

УДК: 575.858:598.112.23

ЭВОЛЮЦИЯ ЛЕСОВ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОГО ФЛОРИСТИЧЕСКОГО ЦАРСТВА УВЕЛИЧИЛА КОЛИЧЕСТВО ВИДОВ У АЗИАТСКИХ ТРАВЯНЫХ ЯЩЕРИЦ (*TAKYDROMUS*)

© 2025 г. И. Н. Шереметьева[®], А. А. Попова

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

[®]E-mail: sheremet76@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.08.2024 г.

После доработки 01.10.2024 г.

Принята к публикации 01.10.2024 г.

У азиатских травяных ящериц рода *Takydromus* проверена гипотеза о возможности экологического видообразования, и дана оценка влияния эволюции лесов Востока Азии на филогению рода. Впервые для рода по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК построена сеть гаплотипов, которая поддержала разделение 18 видов рода на две экологические формы: лесные и луговые, эволюция которых шла параллельно. Показано, что освоение представителями рода *Takydromus* лесных биомов привело к увеличению видового разнообразия внутри рода.

Ключевые слова: филогения, эволюция, экологическое видообразование, цитохром *b* мтДНК, род *Takydromus*

DOI: 10.31857/S1026347025050074

Азиатские травяные ящерицы рода *Takydromus* (Lacertidae) Daudin 1802 – это широко распространенная в Восточной и Юго-Восточной Азии группа, ареал которой на юге доходит до северо-востока Индии, островов Борнео, Суматра, Бангики и Ява, а на севере – до южных районов Дальнего Востока России (Arnold, 1997). До конца прошлого века род насчитывал 18 видов. Однако благодаря в том числе и молекулярно-генетическим исследованиям к настоящему времени описано еще семь узкоареальных видов: *Takydromus hani* (Chou *et al.*, 2001), *Takydromus viridipunctatus* и *Takydromus luyeanus* (Lue, Lin., 2008), *Takydromus madaensis* (Bobrov, 2013), *Takydromus albomaculosus* (Wang *et al.*, 2017), *Takydromus yunkaiensis* (Wang *et al.*, 2019) и *Takydromus guilinensis* (Guo *et al.*, 2024). Из 25 видов рода, известных к настоящему времени, шесть видов (*Takydromus kuehnei*, *Takydromus septentrionalis*, *Takydromus sexlineatus*, *Takydromus intermedius*, *Takydromus amurensis* и *Takydromus wolteri*) имеют относительно широкий ареал, а десять (*T. viridipunctatus*, *T. luyeanus*, *Takydromus formosanus*, *Takydromus hsuehshanensis*, *Takydromus sauteri*, *Takydromus stejnegeri*, *Takydromus toyamai*, *Takydromus tachydromoidea*, *Takydromus dorsalis* и *Takydromus smaragdinus*) являются эндемиками островов, расположенных вдоль тихоокеанского

побережья восточноазиатского континента. Только на о-ве Тайвань обитает семь видов (*T. viridipunctatus*, *T. luyeanus*, *T. formosanus*, *T. hsuehshanensis*, *T. sauteri*, *T. stejnegeri* и *T. kuehnei*), из которых пять – эндемики этого острова.

Обитание азиатских травяных ящериц в основном приурочено к открытым, травянистым участкам: лугам, болотам и нарушенным ландшафтам (с/х поля, огороды, обочины дорог и др.), включая территории, где преобладают низкие кустарники. Однако некоторые виды встречаются в широколиственных лесах, в том числе и нарушенных, предпочтая хорошо прогреваемые участки (берега около рек, горные склоны, каменистые участки, опушки и вырубки).

Для представителей рода широко распространена симпатрия различных пар видов. Так, в материковой части ареала на юго-востоке Китая совместно встречаются *T. septentrionalis* и *T. sexlineatus*. На юго-западе Китая симпатрически обитают *T. intermedius* и *T. septentrionalis*, на юге – *T. kuehnei* и *T. sexlineatus*, а на востоке – *T. septentrionalis* и *T. wolteri* (Liu, 1999). Также симпатрическое обитание известно для *T. amurensis* и *T. wolteri*, населяющих северо-восток Китая, Корейский п-ов и юг Дальнего Востока (Семенищева, Маслова, 2010; Semenishcheva *et al.*, 2016). Кроме этого, недавно

описанные виды обнаружены в пределах ареалов других широкоареальных видов: *T. yunkaiensis* в пределах ареалов *T. kuehnei*, *T. septentrionalis* и *T. sexlineatus* (Wang *et al.*, 2019), *T. guilinensis* – *T. septentrionalis*, *T. kuehnei*, *T. sexlineatus* и *T. intermedius* (Guo *et al.*, 2024), *T. albomaculosus* – *T. septentrionalis* и *T. kuehnei* (Wang *et al.*, 2017), *T. hani* и *T. madaensis* – *T. kuehnei* и *T. sexlineatus* (Chou *et al.*, 2001; Bobrov, 2013).

