016) Analysis of biotopical distribution peculiarities of two lizard species of genus *Takydromus* inhabiting the north-eastern Asia (Far East of Russia, Republic of Korea). In: *8th World Congress of Herpetology: Abstracts*. Hangzhou: WCH8 Organizing Committee Publ., p. 178. (In English)
- Semenitscheva, E. Y., Maslova, I. V. (2010) On distribution of lizards of genus *Takydromus* in southern parts of Russian Far East. *Kazan Science*, no. 8, pp. 40–45. (In Russian)
- Sgrò, C. M., Lowe, A. J., Hoffmann, A. A. (2011) Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications*, no. 4, no. 2, pp. 326–337. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00157.x> (In English)
- Shaw, R. E., Farquharson, K. A., Bruford, M. W. et al. (2025) Global meta-analysis shows action is needed to halt genetic diversity loss. *Nature*, vol. 638, no. 8051, pp. 704–710. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08458-x> (In English)
- Sheremetyeva, I. N., Popova, A. A. (2025) Evolution of East Asian forest kingdom has increased the number of Asian grass lizard (*Takydromus*) species. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*, no. 5, pp. 564–571. <https://doi.org/10.1134/S1062359024612291> (In Russian)

- Sheremetyeva, I. N., Popova, A. A., Gorobeyko, U. V., Maslova, I. V. (2025) Genetic variability of the MtDNA cytochrome *b* gene of the Amur grass lizard *Takydromus amurensis* Peters, 1881 in the south of the Russian Far East. *Genetika*, vol. 61, no. 8, pp. 62–69. (In Russian)
- Sheremetyeva, I. N., Popova, A. A., Maslova, I. V. et al. (2026) Variability of the mtDNA cytochrome *b* gene for the mountain grass lizard *Takydromus wolteri* Fischer, 1885 in the south of the Russian Far East. *Genetika*, vol. 62, no. 2, pp. 69–80. (In Russian)
- Takehana, Y., Matsuda, Y., Ikuta, J. et al. (2016) Genetic population structure of the Japanese grass lizard, *Takydromus tachydromoides* (Reptilia: Squamata), inferred from mitochondrial cytochrome *b* variations. *Current Herpetology*, vol. 35, no. 1, pp. 22–32. <https://doi.org/10.5358/hsj.35.22> (In English)
- The Convention on Biological Diversity*. (1992) [Online]. Available at: <https://www.cbd.int/convention/text> (accessed 18.07.2025). (In English)
- Tseng, S.-P., Wang, C.-J., Li, S.-H., Lin, S.-M. (2015) Within-island speciation with an exceptional case of distinct separation between two sibling lizard species divided by a narrow stream. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 90, pp. 164–175. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.022> (In English)
- Tseng, S.-P., Li, S.-H., Hsieh, C.-H. et al. (2014) Influence of gene flow on divergence dating — implications for the speciation history of *Takydromus* grass lizards. *Molecular Ecology*, vol. 23, no. 19, pp. 4770–4784. <https://doi.org/10.1111/mec.12889> (In English)
- Wang, J., Lyu, Z.-T., Yang, C.-Y. et al. (2019) A new species of the genus *Takydromus* (Squamata, Lacertidae) from southwestern Guangdong, China. *ZooKeys*, vol. 871, pp. 119–139. <https://doi.org/10.3897/zookeys.871.35947> (In English)
- Wang, Y.-Y., Gong, S.-P., Liu, P., Wang, X. (2017) A new species of the genus *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Tianjingshan forestry station, northern Guangdong China. *Zootaxa*, vol. 4338, no. 3, pp. 441–458. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4338.3.2> (In English)
- Yu, D.-N., Ji, X. (2013) The complete mitochondrial genome of *Takydromus wolteri* (Squamata: Lacertidae). *Mitochondrial DNA*, vol. 24, no. 1, pp. 3–5. <https://doi.org/10.3109/19401736.2012.710223> (In English)
- Zhou, X., Yang, J., Xiao, G. et al. (2023) Megacycles of climate and vegetation in East Asia since 3 Ma. *CATENA*, vol. 229, article 107195. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107195> (In English)
- Ziegler, T., Böhme, W., Bischoff, W. (1999) Comments on the grass lizards (Lacertidae: Takydromus) of Vietnam and Myanmar. *Hamadryad*, vol. 24, no. 1, pp. 39–42. (In English)

Для цитирования: Шереметьева, И. Н. (2026) Особенности распределения генетического разнообразия у видов рода *Takydromus*. *Амурский зоологический журнал*, т. XVIII, № 1, с. 235–249. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-1-235-249>

Получена 11 августа 2025; прошла рецензирование 3 марта 2026; принята 16 марта 2026.

For citation: Sheremetyeva, I. N. (2026) Genetic diversity distribution patterns in species of the genus *Takydromus*. *Amurian Zoological Journal*, vol. XVIII, no. 1, pp. 235–249. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-1-235-249>

Received 11 August 2025; reviewed 3 March 2026; accepted 16 March 2026.