



УДК 598.112

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГИС-МОДЕЛИРОВАНИЯ ДЛЯ АНАЛИЗА РАСПРОСТРАНЕНИЯ СРЕДНЕЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA MEDIA* LANTZ ET CYRÉN, 1920, НА ТЕРРИТОРИИ ДАГЕСТАНА (РОССИЯ)

И.В. Доронин<sup>1\*</sup>, Л.Ф. Мазанаева<sup>2</sup> и М.А. Доронина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;  
e-mail: igor.doronin@zin.ru, ivdoronin@mail.ru

<sup>2</sup>Дагестанский государственный университет, ул. Гаджиева, 43-а, 367025 Махачкала, Республика Дагестан, Россия;  
e-mail: mazanaev@mail.ru

### РЕЗЮМЕ

В публикации приводятся результаты ГИС-моделирования с помощью программы MaxEnt 3.3.3k области распространения средней ящерицы, *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920, в прошлом, настоящем и будущем. При анализе были использованы географические координаты 26 мест находок вида на территории Дагестана. Полученные модели прошлого распространения (последний ледниковый максимум и средний голоцен) в северо-восточной части Кавказа демонстрируют стабильное расположение потенциально пригодной территории в границах известного современного ареала. Показано отсутствие заметных изменений границ ареала вида при потенциальном потеплении климата в будущем (2050 и 2070 гг.). Мы можем сделать вывод об отсутствии угроз для средней ящерицы со стороны глобального потепления, кроме того, антропогенное воздействие на дагестанские популяции минимально. Были выявлены наиболее перспективные территории для поиска новых популяций: выше и ниже по течению рек Самур, Курах, Андийское Койсу и Аварское Койсу. Кроме того, к ним можно отнести ущелья в среднем течении рек Гамриозень, Халагорк, Уллучай и Чирагчай. Отметим, что эта территория слабо изучена герпетологами.

**Ключевые слова:** *Lacerta media*, ареал, Дагестан, Кавказ, моделирование, MaxEnt.

## THE USE OF GIS-MODELING FOR THE ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION OF THREE-LINED LIZARD, *LACERTA MEDIA* LANTZ ET CYRÉN, 1920, IN THE TERRITORY OF DAGESTAN (RUSSIA)

I. V. Doronin<sup>1\*</sup>, L. F. Mazanaeva<sup>2</sup> and M. A. Doronina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;  
e-mail: ivdoronin@mail.ru

<sup>2</sup>Dagestan State University, st. Gadzhieva, 43-a, 367025 Makhachkala, Republic of Dagestan, Russia;  
e-mail: mazanaev@mail.ru

### ABSTRACT

The publication presents the results of GIS modelling using the MaxEnt 3.3.3k program for the distribution of the *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920 in the past, present time and future. During the analysis, the geographical coordinates of 26 places of finds of the species in the territory of Dagestan were used. The obtained models of past distribution (the Last Glacial Maximum and Middle Holocene) in the northeastern part of the Caucasus demonstrate a stable location of a potentially suitable territory within the boundaries of the known modern range. It was shown

\*Автор-корреспондент / Corresponding author

no noticeable changes in the range of the species with potential climate warming in the future (2050 and 2070). We can conclude that there are no threats to the species from global warming, in addition, the anthropogenic impact on Dagestan populations is minimal. The most promising areas were identified for the search for new populations: upstream and downstream the Samur, Kurakh, Andy-Koysu and Avar Koysu rivers. In addition, they include the gorges in the middle reaches of the Gamriozen, Halagork, Uluchay and Chiragchay rivers. This territory is poorly studied by herpetologists.

**Key words:** *Lacerta media*, area, Dagestan, Caucasus, modeling, MaxEnt.

## ВВЕДЕНИЕ

Средняя ящерица, *Lacerta media* Lantz et Sугрén, 1920 (Рис. 1) – наиболее уязвимый и узкоареальный вид зеленых ящериц рода *Lacerta* в фауне России, занесенный в Красную книгу РФ (Даревский [Darevsky] 2001). История изучения её распространения началась только в первой половине XX века после опубликования описания Ланца и Сирена. На протяжении длительного периода, вплоть до настоящего времени, *L. media* нередко ошибочно определяли как симпатричных с ней прыткую, *L. agilis* Linnaeus, 1758, и полосатую, *L. strigata* Eichwald, 1831, ящериц. Это значительно затрудняет анализ её распространения. Тем не менее за последнее время из печати вышел ряд публикаций, посвященных изучению вида на северной границе ареала в пределах российского Кавказа – Дагестана (Мазанаева и Орлова [Mazanaeva and Orlova] 2009; Мазанаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016) и Краснодарского края (Островских и Плотников [Ostrovskikh and Plotnikov] 2009; Туниев и Островских [Tuniyev and Ostrovskikh] 2017). Необходимо отметить, что эта территория зачастую не указывается при описании ее ареала (Ahmadzadeh et al. 2013b; Šmíd et al. 2014).

Проведение современных исследований ареалов животных уже трудно представить без применения геоинформационных систем (ГИС). Особую популярность приобретает анализ видовой ниши (Elith et al. 2006; Elith and Leathwick 2009). Теоретической основой таких работ служит гипотеза Гриннелла (Grinnell 1917), что каждый вид занимает свою уникальную экологическую нишу. Отметим, что параллельно с Дж. Гриннеллом у истоков теории экологической ниши стоял и Ч. Элтон; первый из них сближал свой термин с местообитанием, поэтому часто к его концепции применяют термин «пространственная ниша»,

тогда как второй – с местом вида в пищевой цепи – «трофическая ниша». В дальнейшем теория ниши получила свое развитие в работах Дж. Хатчинсона (Pocheville 2015). Его представление о нише как о многомерном объекте, который можно представить в гиперпространстве осей экологических параметров, позволило применить для ее исследования математический анализ, в том числе и моделирование (см. подробнее – Лисовский и Оболенская [Lisovsky and Obolenskaya] 2014).

Исследователями была отмечена несомненная значимость ГИС-моделирования для изучения экотермных животных, таких как рептилии, с ограниченной климатической толерантностью и более высокой зависимостью от климатических условий (Buckley et al. 2012). Кроме того, по сравнению с птицами и млекопитающими, рептилии (и в частности – лацертидные ящерицы) характеризуются относительно малой мобильностью, что также влияет на результативность модели. Ранее среди видов Lacertini отечественной герпетофауны были проанализированы ареалы скальных ящериц рода *Darevskia* с использованием ГИС (Доронин [Doronin] 2012, 2015).

Описание и картирование ареала средней ящерицы на Кавказе было затронуто рядом авторов. Представленный в их работах картографический материал (процитированы лишь некоторые работы, в основном упоминающиеся в других разделах этой публикации) можно разделить по способу отображения информации на четыре группы: 1) нанесение на физическую или административную карту известных точек находок ящериц (Алекперов [Alekpervov] 1978; Roitberg et al. 2000; Šmíd et al. 2014; Мазанаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016); 2) нанесение предполагаемых границ ареалов без конкретизации находок (Банников и др. 1971; (Даревский [Darevsky] 2001; Островских и Плотников [Ostrovskikh and Plotnikov] 2009); 3) объединение первого и второ-



**Рис. 1.** Средняя ящерица, *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920 (A – половозрелый самец, B – сеголетка), окрестности с. Рутул, Рутульский р-н, Дагестан, Россия, 28.07.2009.

**Fig. 1.** Three-lined Lizard, *Lacerta media* Lantz et Cyrén, 1920 (A – ad. male, B – juvenile), vicinities of Rutul, Rutulsky District, Dagestan, Russia, 28.07.2009.

го подхода (Банников и др. [Bannikov et al.] 1977); 4) выделение квадратов, построенных на основе равноугольной графической проекции Меркатора (системы UTM, 50×50 км), в пределах которых известна хотя бы одна точка находки (Sindaco and Jeremčenko 2008).