Филогения рода *Takydromus* исследовалась неоднократно как на основе морфологических признаков (Arnold, 1997), так и молекулярных данных (Lin *et al.*, 2002; Ota *et al.*, 2002; Lue *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2009). Однако взаимосвязь между видами внутри рода *Takydromus* и эволюция азиатских травяных ящериц все еще остаются дискуссионными. Филогенетическим анализом подтверждена ранняя дивергенция рода *Takydromus* внутри семейства Lacertidae (Arnold, 1989; Fu, 1998; Harris, 1999; Rygon *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2024). Была подтверждена гипотеза викиарантного (или перипатрического) видеообразования и множественной колонизации травяных ящериц на островах Восточной Азии (Ota *et al.*, 2002). При исследовании представителей рода на о-ве Тайвань (Tseng *et al.*, 2014) высказано предположение о парапатрическом видеообразовании. Однако к настоящему времени до сих пор не было предложено единой гипотезы, объясняющей дивергенцию внутри этого рода.

Видообразование способствует увеличению биоразнообразия и, следовательно, является ключевым процессом в эволюции и экологии, а факторы, способствующие ему, остаются активной областью исследований. В то же время из всевозможных влияющих на видеообразование факторов только географический наиболее часто рассматривается исследователями. В настоящей работе мы попытались взглянуть на эволюцию рода с экологической точки зрения. Для чего была поставлена цель – проверить гипотезу о возможности экологического видеообразования у азиатских травяных ящериц рода *Takydromus* и оценить влияние эволюции лесов Востока Азии на филогению и филогеографию рода. При этом мы не отвергаем возможность географического (аллопатрического, перипатрического и парапатрического) видеообразования, а принимаем, что обе формы видеообразования внесли вклад в эволюцию и диверсификацию рода.

Для тестирования гипотезы было предложено два варианта развития событий:

1. Первичным было географическое видеообразование, а в дальнейшем происходила экологическая дифференциация.

2. На первом этапе происходит экологическая дифференциация и формирование двух экотипов (лесной и луговой), которые в дальнейшем эволюционировали параллельно.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили нуклеотидные последовательности гена цитохрома *b* мтДНК азиатских травяных ящериц рода *Takydromus*, полученные другими авторами (Pavlicev, Mayer, 2009; Cai *et al.*, 2012; Jeong *et al.*, 2013; Yu, Ji, 2013; Tseng *et al.*, 2015; Takehana *et al.*, 2016; Ma *et al.*, 2016) и хранящиеся в базе данных Genbank/NCBI (табл. 1). В общей сложности в анализ вошли 423 последовательности длиной от 390 до 1140 п.н. 18 видов. После ручного выравнивания в программе BioEdit 7.0.9.0 (Hall, 1999) для реконструкции филогенетических деревьев были построены три матрицы, длина последовательностей которых составила 390, 539 и 682 п.н. Это позволило максимально охватить все образцы.

В настоящей работе мы отошли от построения традиционных филогенетических деревьев, используемых для исследования филогенетии рода, и для анализа, впервые для данной группы, построили сеть гаплотипов в программе Network 10 методом “median joining” (Bandelt *et al.*, 1999). Построение сети позволяет исследовать эволюционные взаимоотношения между видами, которые не укладываются в древовидную модель (Bapteste *et al.*, 2013).

Для анализа все к настоящему времени известные виды рода были разделены на две экологические группы (луговые и лесные) согласно их местообитаниям (табл. 1). Дополнительно при разделении на группы мы учитывали один из диагностических признаков: количество бедренных пор у вида. Бедренные поры представляют собой эпидермальные каналы, по которым выходит сокрет с инфохимическим веществом, играющим важную роль в социальной коммуникации. В некоторых группах ящериц показано адаптивное значение количества пор и качества выделяемого вещества к среде обитания (Baekens *et al.*, 2015, 2018; Martín *et al.*, 2016; Ortega *et al.*, 2019). Проанализировав данные по изменчивости количества пор у разных видов рода *Takydromus*, мы пришли к заключению, что у лесных видов их должно быть больше, чем у луговых. Так, луговые виды рода имеют одну или две поры, а лесные – в основном три и больше (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Реконструкции филогенетических отношений между гаплотипами 18 видов рода *Takydromus*, выполненные на трех матрицах с разной длиной последовательностей, продемонстрировали идентичную топологию. Для иллюстрации мы оставили сеть, построенную на последовательностях длиной 539 п.н., поскольку она включает максимальное

Таблица 1. Ареалы, местообитания, количество белорынных пар и распределение по филогенетическим линиям видов рода *Takydromus*