Для *L. media* нам известна только одна работа, где была использована ГИС-программа – DIVA-GIS (Ahmadzadeh et al. 2013a). Согласно данным Ф. Ахмадзаде с соавторами средняя ящерица имеет наибольшую потенциальную область распространения среди видов «*Lacerta trilineata* group»<sup>1</sup>: начиная от Загросских гор в западном Иране, до центральных районов Греции, что значительно превосходит реальные границы ареала вида. Это соответствует области распространения трехлинейчатой ящерицы, *L. trilineata* Bedriaga, 1886, согласно воззрениям на объем вида в середине XX века, т.е. когда *L. media* рассматривалась как ее подвид. Однако в этой публикации для всего российского Кавказа, где проходит северная граница ареала номинативного подвида, были учтены только три точки, что не могло не повлиять на достоверность полученных данных. Неудивительно, что на полученных картах северный макросклон Кавказа полностью выпал из потенциального распространения средней ящерицы. При этом Кавказ – перспективная территория для филогенетических исследований зеленых ящериц, поскольку здесь предполагается наличие целого ряда рефугиумов различного возраста, в том числе и северо-восточного Кавказа – семиаридные котловины внутригорных районов Дагестана (Мазанаева и Туниев [Mazanaeva and Tuniyev] 2011).

Не так давно были разработаны новые подходы поиска рефугиумов, связанные с ГИС-моделированием ареалов (Скоринов и Литвинчук [Skorinov and Litvinchuk] 2016). Основным положением, на котором они базируются, выступает предположение, что виды характеризуются стабильными нишами, не меняющимися, по крайней мере, в течение последних нескольких десятков тысяч лет. Как следствие, изучив современные климатические предпочтения вида, можно экстраполировать эти данные на прогнозируемые условия прошлого, что становится дополнительным источником информации (в совокупности

с палеонтологическими и филогенетическими данными) для изучения истории формирования ареалов. Это же применимо и к моделированию их области распространения в будущем, что используется (в том числе и в герпетологических работах) для выявления динамики потенциального изменения ареала и оценки предполагаемого ущерба изученному виду от последствий глобального потепления (Литвинчук [Litvinchuk] 2017).

Исходя из вышесказанного, целью данной работы было создать модель прошлого, современного и будущего ареала средней ящерицы на территории Дагестана, дать характеристику расположения потенциально пригодных для нее территорий, что имеет высокую природоохранную значимость.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалами для данного исследования послужили коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, ЗИН РАН), Зоологического музея Московского государственного университета (Москва, ЗМ МГУ), Харьковского национального университета им. В.И. Каразина (Харьков, МП ХНУ), собственные полевые исследования 1980–2018 гг., а также литературные данные.

Всего наш список находок *L. media* на территории Дагестана включил 26 локалитетов (Табл. 1). Определение географических (десятичных) координат в полевых условиях производили с помощью GPS навигатора (Garmin); при работе с музейными коллекциями и литературными источниками использовали интерактивные карты ([www.wikimapia.org](http://www.wikimapia.org) и [www.maps.google.ru](http://www.maps.google.ru))

При построении моделей использовали 19 биоклиматических параметров, отражающих данные по температуре и осадкам территории (Busby 1991), которые позволяют провести интерполяцию наблюдаемых данных с 1950 по 2000 гг. (Current) (Hijmans et al. 2005). Эти показатели имеют наибольшее значение для распределения наземных биологических объектов (Hijmans et al. 2005). Мы не использовали данные по высоте местности, так как от них в значитель-

<sup>1</sup>По нашему мнению здесь необходимо использовать термин «надвидовой комплекс» (superspecies complex) и обозначение *Lacerta (trilineata)*.

Таблица 1. Места находок *Lacerta media* на территории Дагестана, использованные при моделировании.  
Table 1. Locations of *Lacerta media* in Dagestan, used in modeling.

Локалитет (Locality)	Тип растительности (Type of vegetation)	Координаты, десятичные (Coordinates, decimal)	Высота, м над ур.м. (Height, m asl)	Источник информации (The source of information)
1 Ахтынский р-н, с. Ахты и окр. (Akhtynsky District, Akhty and vicinity)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.4501, 47.7398	1060–1700	ЗММГУ 13972; Красовский [Krasovsky] 1932; Roitberg et al. 2000; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
2 Ахтынский р-н, с. Гдынк (Akhtynsky District, Gdynk)	Нагорные ксерофиты, горная степь (Upland xerophytes, mountain steppe)	41.4582, 47.6646	1400–1750	ЗММГУ 13973–13974; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
3 Ахтынский р-н, с. Эрых (Akhtynsky District, Zrykh)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.4892, 47.5524	1150–1810	Красовский [Krasovsky] 1932; Roitberg et al., 2000; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
4 Ахтынский р-н, с. Калук (Akhtynsky District, Kaluk)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.4669, 47.6669	1100–1500	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
5 Ахтынский р-н, с. Кудчак (= Кудлах) (Akhtynsky District, Kudchak (= Kudchah))	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.4346, 47.6484	1342–2222	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
6 Ахтынский р-н, с. Куркал (= Курукал) (Akhtynsky District, Kurkal (= Kurukal))	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.4432, 47.6774	1144–1935	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
7 Ахтынский р-н, с. Хрюг (Akhtynsky District, Hryug)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.4805, 47.5893	1125–1850	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
8 Ботлихский р-н, с. Ботлих (Botlikhsky District, Botlikh)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	42.6816, 46.2099	845–1550	ЗИНРАН 19707; МПХНУ 26694; Roitberg et al., 2000; Зиненко и Гончаренко [Zinenko and Goncha- renko] 2011; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
9 Ботлихский р-н, с. Хелетури (Botlikhsky District, Heleturi)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	42.6211, 46.2174	920–1400	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
10 Куракский р-н, с. Куказ (Kurakhsy District, Kukaz)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.5447, 47.8622	1100–1670	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
11 Куракский р-н, с. Курах (Kurakhsy District, Kurakh)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.5783, 47.7776	1270–1650	Roitberg et al., 2000; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
12 Куракский р-н, с. Кугул (Kurakhsy District, Kutul)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.5469, 47.9624	980–1550	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
13 Рутульский р-н, с. Амсар (Rutulsky District, Amsar)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.6066, 47.3248	1400–1620	Roitberg et al., 2000; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016

Таблица 1. Продолжение.  
Table 1. Continued.

	Локалитет (Locality)	Тип растительности (Type of vegetation)	Координаты, десятичные (Coordinates, decimal)	Высота, м над ур.м. (Height, m asl)	Источник информации (The source of information)
14	Рутульский р-н, с. Кича (= Киче) (Rutulsky District, Kicha (=Kiche))	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.5263, 47.4710	1265–2000	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
15	Рутульский р-н, с. Рутул и окр. (Rutulsky District, Rutul and vicinity)	Нагорные ксерофиты, горная степь (Upland xerophytes, mountain steppe)	41.5287, 47.4161	1300–1950	ЗММГУ 2460, 13975, 14481; Красовский, 1932; Roithberg et al., 2000; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
16	Рутульский р-н, с. Сегут (= Сюгут) (Rutulsky District, Segut (= Sugut))	Сосновый лес (Pine forest)	41.6505, 47.1168	1600–1650	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
17	Рутульский р-н, с. Хнюх (Rutulsky District, Hnyuh)	Нагорные ксерофиты, горная степь (Upland xerophytes, mountain steppe)	41.5793, 47.4317	1700–2200	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
18	Рутульский р-н, с. Шиназ (Rutulsky District, Shinaz)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	41.6013, 47.3643	1550–1700	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
19	Тляринский р-н, с. Гидатли (Tlyaratinsky District, Gidatli)	Нагорные ксерофиты, горная степь (Upland xerophytes, mountain steppe)	42.2623, 46.3807	1270–1600	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
20	Тляринский р-н, с. Кособ (Tlyaratinsky District, Kosob)	Нагорные ксерофиты, дубово-грабовый сосняк (Upland xerophytes, oak- hornbeam pine)	42.2420, 46.3655	1300–1550	ЗММГУ 11278; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
21	Цумадинский р-н, с. Агвали (Tsumadinsky District, Agvali)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	42.5441, 46.1126	1045–1450	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
22	Цумадинский р-н, с. Тисси-Ахитли (Tsumadinsky District, Tissi-Akhitli)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	42.4944, 46.1040	1085–1380	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
23	Шамильский р-н, с. Гоор (Shamilsky District, Goor)	Горная степь (Mountain steppe)	42.4445, 46.5732	1225	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
24	Шамильский р-н, с. Раглуб (Shamilsky District, Ratlub)	Горная степь (Mountain steppe)	42.3646, 46.4405	1140–1520	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
25	Шамильский р-н, с. Тидиб (Shamilsky District, Tidib)	Горная степь (Mountain steppe)	42.3945, 46.5798	1330–1550	ЗММГУ 13976; Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016
26	Шамильский р-н, с. Хебда (Shamilsky District, Hebda)	Нагорные ксерофиты (Upland xerophytes)	42.4420, 46.5539	980–1650	Мазаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016

ной степени линейно зависимы температурные параметры (Harris et al. 2013). Кроме того, при моделировании ареала средней ящерицы с данными по высотам и без них полученные модели распространения оказались идентичными.