Вид	Ареал	Местообитания	Количество белорынных пар	Номера NCBI	Филогенетическая линия
<i>Takydromus septentrionalis</i>	Материковая и островная часть центрального Китая	Луга с кустами и высокой травой, лес	1	JF633494-JF693603, MW002459, AY217817, KY410706-KY410846, MN239966-MN239968, IX196702, AF112290, AY248468-AY248469, MK630237	Центральное положение на сети
<i>Takydromus sexlineatus</i>	Юг Китая, Лаос, Камбоджа, Бирма, Вьетнам, штат Ассаам Индия, Таиланд, полуостров Малайский, острова Ява, Суматра и Калимантан	Луга, травянистые и бамбуковые поля	1-2	MN239969-MN239970, AY248470-AY248472, MN015203, AF206533, KF425529, GQ142142, NC_022703	Gs
<i>Takydromus toyamai</i>	Острова Мианко	Луга и с/х поля	1	AY248480	Gs
<i>Takydromus wolteri</i>	Юг Дальнего Востока России, северо-восток Китая, Корейский полуостров, остров Челжу	Луга с кустами и высокой травой, болота, с/х поля, редко редколесья и вторичные леса	1	LC066081, MN239972-MN239973, AY244848, JQ798810-JQ798812, JX181764, PP972212-PP972213, NC_018777	Gn
<i>Takydromus formosanus</i>	Остров Тайвань	Луга	2	AY248520-AY248533	Gn
<i>Takydromus luyeanus</i>	Остров Тайвань	Луга с кустами	2	AY248502-AY248519	Gn
<i>Takydromus viridipunctatus</i>	Остров Тайвань	Луга	2	AY248487-AY248490 AY248492-AY248501	Gn
<i>Takydromus hsueishanensis</i>	Остров Тайвань	Луга	2	AY248482-AY248486	Gn
<i>Takydromus stejnegeri</i>	Остров Тайвань и Пескарские острова	Луга	1	AY248476-AY248477	Gn
<i>Takydromus kuehnei</i>	Юг Китая, Вьетнам и остров Тайвань	Лес	3-5	MN239962-MN239965, MZ435950, AY248463-AY248464, OP267562, OK085711	Fs
<i>Takydromus amurensis</i>	Юг Дальнего Востока России, северо-восток Китая, полуостров Корея, остров Цусима	Лес	4	LC066080; MN239956-MN239957, AY248458-AY248459, KU175692, NV_303209, KU641018, KU841527-KU841538, GQ142143, JQ798808-JQ798809	Fn
<i>Takydromus intermedius</i>	Китай, провинция Юньнань, Сычуань, Гуйчжоу, Хубэй	Лес	2	MN239958-MN239961, AY248462, NC_077637, OQ632396	Fn
<i>Takydromus sylvaticus</i>	Китай, провинция Фуцзянь и Аньхой	Лес	3	MN239971, JX290083, NC_067055, OK513036	Fn
<i>Takydromus yunkaiensis</i>	Китай, юг гор Юньтай, провинция Гуандун	Лес	3	MN239954-MN239955	Fn
<i>Takydromus tachydromoides</i>	Острова Японского архипелага	Лес, луг с кустарником	2	LC066048-LC066077, LC101816, AY248478-AY248479, AB080237	Fn
<i>Takydromus smaragdinus</i>	Острова Рюкю, группы Токара, Амами и Окинава	Луга с кустами	1	LC066078, AY248473-AY248475, AF080269	Fn
<i>Takydromus sauteri</i>	Острова Тайвань и Ланьцой	Лес	1	AY248465-AY248457	Fn
<i>Takydromus dorsalis</i>	Острова Яэяма	Лес, луг для молоди	2-3	LC066079, AY248460-AY248461	Fn

количество видов (рис. 1). Построенная сеть позволила нам выявить ошибку в видовой принадлежности одного образца. Так, образец AF206533 в Genbank/NCBI, отловленный во Вьетнаме (Сапа) в приграничной с Китаем горной провинции Лаокай и отнесенный к шестиполосой долгохвостке (*T. sexlineatus*) на сети, оказался близок к *T. kuehnei*. Стоит заметить, что на юге Китая для *T. sexlineatus* и *T. kuehnei* отмечено симпатрическое обитание (Liu, 1999), по всей видимости, оно возможно и во Вьетнаме, что могло привести к ошибочной видовой идентификации. Также нельзя исключать и возможность гибридизации между этими видами, которая обнаружена для другой пары видов рода *Takydromus*. Ранее двунаправленные спаривания между *T. septentrionalis* и *T. sexlineatus* наблюдали в лабораторных условиях (Guo *et al.*, 2021), а исследования митохондриальной (*cyt b* и *COXI*) и ядерной (гены *RAG1* и *PDC*) ДНК показало существование интрагрессии между этими

видами в природных популяциях Гуйлиня Гуанси-Чжуанском автономном районе, Дацяо в провинции Гуандун и в ряде популяций в провинции Чжэцзян на юге и юго-западе Китая, в областях их совместного обитания (Guo, 2019).