Эти сведения были получены из базы Worldclim (<http://www.worldclim.org>) в разрешении 30 arc-секунд и 10 arc-minute. В этой же базе были взяты слои, описывающие климатические условия во время последнего ледникового (гляциального) максимума (около 22 тыс. лет назад) (Last Glacial Maximum) и среднего голоцена (около 6 тыс. лет назад) (Mid-Holocene).

С помощью программы ENMTools 1.4.3 (Warren et al. 2010) были удалены локалитеты, близко расположенные друг к другу и находящиеся в одном и том же квадрате (1×1 км) и проведен корреляционный анализ между слоями. При анализе хорологии ящериц использовали программу MaxEnt (Maximum Entropy Species Distribution Modelling, версию 3.3.3k) ([www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/](http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/)), в которой экстраполяция (моделирование) географического распространения биологических видов проводится методом максимальной энтропии. Метод максимальной энтропии применяется для поиска свойств распределения факторов среды в наборе точек пространства (ячеек изучаемого раstra), в которых вид обитает: по исходной гипотезе в таком наборе свойства распределений факторов среды, влияющих на распространение вида, должны быть максимально близки свойствам распределений этих факторов во всем изучаемом географическом пространстве (Elith et al. 2011).

С помощью данной программы созданы карты наиболее вероятных областей распространения ящериц и определен вклад каждого фактора в построение модели. Программа MaxEnt позволяет определить степень влияния параметров среды (в %) на границы области распространения изучаемого таксона (Phillips and Dudik 2008). Для тестирования полученных моделей использовали 25% точек. На начальном этапе при построении первичной модели производилась оценка значимости биоклиматических параметров, а впоследствии – исключение малозначимых и коррелирующих друг с другом. В результате этих действий оставлялась группа из 3–4 наиболее значимых параметров, на основе которых строились окончательные модели. Оценка достоверности модели

проводилась с использованием встроенной функции построения кривой AUC (area under receiver operating characteristic (ROC) curve), отражающей чувствительность вида к параметрам и его специфичность. Значение индекса AUC выше 0.75 и близкое к единице означает высокую степень достоверности построенной модели (Elith 2002).

Для оценки того, как климатические изменения повлияют на пространственное распределение *L. media* в будущем (2050 и 2070 гг.), также использовали растровые слои из базы WorldClim, рассчитанные с использованием хорошо зарекомендовавшей себя (Brandefelt et al. 2013) климатической модели CCSM4 (Gent et al. 2011) для четырех репрезентативных траекторий концентраций (RCP), разработанных Межправительственной группой по изменению климата (IPCC). RCP являются сценариями климатических состояний, характеризующими величину антропогенно-обусловленного радиационного воздействия, достигаемого к 2100 г. по сравнению с 1750 г. (2.6, 4.5, 6.0 и 8.5 Вт/м<sup>2</sup>). Согласно этим сценариям вероятные оценки увеличения глобальной температуры к концу 2100 г. составят: 0.2–1.8 °C (RCP 2.6); 1.0–2.6 °C (RCP 4.5); 1.3–3.2 °C (RCP 6.0); 2.6–4.8 °C (RCP 8.5). Визуализацию ГИС-карт провели с помощью программы DIVA-GIS 7.5.0 ([www.diva-gis.org](http://www.diva-gis.org)) (Scheldeman and van Zonneveld 2010).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В нашем исследовании при моделировании прошлой, настоящей и будущей области распространения вида были получены хорошие результаты производительности модели потенциального распределения (индекс AUC  $\geq 0.998$ ). Полученные карты по этим данным надежно характеризуют особенности распространения изученного вида и позволяют нам в совокупности с новым материалом дать свои замечания и дополнения.

Наиболее значимый вклад в построение модели ( $\geq 10\%$ ) современного ареала вида внесли (в порядке убывания) количество осадков наиболее жаркого сезона (bio 18), средняя температура наиболее холодного сезона (bio 11), количество осадков за сезон (bio 15) и средняя температура наиболее сухого сезона (bio 9) (Табл. 2). Высокий вклад параметров bio 9 и 11 характеризуют *L. media* как обитателя территории с выраженным континентальным климатом; с недостаточным

увлажнением (400–600 мм в год) можно связать доминирование bio 15 и 18.

В исследованиях Ф. Ахмадзаде с соавторами (Ahmadzadeh et al. 2013a) наибольший вклад в построение глобальной модели ареала средней ящерицы внесли сезонная температура (bio 4), годовое количество осадков (bio 12), количество осадков наиболее влажного сезона (bio 16) и количество осадков наиболее холодного сезона (bio 19). Эти показатели полностью не соответствуют нашим данным, что, по-видимому, может свидетельствовать о значительной региональной специфике условий обитания вида, особенно в условиях горного ландшафта.

Наиболее значимый вклад в построение модели среднеголоценового ареала вида внесли количество осадков за сезон (bio 15), среднегодовая температура (bio 1), минимальная температура наиболее холодного месяца (bio 6), количество осадков наиболее сухого месяца (bio 14). Они во многом соответствуют показателям модели ареала в гляциальный максимум: также преобладают bio 1, 6, 15; отличие заключается в доминировании bio 9 и количества осадков наиболее сухого сезона (bio 17).

При моделировании вероятного ареала с учетом климатических трендов к 2050 и 2070 гг. набор ключевых параметров оказался практически идентичным при всех сценариях потепления – bio 9, 11, 14, 15. Эти же четыре параметра выходят на первый план при моделировании ареала прошлого и настоящего, что говорит об их стабильном вкладе в формирование «пространственной ниши» средней ящерицы.

В публикациях по моделированию ареалов различных групп организмов неоднократно была отмечена связь широты экологической амплитуды видов с качеством моделирования и структурой вкладов используемых параметров: чем вид более стенотопен, тем меньше набор параметров окружающей среды, доминирующий по вкладу в построение ГИС-модели ареала (см. подробнее – Дудов [Dudov] 2016). В нашем случае превалирование четырех параметров и наличие среди них одного ведущего говорят о стенотопности *L. media*.

На ГИС-модели современного распространения вида (Рис. 2) наиболее подходящая с климатической позиции область выявлена в ландшафтной зоне передовых хребтов Дагестана, отчетливо формирующих северную и восточную границу

ядра ареала, внутригорной и высокогорной зонах – южная и западная границы. Мы можем ожидать новых находок средней ящерицы выше и ниже по течению рек Самур, Курах, Андийское Койсу и Аварское Койсу. Кроме того, перспективными являются ущелья в среднем течении рек Гамриозень, Халагорк, Улучай и Чирагчай. Отметим, что эта территория слабо изучена герпетологами. Интересно сопоставить ГИС-ранжирование территории по пригодности с данными полевых исследований: в районе с. Ботлих плотность населения вида составляет 7.5–10 экз./га, при этом территория отнесена к зоне средней (74–56%) и низкой (56–37%) вероятности обитания, в то время как в районе сел Ахты, Рутул и Тидиб средняя ящерица более многочисленна (12–62 экз./га), а территория вошла в ядро ареала с максимальной вероятностью (100–74%).

Согласно ранее опубликованным данным (Мазанаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenдеров] 2016) дагестанские популяции изолированы от закавказской части ареала вида. Это делает данную географическую популяцию удобным объектом для ГИС-моделирования. В то же время на картах в определителях А.Г. Банникова с соавторами (Банников [Bannikov] 1971, 1977) и в очерке А.Л. Агасяна с соавторами (Agasyan et al. 2009) дизъюнкции (по крайней мере, в долине р. Самур) отсутствуют. Полученные полевые данные и ГИС-карты говорят в пользу наличия изоляции дагестанских популяций: на картах четко прослеживается южная граница благоприятной области для этой ящерицы в регионе. Это соответствует изоляции Северо-Восточного и Куро-Араксинского рефугиумов средиземноморской герпетофауны на Кавказе (Tuniyev 1995).