Две последовательности из Genbank/NCBI KX753556 и KX753557, видовая принадлежность которых не была определена, на сети объединяются с группой гаплотипов, относящихся к шестиполосой долгохвостке и, вероятно, относятся к этому виду (рис. 1). Кроме этого, еще две последовательности MN831420 и MN831421, не попавшие в рассматриваемую сеть (имели длину меньше чем 539 п.н.), на сети, построенной для более коротких последовательностей (390 п.н.), также группировались с *T. sexlineatus*.

Все остальные особи рода *Takydromus*, за исключением указанных выше последовательностей, на сети располагались согласно своей видовой принадлежности, формируя четыре филогенетические

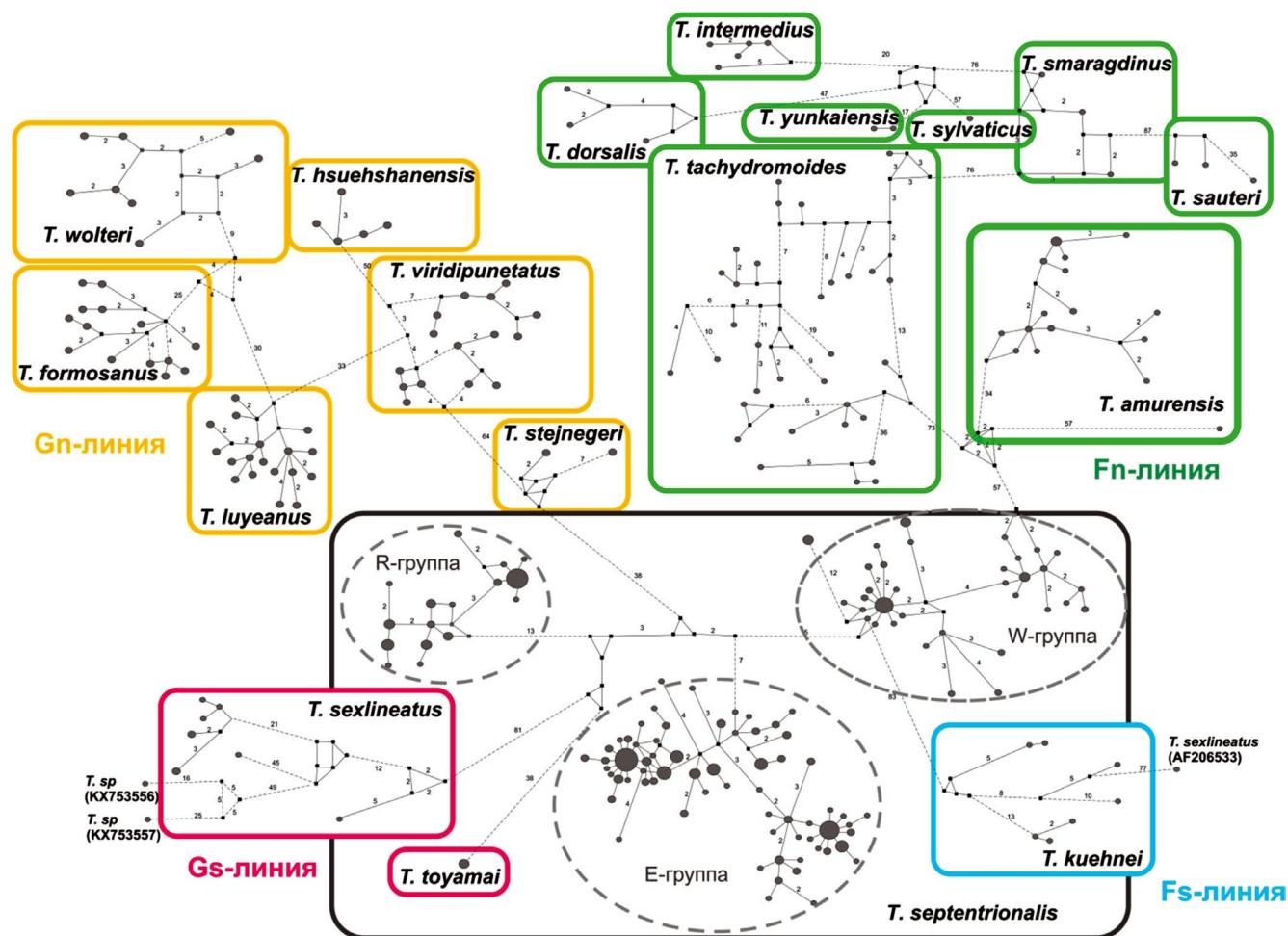


Рис. 1. Филогенетическая сеть гаплотипов фрагмента гена цитохром *b* мтДНК (длиной 539 п.н.) азиатских травяных ящериц рода *Takydromus*

линии: Gs – луговые южные, Gn – луговые северные, Fs – лесные южные и Fn – лесные северные. Центральное положение на филогенетической реконструкции занимают гаплотипы китайской долгохвостки *T. septentrionalis* (рис. 1), для которой ранее было описано три филогенетические группы (E, W и R) с четкой географической приуроченностью и со временем разделения на границе миоцен–плейстоцен (4.493–7.224 млн лет назад) (Cai *et al.*, 2012). Этот вид имеет самый широкий ареал, и для него отмечено наибольшее разнообразие мест обитания (эвритоп), что указывает на его экологическую толерантность (Fernandez, Vrba, 2005).

Филогенетическая линия Gs представлена на сети двумя видами: широкоареальным *T. sexlineatus* и эндемиком о-ва Мияко *T. toyamai*. Линия Gn включает шесть видов: один широкоареальный (*T. wolteri*) и пять островных, четыре из которых являются исключительно эндемиками о-ва Тайвань (*T. viridipunctatus*, *T. luyeanus*, *T. formosanus* и *T. hsuehshanensis*) и один (*T. stejnegeri*), который помимо Тайваня встречается и на близлежащих островах. При этом если *T. sexlineatus* и *T. toyamai* сильно дифференцированы между собой, то уровень дивергенции между видами внутри линии Gn значительно ниже. Виды, вошедшие в эти филогенетические линии (Gs и Gn), встречаются только в открытых местообитаниях. Если линии Gs и Gn берут свое начало от гипотетических гаплотипов, расположенных внутри *T. septentrionalis* между филогруппой R с одной стороны и группами E и W с другой, то филогенетические линии Fs и Fn имеют прямую связь с гаплотипами западной (W) филогруппы. Филогенетическая линия Fs представлена на сети одним широкоареальным видом *T. kuehnei* – обитателем субтропических/тропических влажных низменных и горных лесов юга Китая и севера Вьетнама. Линия Fn самая обширная и включает восемь из восемнадцати исследованных видов. Четыре материковых вида являются обитателями умеренных венчнозеленых и широколиственных лесов, расположенных северней и восточней Тибетского нагорья. Из них *T. intermedius* и *T. amurensis* имеют относительно широкие ареалы, тогда как *T. sylvaticus* и *T. yunkaiensis* – узкоареальные. Остальные четыре вида линии Fn (*T. tachydromoidea*, *T. sauteri*, *T. smaragdinus* и *T. dorsalis*) являются эндемиками Японского архипелага, острова Тайвань и о-вов Окинава и Яэяма архипелага Рюкю соответственно. При этом только обитающий на Тайване *T. sauteri*, где имеются другие виды конкуренты этого рода, в качестве местообитания предпочитает леса на высоте 900–1000 м. Остальные островные виды встречаются и в открытых местообитаниях.

В целом ареалы распространения видов, относящихся к двум линиям Fs и Fn, согласуются

с ареалами распространения двух лесных подцарств, выделенных в пределах Восточноазиатского флористического царства: Китайско-японского (Северо-восток, Центральный и Юго-восток Китая, Корейский полуостров, Японский архипелаг и Тайвань) и Китайско-Гималайского (плато Юньнань, Восточные Гималаи и горы Хэндуань) подцарства. Возраст Восточноазиатского флористического царства достаточно небольшой, его формирование происходило в миоцене (Chen *et al.*, 2018) и, вероятно, было спровоцировано поднятием Тибетского нагорья около 45–40 млн лет назад (Favre *et al.*, 2015), произошедшим после столкновения Индийской плиты с Евразией примерно 55–50 млн лет назад. Большой размер и высота Тибетского нагорья стали барьером для циркуляции воздушных масс в Азии и привели к серьезным климатическим изменениям из-за ослабления влияния индийского муссона и начала формирования тихоокеанского муссона 15–20 млн лет назад (Lu, Guo, 2014), который оказал существенное влияние на эволюцию флоры (Ye *et al.*, 2022). Кроме этого, поднятие Тянь-Шаня и Высоких Гималайев вместе с похолоданием во всем мире с момента климатического оптимума среднего миоцена (от 20 до 10 млн лет назад) привели к аридизации центральных районов Азии (Miao *et al.*, 2012) и разделению Восточноазиатского флористического царства на Китайско-японское и Китайско-Гималайское подцарства (Chen *et al.*, 2018). Позже, даже несмотря на то что покровное оледенение отсутствовало (Liu *et al.*, 2023), климат был относительно мягкий, леса востока Азии неоднократно претерпевали серьезные сокращения и расширения ареалов, связанные с ледниково-межледниковыми циклами (Harrison *et al.*, 2001). Эти процессы приводили к фрагментации ареалов лесных видов и дальнейшему видообразованию, в том числе и в роде *Takydromus*.

Таким образом, схему эволюции рода травяных ящериц можно представить следующим образом:

На первом этапе крупномасштабные изменения среди запускали экологическую дифференциацию. Вид-основатель, обладающий экологической толерантностью, проник в лес, в результате чего возникли две экологические формы – лесная и луговая. В дальнейшем эволюция этих форм проходила независимо;

На втором этапе, в результате масштабной аридизации биомов происходит разделение луговых и лесных видов на южные (*T. sexlineatus* и *T. kuehnei* соответственно) и северные (*T. wolteri* и *T. amurensis* соответственно).