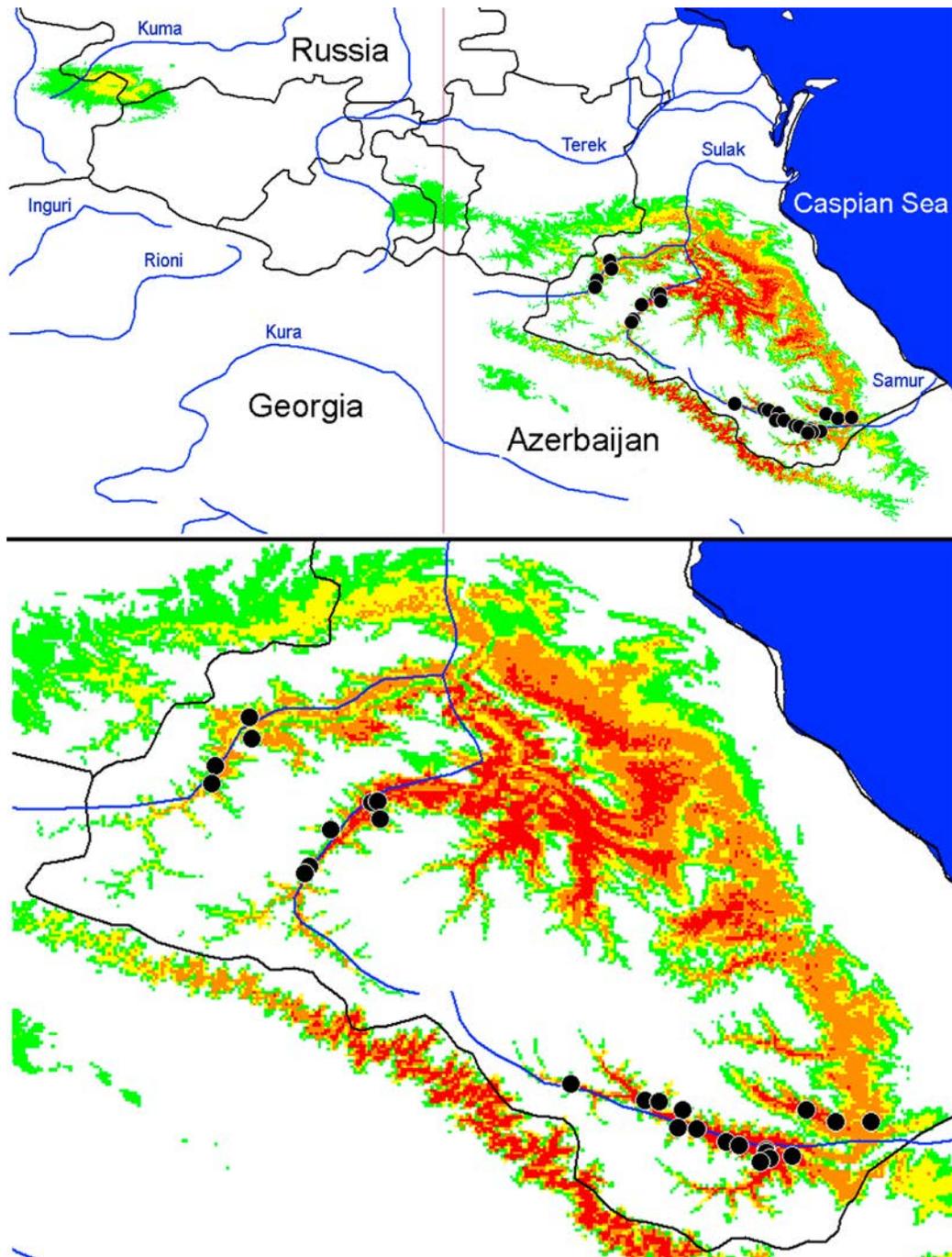
В понимании Н.П. Наумова (Наумов [Naumov] 1963) географическая популяция «населяет территорию с географически однородными условиями существования – зону сходного благоприятствования» (с. 307). Это соответствует выявлению на полученных ГИС-картах отдельных ядер ареала – территорий с максимально подходящими условиями и вероятностью обнаружения на ней изучаемого объекта. Географическая популяция, в свою очередь, распадается на более мелкие пространственные группировки – экологические популяции, состоящие из обитателей одного местообитания (биотопа). В нашем случае под это понятие подходят популяции *L. media* от-

**Таблица 2.** Вклад (в %) задействованных параметров в построение моделей распространения *Lacerta media* на территории Дагестана.  
**Table 3.** Contribution (in %) of the parameters involved in the construction of *Lacerta media* distribution models in Dagestan.

Параметр Модель	bio1	bio2	bio3	bio4	bio5	bio6	bio7	bio8	bio9	bio10	bio11	bio12	bio13	bio14	bio15	bio16	bio17	bio18	bio19
Current	0.5	5.8	9	8.9	0	0	9	0.4	10	0	15.1	0.1	0	0.8	14	0	0	22.1	4.2
Mid-Holocene	13.2	6.2	4	0.2	0	11.5	5.4	3	9.2	0	7	0	0.3	11.4	20.2	1.1	0	4	3.4
Last Glacial Maximum	26.8	2.1	2.3	0.4	0.3	14.9	0	2.9	11.2	0	3.4	0	0	2.9	10	0	11.4	7	4.1
2050_грс2.6 (0,2-1,8°C)	0.1	5.9	6.7	1.4	0	0	4.1	3.9	12.7	0	27.2	0	0	12.5	21	0	0	1.3	3.1
2050_грс4.5 (1,0-2,6°C)	0	5.2	8.9	1.1	0	0	4	1.7	13.3	0	26.4	0	0.2	3.5	15.5	0	12.5	1	6.7
2050_грс6.0 (1,3-3,2°C)	0	6.9	6.8	0.8	0	0	3.2	2.1	13.3	0	29.1	0	0	11.8	18.4	0	2.4	0.6	4.6
2050_грс8.5 (2,6-4,8°C)	0	6.4	6.3	0.3	0.6	0	3.1	9	7.3	0	30.4	0	0	13.9	13.4	0	0	0.1	9.2
2070_грс2.6 (0,2-1,8°C)	0	7.6	8	1	0	0	3.9	2.7	11.6	0.8	27.7	0	0.2	13.5	17	0	0.1	0.7	5.2
2070_грс4.5 (1,0-2,6°C)	0	4.6	9.6	1.1	0	0	3.5	1.2	11.3	0.7	24.8	0.2	0	16.8	17.8	0	0	0.9	7.5
2070_грс6.0 (1,3-3,2°C)	0	5.4	13.1	2.8	0	0	5.3	2.5	31.3	0	5.7	0	0.1	11.6	17	0	0.6	0.8	3.8
2070_грс8.5 (2,6-4,8°C)	0	8.3	7.4	2.9	0.2	0	0.8	2.6	22.3	0	20.1	0	0.2	13.2	16	0	0	0.6	5.5

*Примечание:* серым цветом выделены биоклиматические параметры, вносящие наибольший вклад в построение моделей; bio 1 – среднегодовая температура ( $\times 10$ ; °C); bio 2 – среднесуточная амплитуда температур (средняя для месяца (максимум – минимум)); bio 3 – изотермичность (распределение амплитуды температурных колебаний) (bio2/bio7) ( $\times 100$ ); bio 4 – сезонная температура ( $SD \times 100$ ); bio 5 – максимальная температура наиболее жаркого месяца ( $\times 10$ ; °C); bio 6 – минимальная температура наиболее холодного месяца ( $\times 10$ ; °C); bio 7 – среднегодовая амплитуда температур (bio5-bio6) ( $\times 10$ ; °C); bio 8 – средняя температура наиболее влажного сезона ( $\times 10$ ; °C); bio 9 – средняя температура наиболее сухого сезона ( $\times 10$ ; °C); bio 10 – средняя температура наиболее жаркого сезона ( $\times 10$ ; °C); bio 11 – средняя температура наиболее холодного сезона ( $\times 10$ ; °C); bio 12 – годовое количество осадков (мм); bio 13 – количество осадков наиболее влажного месяца (мм); bio 14 – количество осадков наиболее сухого сезона (мм); bio 15 – количество осадков за сезон (CV; %); bio 16 – количество осадков наиболее влажного сезона (мм); bio 17 – количество осадков наиболее сухого сезона (мм); bio 18 – количество осадков наиболее жаркого сезона (мм); bio 19 – количество осадков наиболее холодного сезона (мм).