На следующих этапах происходит формирование у лесных и луговых видов островных форм за счет изоляции морскими проливами в периоды потепления климата (межледниковых) и дифференциация на материке лесных видов за счет

фрагментации вечнозеленых и широколиственных лесов в холодные и сухие периоды (ледниковые). Поскольку порой невозможно провести четкую границу между этапами видеообразования, в какие-то исторические периоды они могли идти параллельно и /или одномоментно.

В настоящее время эволюционно луговыми можно считать восемь видов, два из которых *T. sexlineatus* и *T. wolteri* имеют широкий ареал и распространены на материке и островах, а шесть встречаются только на островах Тайвань (*T. formosanus*, *T. luyeanus*, *T. viridipunctatus*, *T. hsuehshanensis* и *T. stejnegeri*), Пэнху (*T. stejnegeri*) и Мияко (*T. toyamai*). При этом *T. wolteri* на границе распространения занимает не только луговые, местообитания, но и редколесья (до 17 %) и леса (7%) (Portniagina *et al.*, 2019), а также холмы, поросшие соснами и низкорослым кустарником на Корейском полуострове (Schlüter, 2003). Остальные девять исследованных видов можно считать эволюционно лесными, при этом на материке можно встретить пять (*T. kuehnei*, *T. amurensis*, *T. intermedius*, *T. sylvaticus* и *T. yunkaiensis*), а остальные обитают на острове Тайвань (*T. sauteri*) и Японских островах (*T. tachydromoides*, *T. smaragdinus* и *T. dorsalis*). *T. albomaculosus* (описан из леса в уезде Руоань, провинции Гуандун Южный Китай) и *T. guilinensis* (описан из леса на северо-востоке Гуанси-Чжуанского автономного р-на, Южный Китай), не включенные нами в анализ из-за отсутствия нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* в Genbank/NCBI, также можно отнести к эволюционно лесным, так как на филогенетических реконструкциях, выполненных на других маркерах, они кластеризуются вместе с *T. intermedius* и *T. sylvaticus* (Wang *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2024).

Стоит отметить, что часть эволюционно лесных видов долгохвосток с островов, при возвращении в свою исходную среду становятся луговыми частично или полностью. Так, если *T. smaragdinus*, обитатель островов Рюкю полностью возвращается к открытым местообитаниям, то японская долгохвостка (*T. tachydromoides*) встречается и в лесах, а у *T. dorsalis*, обитателя о-вов Яэяма, луга используют только молодые особи. В заключении стоит сказать, что проникновение и освоение представителями рода *Takydromus* лесных биомов в результате экологического видеообразования и их дальнейшая независимая эволюция от луговых форм привели к большему увеличению видового разнообразия внутри рода азиатских травяных ящериц.