*Note:* bio 1 – annual average temperature ( $\times 10$ ; °C); bio 2 – annual daily temperature difference (minimal temperature – maximal temperature); bio 3 – isothermal parameter (bio2/bio7) ( $\times 100$ ); bio 4 – temperature seasonality ( $SD \times 100$ ); bio 5 – maximum temperature of the warmest month ( $\times 10$ ; °C); bio 6 – minimum temperature of the coldest month ( $\times 10$ ; °C); bio 7 – annual temperature scale (bio5-bio6) ( $\times 10$ ; °C); bio 8 – average temperature of the warmest quarter of the year ( $\times 10$ ; °C); bio 9 – average temperature of the driest quarter of the year ( $\times 10$ ; °C); bio 10 – average temperature of the warmest quarter of the year ( $\times 10$ ; °C); bio 11 – average temperature of the coldest quarter of the year ( $\times 10$ ; °C); bio 12 – average annual precipitation (mm); bio 13 – precipitation of the wettest month (mm); bio 14 – precipitation of the driest month (mm); bio 15 – seasonality of precipitation (CV; %); bio 16 – precipitation of the wettest quarter of the year (mm); bio 17 – precipitation of the driest quarter of the year (mm); bio 18 – precipitation of the warmest quarter of the year (mm); bio 19 – precipitation of the coldest quarter of the year (mm).



**Рис. 2.** Модель современного потенциального распространения средней ящерицы, *Lacerta media*, созданная с помощью программы MaxEnt 3.3.3k. Использованы только точки находок с территории Дагестана (показаны кругами черного цвета). Внизу – увеличенный фрагмент изученной территории. Здесь и далее: цветная заливка обозначает области вероятного распространения с высокой (100–74%; красный цвет), средней (74–56%; оранжевый цвет), низкой (56–37%; желтый цвет) и крайне низкой (37–19%; зеленый цвет) вероятностью встречи.

**Fig. 2.** Potential distribution modeling of *Lacerta media* obtained with MaxEnt 3.3.3k. Used only localities in Dagestan (marked by black circles). Below is an enlarged fragment of the studied territory. Here and below: colors in the map designate different suitability values: high (100–74%; red), medium (74–56%; orange), low (56–37%; yellow), and extremely low (37–19%; green).

дельных семиаридных котловин крупных горных рек (Рис. 3).

В предшествующей публикации (Мазанаева и Аскендеров [Mazanaeva and Askenderov] 2016) ставилось под вопрос обнаружение средней ящерицы в предгорье Главного Кавказского хребта между г. Варташеном (= г. Огуз) и с. Халкалы Азербайджана на южном склоне Главного Кавказского хребта (Алекперов [Aleperov] 1978). До публикации Алекперова эта территория была включена в область распространения ящерицы на карте в монографии Банникова с соавторами ([Bannikov et al.] 1977). Данные ГИС-моделирования говорят о наличии здесь подходящих климатических условий для вида. Область потенциального распространения вида (но с меньшей вероятностью обнаружения) простирается и на сопредельную с Дагестаном территорию Чечни (Веденский, Ножай-Юртовский, Шатойский р-ны), где имеются аридные котловины востока Северо-Юрской депрессии. Они также были отнесены Б.С. Туниевым к ксерофитным рефугиумам, отличающимся друг от друга набором видов геретофауны (Туниев 1995). Карта потенциальных ареалов, полученная нами с использованием программы MaxEnt, в общих чертах верно характеризует особенности распространения вида, однако в ряде случаев она содержит явные искажения, поэтому ее прогностическая роль не должна переоцениваться. Так, в благоприятную область попали не пригодные для вида территории – высокогорье на севере Азербайджана и юго-западе Дагестана (Тляратинский р-н). Как было отмечено нами при работе с моделированием ареалов видов герпетофауны Крыма (Кукушкин и Доронин [Kukushkin and Doronin] 2015), по-видимому, сетка базы WordClim с ячейками 1×1 км является слишком грубой для сравнительно небольших, но сложных в отношении рельефа и климатических условий таких горных регионов, как Кавказ и Крым, не отражает в полной мере разнообразие мезоклиматов и не учитывает микроклиматические особенности территории. Помимо того, что программа в силу своих характеристик не способна учесть все многообразие факторов,

обуславливающих распространение животного, на результаты оказывает влияние неточность климатических баз, неравномерность изученности ареала и его сохранность, а также, вероятно, история заселения видом региона (т.е. несоответствие фактического и потенциального ареалов).

Еще одной территорией, отмеченной на всех полученных картах как благоприятной для обитания средней ящерицы, является регион Кавказских Минеральных Вод, где средняя ящерица достоверно неизвестна, но проходят границы ареалов многих средиземноморских видов, либо имеются их изолированные участки ареала. Так, по данным А.Д. Михеева (Михеев [Mikheev] 2005) подавляющее большинство реликтов во флоре этой территории средиземноморского происхождения. Из списка фауны КМВ наиболее наглядный пример – оливковый полоз, *Platyceps najadum* (Eichwald, 1831) (вероятнее всего – вымерший здесь вид), ставший вместе со средней ящерицей индикатором наличия рефугиумов средиземноморских видов герпетофауны Кавказа (Туниев 1995).

Обе полученных ГИС-модели прошлого распространения в северо-восточной части Кавказа (Рис. 4) демонстрируют стабильное расположение потенциально пригодной территории (100–56% вероятности обнаружения) в границах известного современного ареала. Это еще раз подтверждает положение о наличии на данной территории рефугиума. Как и следовало ожидать для этого ксерофильного вида, площадь пригодной территории во время последнего ледникового (гляциального) максимума заметно уступает таковой на среднеголоценовой модели.