Таким образом, примененный новый подход (построение сети гаплотипов по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей фрагмента гена цитохрома *b*) позволил предложить новую гипотезу филогении рода *Takydromus*, ключевое место в которой занимает экологическое видеообразование, а именно переход к обитанию в лесных биомах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-24-00158, <https://rscf.ru/project/24-24-00158/>.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Семенищева Е.Ю. Маслова И.В. О распространении ящериц рода *Takydromus* в южных районах российского Дальнего Востока // Казанская наука. 2010. Т. 8. № 1. С. 54–59.
- Arnold E.N. Interrelationships and evolution of the East Asian grass lizards, *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) // Zool. J. Linn. Soc. 1997. V. 119. P. 267–296. https://lacerta.de/AF/Bibliografie/BIB_502.pdf
- Arnold E.N. Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: Relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology // Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 1989. V. 55. № 2. P. 209–257.
- Baeckens S., Edwards S., Huyghe K., Van Damme R. Chemical signalling in lizards: an interspecific comparison of femoral pore numbers in Lacertidae // Biological Journal of the Linnean Society. 2015. V. 114. P. 44–57 <https://doi.org/10.1111/bij.12414>
- Baeckens S., Martín J., García-Roa R., Pafilis P., Huyghe K., Van Damme R. Environmental conditions shape the chemical signal design of lizards // Funct. Ecol. 2018. V. 32. № 2. P. 566–580. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12984>
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Bapteste E., Iersel L., Janke A., Kelchner S., Kelk S., McInerney J.O., Morrison D.A., Naklele L., Steel M., Stougie L., Whitfield J. Networks: expanding evolutionary thinking // Trends in Genetics. 2013. V. 29. № 8. P. 439–441. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.05.007>
- Bobrov V. A new species of grass lizard (Reptilia, Sauria, Lacertidae, *Takydromus*) from southern Vietnam // Curr. Stud. Herpetol. 2013. V. 13. P. 97–100.
- Cai Y., Yan J., Xu X.F., Lin Z.H., Ji X. 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. 2012. V. 50. № 2. P. 137–144. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2012.00655.x>
- Chen Q.L., Tang X.S., Yao W.J., Lu S.Q.* Bioinformatics analysis the complete sequences of cytochrome *b* of *Takydromus sylvaticus* and modeling the tertiary structure of encoded protein // Int. J. Biol. Sci. 2009. V. 5. P. 596–602. <https://www.ijbs.com/v05p0596.htm>
- Chen Y.S., Deng T., Zhou Z., Sun H.* Is the East Asian flora ancient or not? // National Science Review. 2018. V. 5. № 6. P. 920–932. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwx156>
- Chou W.H., Truong N.Q., Pauwels O.S.G.* A new species of *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) from Vietnam // Herpetologica. 2001. V. 57. P. 497–508. <https://www.jstor.org/stable/3893056>
- Favre A., Päckert M., Pauls S.U., Jähnig S.C., Uhl D., Michalak I., Muellner-Riehl A.N.* The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas // Biol. Rev. 2015. V. 90. P. 236–253. <https://doi.org/10.1111/brv.12107>
- Fernandez M.H., Vrba E.S.* Body size, biomic specialization and range size of large African mammals // Journal of Biogeography. 2005. V. 32. P. 1243–1256. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01270.x>
- Fu J.Z.* Toward the phylogeny of the family Lacertidae: Implications from mitochondrial DNA 12S and 16S gene sequences (Reptilia: Squamata) // Mol. Phylogen. Evol. 1998. V. 9. P. 118–130. <https://doi.org/10.1006/mpve.1997.0456>
- Guo K.* Climatic correlates of genetics, morphology and distribution and the possibility of hybridization in lizards of the genus *Takydromus* (Lacertidae). Nanjing, China: PhD Dissertation. Nanjing Normal University, 2019.
- Guo K., Hu Y.H., Chen J., Zhong J., Ji, X.* A new species of the genus *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Northeastern Guangxi // China. Animals. 2024. V. 14. P. 1402. <https://doi.org/10.3390/ani14101402>
- Guo K., Zhong J., Xie F., Zhu L., Qu Y.F., Ji X.* Climate warming will increase chances of hybridization and introgression between two *Takydromus* lizards (Lacertidae) // Ecology and Evolution. 2021. V. 11. P. 8573–8584. <https://doi.org/10.1002/ECE3.7671>
- Hall T.A.* BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98 // Nucleic acids symposium series. 1999. V. 41. № 41. P. 95–98.
- Harris D.J.* Molecular systematics and evolution of lacertid lizards // Nat. Croat. 1999. V. 8. P. 161–180. <https://hrcak.srce.hr/file/83399>
- Harrison S.P., Yu G., Takahara H., Prentice I.C.* Palaeo-vegetation (communications arising): diversity of temperate plants in East Asia // Nature. 2001. № 413. P. 129–130. <https://doi.org/10.1038/35093166>
- Jeong T.J., Jun J., Han S., Kim H.T., Oh K., Kwak M.* DNA barcode reference data for the Korean herpetofauna and their applications // Mol. Ecol. Resour. 2013. V. 13. № 6. P. 1019–32. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12055>
- Lin S.M., Chen C.A., Lue K.Y.* Molecular phylogeny and biogeography of the grass lizards genus *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) of East Asia // Mol. Phylogen. Evol. 2002. V. 22. P. 276–288. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.1059>
- Liu J.* New discovery of sauropterygian from Triassic of Guizhou, China // Chinese Science Bulletin. 1999. V. 44. P. 1312–1315.
- Liu R., Zang S., Zhao L., Wang C., Zhang B., Wu X.* Disappearance of Mountain Glaciers in East Asian Monsoon Region since Onset of the Last Glacial Period // Appl. Sci. 2023. V. 13. P. 1678. <https://doi.org/10.3390/app13031678>
- Lu H.Y., Guo Z.T.* Evolution of the monsoon and dry climate in East Asia during late Cenozoic: a review // Science China Earth Sciences. 2014. V. 57. P. 70–79. <https://doi.org/10.1007/s11430-013-4790-3>
- Lue K.Y., Lin S.M.* Two new cryptic species of *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Taiwan // Herpetologica. 2008. V. 64. P. 379–395. <https://doi.org/10.1655/07-0301>
- Ma W.W., Liu H., Zhao W.G., Liu P.* The complete mitochondrial genome of *Takydromus amurensis* (Squamata: Lacertidae) // Mitochondrial DNA B Resour. 2016 V. 1. № 1. P. 214–215. <https://doi.org/10.1080/23802359.2016.1155091>
- Martín J., Castilla A.M., López P., Al-Jaidah M., Al-Mohannadi S.F., Al-Hemaidi A.A.M.* Chemical signals in desert lizards: Are femoral gland secretions of male and female spiny-tailed lizards, *Uromastyx aegyptia microlepis* adapted to arid conditions? // Journal of Arid Environments. 2016. V. 127. P. 192–198. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.12.004>
- Miao Y.F., Herrmann M., Wu F.L., Yan X.L., Yang S.L.* What controlled Mid-Late Miocene long-term aridification in Central Asia? – Global cooling or Tibetan Plateau uplift: a review // Earth-Science Reviews. 2012. V. 112. P. 155–172. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2012.02.003>
- Ortega J., Martín J., Crochet P.A., López P., Clober J.* Seasonal and interpopulational phenotypic variation in morphology and sexual signals of *Podarcis liolepis* lizards // PLoS One. 2019. V. 14. № 3. P. 0211686. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211686>
- Ota H., Honda M., Chen S.L., Hikida T., Panha S., Oh H.S., Matsui M.* Phylogenetic relationships, taxonomy, character evolution and biogeography of the lacertid lizards of the genus *Takydromus* (Reptilia: Squamata): A molecular perspective // Biol. J. Linn. Soc. 2002. V. 76. P. 493–509. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00084.x>
- Pavlicev M., Mayer W.* Fast radiation of the subfamily Lacertinae (Reptilia: Lacertidae): History or methodical