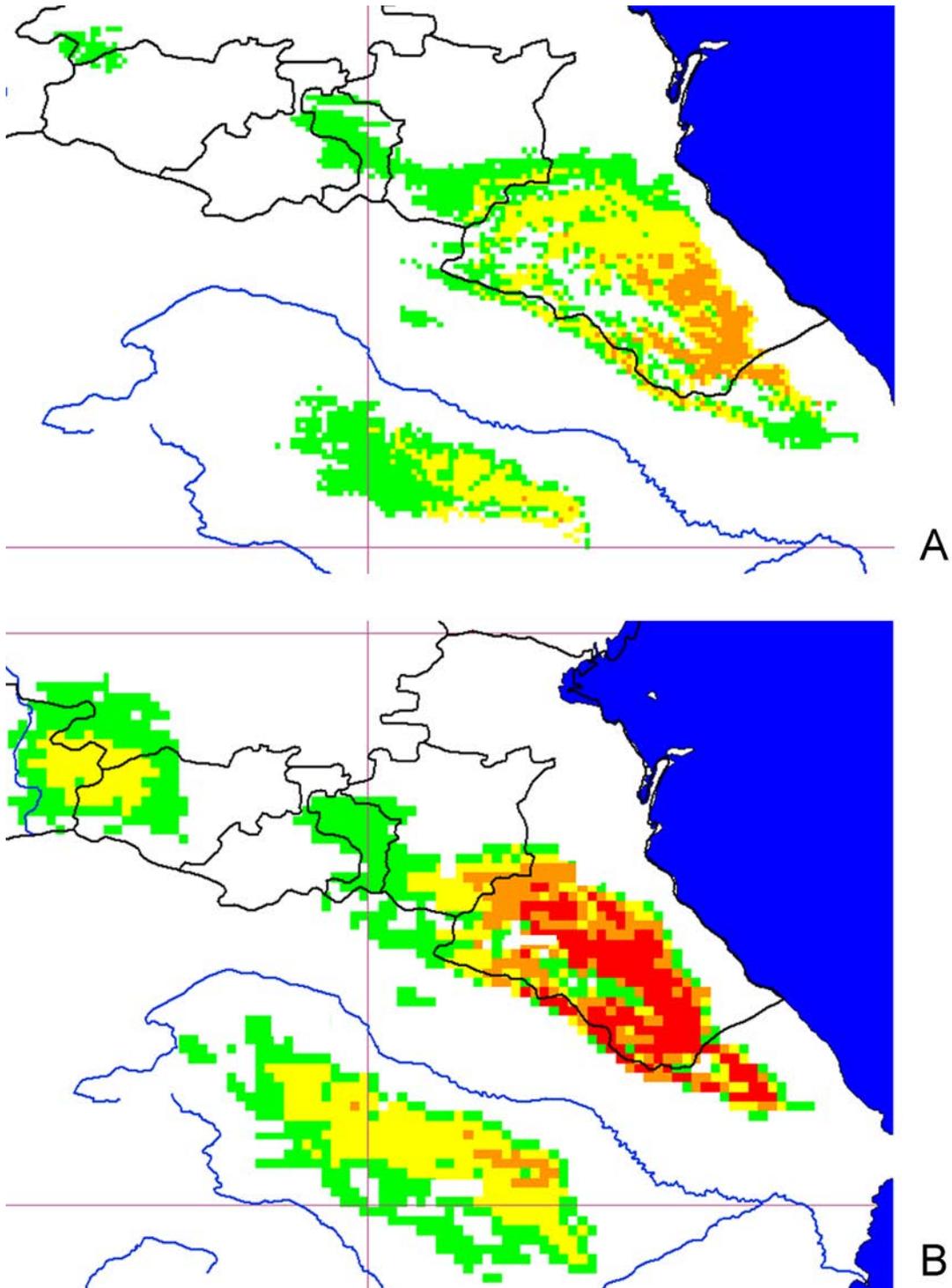
Наши интерпретации полученных карт палеоареалов не могут быть подтверждены или опровергнуты фактическими палеонтологическими находками в силу их отсутствия на территории Дагестана. Единственное указание на подобную находку в пределах Кавказа – обнаружение нижней челюсти средней ящерицы в мустьерских слоях (верхний плейстоцен) пещеры Швалиети Грузии (Векуа [Vekua] 1991). При этом указанный материал требует более детального изучения и подтверждения видового определения<sup>2</sup>. По

<sup>2</sup>Несомненный интерес представляют и другие находки Lacertidae из плейстоцен-голоценовых местонахождений Грузии с отсутствующим родовым и (или) видовым определением (Буачидзе [Buachidze] 1973; Алифанов [Alifanov] 2012; Blain et al. 2014).



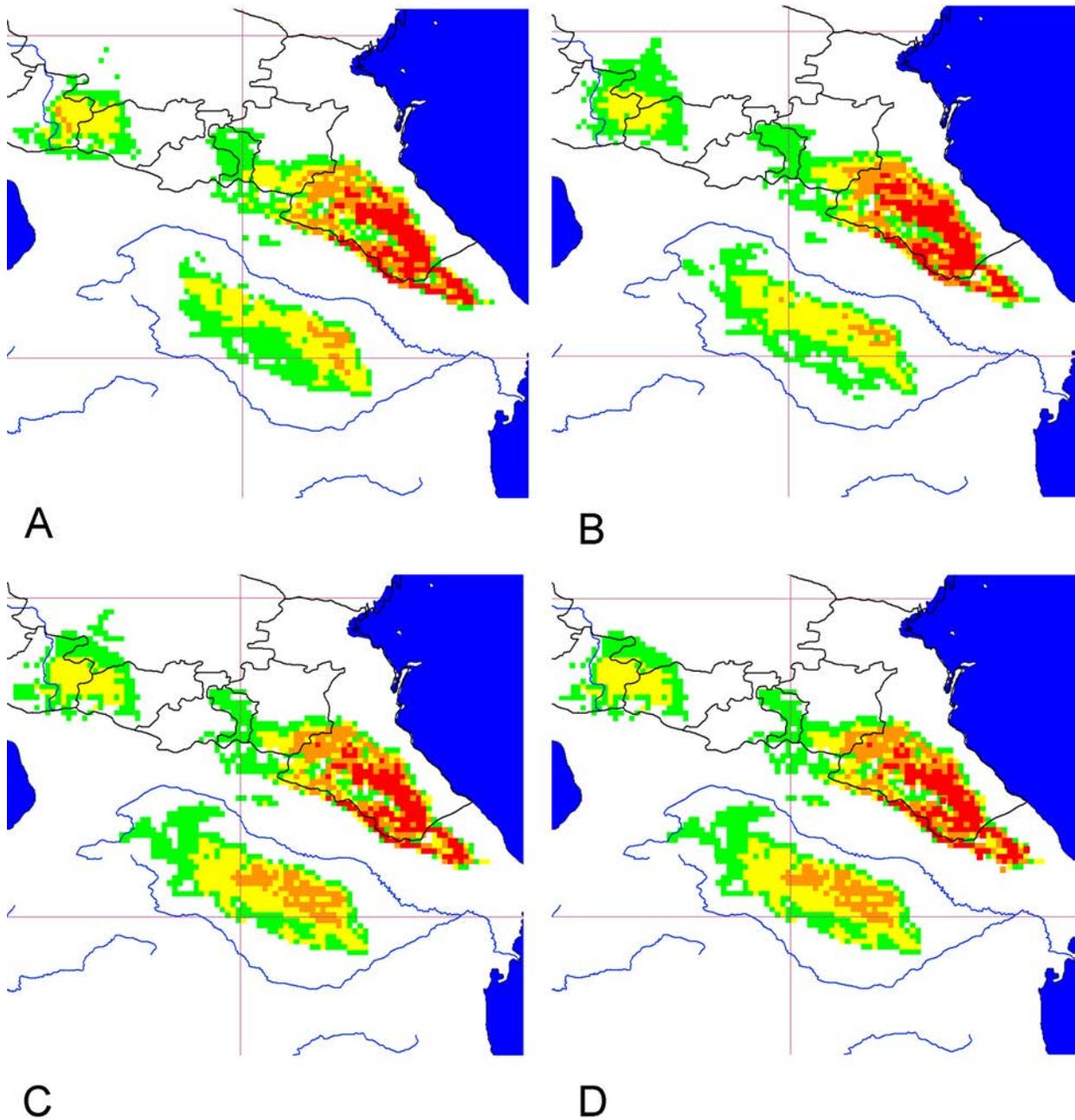
**Рис. 3.** Места обитания средней ящерицы, *Lacerta media*: А – окрестности с. Ахты, ущелье р. Ахтычай, 4.05.2013; В – ущелье р. Самур, 2.05.2012.

**Fig. 3.** Habitat of *Lacerta media*: А – the vicinity of Akhty, the gorge of the Akhtychay River, 4.05.2013; В – the gorge of the Samur River, 2.05.2012.



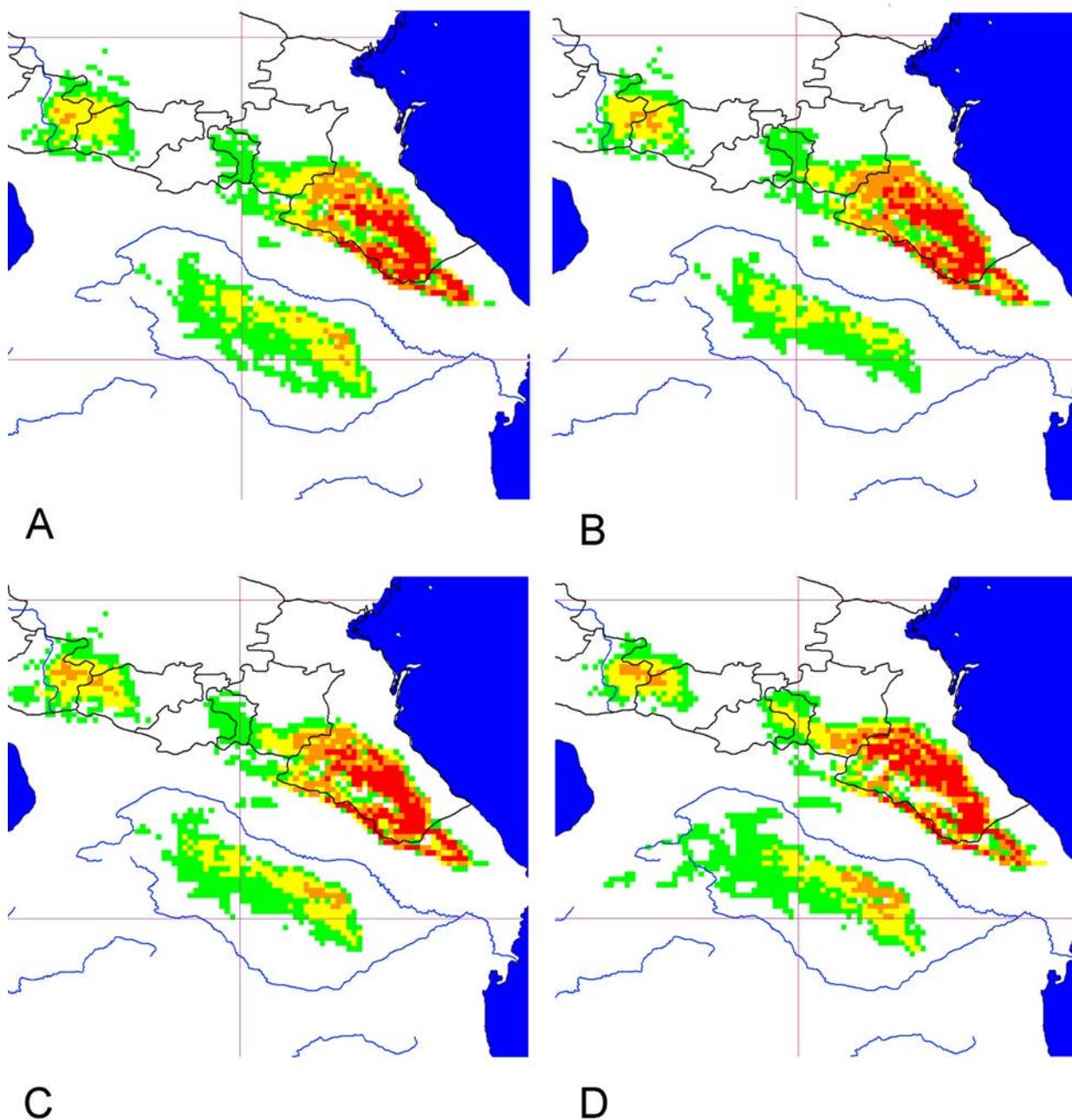
**Рис. 4.** Модели потенциального распространения средней ящерицы, *Lacerta media* во время последнего ледникового (гляциально-го) максимума (А) и среднего голоцена (В), созданные с помощью программы MaxEnt 3.3.3k.

**Fig. 4.** Potential distribution modeling of *Lacerta media* in the Last Glacial Maximum (A) and Mid-Holocene (B) obtained with MaxEnt 3.3.3k.



**Рис. 5.** Модели потенциального распространения средней ящерицы, *Lacerta media* к 2050 г., созданные с помощью программы MaxEnt 3.3.3k: A – RCP 2.6; B – RCP 4.5; C – RCP 6.0; D – RCP 8.5.

**Fig. 5.** Potential distribution modeling of *Lacerta media* by 2050 obtained with MaxEnt 3.3.3k.: A – RCP 2.6; B – RCP 4.5; C – RCP 6.0; D – RCP 8.5.



**Рис. 6.** Модели потенциального распространения средней ящерицы, *Lacerta media* к 2070 г., созданные с помощью программы MaxEnt 3.3.3k: А – RCP 2.6; В – RCP 4.5; С – RCP 6.0; D – RCP 8.5.

**Fig. 6.** Potential distribution modeling of *Lacerta media* by 2070 obtained with MaxEnt 3.3.3k.: А – RCP 2.6; В – RCP 4.5; С – RCP 6.0; D – RCP 8.5.

той же причине мы не можем привлечь и сведения по филогении дагестанских популяций и датировкам их «молекулярных часов». Но наши данные не противоречат датировкам для вида в целом (Ahmadzadeh et al. 2013b): отделение клады «*Lacerta media*» в «*Lacerta trilineata* group» произошло в плиоцене (около 3.5 млн. лет назад) и было спровоцировано горообразованием в Анатолии, а дальнейшие климатические колебания сформировали современную картину расхождения линий. Появление закавказской субклады датируют 1 млн. лет, при этом расселение средней ящерицы в регионе шло, вероятнее всего, из Гирканского рефугиума (в указанной статье он назван Эльбурским).

Карты будущего распространения средней ящерицы (Рис. 5, 6) демонстрируют в целом стабильность расположения и площади пригодных местообитаний в Дагестане. Мы можем сделать вывод об отсутствии угроз для вида со стороны глобального потепления. Основная причина сокращения численности вида на Черноморском побережье Краснодарского края – фрагментация, трансформация и уничтожение местообитаний, пресс браконьерства (Туниев и Островских [Tuniyev and Ostrovskikh] 2017), в то время как антропогенное воздействие на дагестанские популяции минимально.

Дальнейшие исследования филогении и филогеографии кавказских популяций *L. media* позволят оценить полученные с помощью ГИС данные, более детально проследить историю расселения вида и формирование современных рефугиумов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Н.Б. Ананьевой, Е.А. Голыньскому, О.В. Кукушкину, В.Ф. Орловой, Б.С. Туниеву и Н.Е. Шевченко за помощь и любезные консультации. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 16-04-00395 и 18-04-00040. Работа выполнена в рамках гостемы № АААА-А17-117030310017-8.

## ЛИТЕРАТУРА

- Agasyan A., Tuniyev B., Cogalniceanu D., Wilkinson J., Ananjeva N., Orlov N., Lymberakis P., Crochet P.-A., Disi A. M.M., Hraoui-Bloquet S., Sadek R., Werner Y., Tok V., Ugurtas I. and Sevinç M. 2009. *Lacerta media*. The IUCN Red List of Threatened Species: <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T164749A5922769> (accessed on June 30, 2018).
- Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero M.A., Böhme W., Ilgaz C., Engler J.O., Harris D.J., Üzümlü N. and Rödder D. 2013a. Rapid lizard radiation lacking niche conservatism: ecological diversification within a complex landscape. *Journal of Biogeography*, 40(9): 1807–1818. <https://doi.org/10.1111/jbi.12121>
- Ahmadzadeh F., Flecks M., Rödder D., Böhme W., Ilgaz Ç., Harris D.J., Engler J.O., Üzümlü N. and Carretero M.A. 2013b. Multiple dispersal out of Anatolia: biogeography and evolution of oriental green lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110(2): 398–408. <https://doi.org/10.1111/bij.12129>
- Alekperov A.M. 1978. Amphibians and reptiles of Azerbaijan. Publishing «Elm», Baku, 264 p. [In Russian].
- Alifanov V.R. 2012. Lacertilia. In: E.N. Kurochkin and A.V. Lopatin (Eds.). Fossil vertebrates of Russia and adjacent countries. The reference book for palaeontologists, biologists and geologists. Fossil Reptiles and Birds. Part 2. GEOS, Moscow: 7–136. [In Russian].
- Bannikov A.G., Darevsky I.S. and Rustamov A.K. 1971. Amphibians and reptiles of the USSR. Mysl', Moscow, 303 p. (Series «Directories-determinants of the geographer and traveler»). [In Russian].
- Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K. and Szczerbak N.N. 1977. Guide to Amphibians and Reptiles of the USSR Fauna. Prosveshchenie, Moscow, 414 p. [In Russian].
- Blain H.-A., Agusti J., Lordkipanidze D., Rook L. and Delfino M. 2014. Paleoclimatic and paleoenvironmental context of the Early Pleistocene hominins from Dmanisi (Georgia, Lesser Caucasus) inferred from the herpetofaunal assemblage. *Quaternary science reviews*, 105: 136–150. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.10.004>
- Brandefelt J., Zhang Q., Näslund J.O. and Hartikainen J. 2013. The potential for permafrost in south-central Sweden in the next 60,000 years. Svensk Kärnbränslehantering AB, SKB TR-13-04, Sweden, Report, Stockholm, 75 p.
- Buachidze N.I. 1973. About some features of the Pleistocene fauna of the Shiraki vertebrates. *Reports of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*, 72(2): 501–503. [In Russian].
- Buckley L.B., Hurlbert A.H. and Jetz W. 2012. Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 873–885. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00737.x>
- Busby J.R. 1991. BIOCLIM – a bioclimatic analysis and predictive system. In: C.R. Margules and M.P. Austin (Eds.). Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis. CSIRO, Canberra: 64–68.
- Darevsky I.S. 2001. *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920. In: V.I. Danilov-Danilyan and others (Ed.). Red Data