- artefact? // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2009. V. 52. № 3. P. 727–734.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.04.020>
- Pyron R.A., Burbrink F.T., Wiens J.J.* A phylogeny and revised classification of *Squamata*, including 4161 species of lizards and snakes // *BMC Evol. Biol.* 2013. V. 13. № 93. P. 2–53.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>
- Portniagina E.Yu., Maslova I.V., Han S.H.* 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*. 2019. V. 26. № 1. P. 8–16.
<https://doi.org/10.30906/1026-2296-2019-26-1-8-16>
- Semenishcheva E. Yu., Han S.H., Maslova I.V.* Analysis of biotopical distribution peculiarities of two lizard species of genus *Takydromus* inhabiting the north-eastern Asia (Far East of Russia, Republic of Korea). 8th World Congress of Herpetology: Abstracts. 2016. P. 178.
- Schlüter U.* Die Langschwanzeidechsen der Gattung *Takydromus*. Pflege, Zucht und Lebensweise, Keltern-Weiler (Kirschner & Seufer Verlag). 2003. S. 162. [In German]
- Takehana Y., Matsuda Y., Ikuta J., Kryukov A.P., Sakai-zumi M.* Genetic population structure of the Japanese grass lizard, *Takydromus tachydromoides* (Reptilia: Squamata), inferred from mitochondrial cytochrome b variations // *Current Herpetology*. 2016. V. 35. № 1. P. 22–32.
<https://doi.org/10.5358/hsj.35.22>
- Tseng S.P., Li S.H., Hsieh C.H., Wang H.Y., Lin S.M.* Influence of gene flow on divergence dating—implications for the speciation history of *Takydromus* grass lizards // *Molecular Ecology*. 2014. V. 23. P. 4770–4784.
<https://doi.org/10.1111/mec.12889>
- Tseng S.P., Wang C.J., Li S.H., Lin S.M.* Within-island speciation with an exceptional case of distinct separation between two sibling lizard species divided by a narrow stream // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015. V. 90. P. 164–175.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.022>
- Wang J., Lyu Z.T., Yang C.Y., Li Y.L., Wang Y.Y.* A new species of the genus *Takydromus* (Squamata, Lacertidae) from southwestern Guangdong, China // *ZooKeys*. 2019. V. 871. P. 119–139.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.871.35947>
- Wang Y.Y., Gong S.P., Liu P., Wang X.* A new species of the genus *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Tianjingshan forestry station, northern Guangdong China // *Zootaxa*. 2017. V. 4338. P. 441–458.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.871.35947>
- Ye J.W., Tian B., Li D.Z.* Monsoon intensification in East Asia triggered the evolution of its flora // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13. P. 1046538.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1046538>
- Yu D.N., Ji X.* The complete mitochondrial genome of *Takydromus wolteri* (Squamata: Lacertidae) // *Mitochondrial DNA*. 2013. V. 24. P. 3–5.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2012.710223>
- Zhang X., Chen J., Luo H.Y., Chen X., Zhong J., Ji X.* Climate-driven mitochondrial selection in lacertid lizards // *Ecol. Evol.* 2024. V. 14. P. 11176.
<https://doi.org/10.1002/ece3.11176>

Evolution of East asian forest kingdom has increased the number of Asian Grass Lizards (*Takydromus*) species

I. N. Sheremetyeva[#], A. A. Popova

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, Vladivostok, 690022 Russia
[#]*e-mail: shereme76@yandex.ru*

The hypothesis about the possibility of ecological speciation in Asian Grass Lizards of the genus *Takydromus* was tested, and the influence of the evolution of East Asian forests on the phylogeny of the genus was assessed. For the first time, a haplotype network was constructed for the genus based on the variability of partial sequences of the mtDNA cytochrome b gene, which confirmed the division of 18 *Takydromus* species into two ecological forms: forest and meadow, the evolution of which proceeded in parallel. It was shown that the development of forest biomes by representatives of the genus *Takydromus* led to an increase in species diversity within the genus.

Keywords: phylogeny, evolution, ecological speciation, mtDNA cytochrome b, genus *Takydromus*