- Book of the Russian Federation (Animals). AST-Astrel, Moscow: 333–334. [In Russian].
- Doronin I.V. 2012.** The use of GIS for the analysis of the distribution of rock lizards *Darevskia (saxicola)* complex (Sauria: Lacertidae). *Current Studies in Herpetology*, **12**(3/4): 91–122. [In Russian].
- Doronin I.V. 2015.** Distribution data of Rock lizards from the *Darevskia (praticola)* complex (Sauria: Lacertidae). *Current Studies in Herpetology*, **15**(1/2): 3–38. [In Russian].
- Dudov S.V. 2016.** Modeling of species distribution using topography and remote sensing data, with vascular plants of the Tukuringra Range low mountain belt (Zeya state Nature Reserve, Amur Region) as a case study. *Zhurnal Obshchei Biologi*, **77**(2): 122–134. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S2079086417030021>
- Elith J. 2002.** Quantitative methods for modeling species habitat: Comparative performance and an application to Australian plants. In: S. Ferson and M. Burgman (Eds.). *Quantitative methods for conservation biology*: 39–58. [https://doi.org/10.1007/0-387-22648-6\\_4](https://doi.org/10.1007/0-387-22648-6_4)
- Elith J. and Leathwick J.R. 2009.** Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**(1): 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., McOverton J.C., Peterson A.T., Phillips S.J., Richardson K.S., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S. and Zimmermann N.E. 2006.** Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**: 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E. and Yates C.J. 2011.** A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**(1): 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Gent P.R., Danabasoglu G., Donner L.J., Holland M.M., Hunke E.C., Jayne S.R., Lawrence D.M., Neale R.B., Rasch P.J., Vertenstein M., Worley P.H., Yang Z.L. and Zhang M.H. 2011.** The community climate system model version 4. *Journal of Climate*, **24**(19): 4973–4991.
- Grinnell J. 1917.** The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, **34**: 427–433. <https://doi.org/10.1175/2011JCLI4083.1>
- Harris R.M., McQuillan P. and Hughes L. 2013.** A test of the thermal melanism hypothesis in the wingless grasshopper *Phaulacridium vittatum*. *Journal of Insect Science*, **13**(5): 1–18. <https://doi.org/10.1673/031.013.5101>
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. and Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**: 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Krasovsky D.B. 1932.** Materials to the knowledge of the fauna of terrestrial vertebrates Rutul canton of the Dagestan ASSR. *News of T. Godiev 2nd North Caucasian pedagogical institute*, **9**: 185–218. [In Russian].
- Kukushkin O.V. and Doronin I.V. 2015.** Experience in using the Maxent program to analyze the habitats of amphibians and reptiles in the Crimea. 2. Difficulties in interpreting the data. Program and materials of the International Scientific Conference dedicated to the 50th anniversary of the Zoological Museum of the Taurida Academy. Simferopol. P. 63–65. [In Russian].
- Lissovsky A.A. and Obolenskaya E.V. 2014.** A study of the distribution ranges of small mammals from South-Eastern Transbaikalia with ecological niche modeling methods. *Zhurnal Obshchei Biologi*, **75**(5): 353–371. [In Russian].
- Litvinchuk S.N. 2017.** Distribution and conservation status of the banded newt, *Ommatotriton ophryticus* (Amphibia: Caudata). *Nature Conservation Research*, **2**(1): 33–39. [In Russian]. <https://doi.org/10.24189/ncr.2017.054>
- Mazanaeva L.F. and Askenderov A.D. 2016.** The distribution and ecology of the middle lizards *Lacerta media* Lantz et Cyren, 1920 (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in Dagestan. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, **3**: 93–99. [In Russian]. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.316>
- Mazanaeva L.F. and Orlova V.F. 2009.** Three-lined Lizard – *Lacerta media* (Lantz et Cyren, 1920). In: The Red Data Book of the Republic of Dagestan. Ministry of Natural Resources and Environmental Protection of the Republic of Dagestan, Makhachkala: 382–383. [In Russian].
- Mazanaeva L.F. and Tuniyev B.S. 2011.** Zoogeographical analysis of the Dagestan herpetofauna. *Current Studies in Herpetology*, **11**(1/2): 55–76. [In Russian].
- Mikheev A.D. 2005.** Endemism and relict character of flora of the Region of the Caucasus Mineral Waters (the Central Caucasus). Mountain Ecosystems and Their Components. Proceedings of the International Conference. Volume 2. Nalchik: 27–31. [In Russian].
- Naumov N.P. 1963.** Ecology of animals. Higher School, Moscow, 619 p. [In Russian].
- Ostrovskikh S.V. and Plotnikov G.K. 2009.** Modern areas and condition of populations of some Lacertids Northwest Caucasus. *Bulletin of the Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology*, **18**(1): 96–100. [In Russian].
- Phillips S.J. and Dudik M. 2008.** Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**(2): 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>

- Pocheville A. 2015.** The Ecological Niche: History and Recent Controversies. In: Heams T., Huneman P., Lecointre G., Silberstein M. (Eds.). Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences. Springer, Dordrecht: 547–586. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3205.8405>
- Roitberg E.S., Mazanaeva L.F., Ilyina E.V. and Orlova V.F. 2000.** Die Echse des Dagestans (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Gekkonidae, Agamidae, Anguidae, Scincidae et Lacertidae). *Faunistische Abhandlungen, Staatl. Mus. Tierkunde*, **22**(8): 97–118.
- Scheldeman X. and van Zonneveld M. 2010.** Training manual on spatrial analysis of plant diversity and distribution. Bioersivity Internationa, Rome, 179 p.
- Sindaco R. and Jeremčenko V.K. 2008.** The Reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated Checklist and Distributional atlas of the turtles, crocodiles, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia. Edizioni Belvedere, Latina (Italy), 579 p.
- Skorinov D.V. and Litvinchuk S.N. 2016.** Tracing glacial refugia of the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) based on species distribution modelling. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, **3**: 136–143. [In Russian]. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.323>
- Šmíd J., Moravec J., Kodym P., Kratochvil L., Hoseinian Yousefkhani S.S. and Frynta D. 2014.** Annotated checklist and distribution of the lizards of Iran. *Zootaxa*, **3855**(1): 1–97. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3855.1.1>
- Tuniyev B.S. 1995.** On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian isthmus and its main xerophylous refugia. *Russian Journal of Herpetology*, **2**(2): 95–119.
- Tuniyev B.S. and Ostrovskikh S.V. 2017.** Three-lined Lizard *Lacerta media* (Lantz et Cyren, 1920). In: A.S. Zamotaylov, Yu.V. Lohman and B.I. Wolff (Eds.). Red data book of Krasnodar Territory. Animals. III edition. Administration of Krasnodar Territory, Krasnodar: 492–493. [In Russian].
- Vekua A.K. 1991.** The history of the fauna – vertebrates. In: Georgia in anthropogen. Development of landscape components and paleogeographic reconstructions. Publishing «Sakartvelo», Tbilisi: 308–381. [In Russian].
- Warren D.L., Glor R.E. and Turelli M. 2010.** ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, **33**: 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Zinenko O.I. and Goncharenko L.A. 2011.** Catalogue of collections of the Museum of Nature at V.N. Karazin's Kharkiv national university. Reptiles (Reptilia): Rhynchocephalia; Squamata: Lizards (Sauria), Amphisbaenians (Amphisbaenia). V.N. Karazin KhNU, Kharkov, 100 p. [In Russian].

Представлена 13 июля 2017; принята 19 ноября 2018.