



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2024. Т. 24, вып. 4. С. 430–438

Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2024, vol. 24, iss. 4, pp. 430–438

<https://ichbe.sgu.ru>

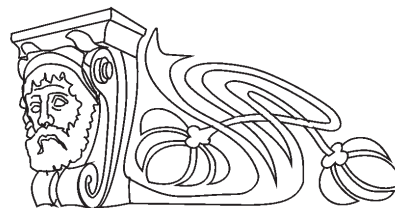
<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-4-430-438>, EDN: NDTTBI

Научная статья

УДК 595.461

Филогеографическая характеристика скорпионов рода *Mesobuthus* Vachon, 1950

Н. М. Поверенный , В. В. Аникин



Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Поверенный Никита Максимович, лаборант учебной лаборатории молекулярной биологии, nikitapov64@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9958-9342>

Аникин Василий Викторович, доктор биологических наук, профессор кафедры морфологии и экологии животных, anikinvasiliiv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8575-5418>

Аннотация. Изучение зоогеографических характеристик в комплексе с использованием современных методов оценки филогенетических связей позволило детально рассмотреть филогеографическую структуру у скорпионов рода *Mesobuthus*. Для оценки филогенетических связей были использованы расшифрованные последовательности фрагмента гена COI, полученные коллективом авторов в совместных работах и депонированные в базе Genbank (NCBI). Ранее опубликованные результаты зоогеографических исследований, из-за недостатка данных по распространению видов этого рода, не в полной мере отображали зоогеографическую структуру рода *Mesobuthus*. В связи с этим были пересмотрены ранее типизированные ареалы некоторых видов рода *Mesobuthus*. Для этого были изучены экземпляры из коллекции Зоологического института РАН. Для установления зоогеографического положения рода *Mesobuthus* выбрано биогеографическое районирование Палеарктики, предложенное А. Ф. Емельяновым и В. А. Кривохатским. По результатам исследования, у рода *Mesobuthus*, с помощью филогенетического анализа, выделено пять видовых групп (*phillipsii*, *kirmanensis*, *eupeus*, *afghanus*, *thersites*). В ходе зоогеографического анализа выделено два кластера, состоящих из восьми элементарных фаун. Помимо этого, были выделены переходные зоны между северотурано-центральноазиатской и ирано-мекранской элементарными фаунами, а также между хорасано-гирканской и южнотурано-афганской элементарными фаунами. На основании полученных датировок было установлено, что у скорпионов рода *Mesobuthus* гипотетический центр происхождения совпадает с современным хронологическим центром – ирано-мекранской элементарной фауной. Филогенетические связи между пятью группами видов доказывают, что род *Mesobuthus* распространялся от ирано-мекранской элементарной фауны на север, формируя остальные элементарные фауны. Установлено, что основные процессы фауногенеза рода *Mesobuthus* приходятся на период от среднего миоцена до позднего плиоцена.

Ключевые слова: Палеарктика, зоогеография, ареал, *Mesobuthus*, фауна

Для цитирования: Поверенный Н. М., Аникин В. В. Филогеографическая характеристика скорпионов рода *Mesobuthus* Vachon, 1950 // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2024. Т. 24, вып. 4. С. 430–438. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-4-430-438>, EDN: NDTTBI

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Phylogeographic characterization of scorpions of the genus *Mesobuthus* Vachon, 1950

N. M. Poverennyi , V. V. Anikin

Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

Nikita M. Poverennyi, nikitapov64@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9958-9342>

Vasilii V. Anikin, anikinvasiliiv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8575-5418>

Abstract. The study of zoogeographic characteristics in combination with the use of modern methods for assessing phylogenetic relationships allowed us to examine in detail the phylogeographic structure in scorpions of the genus *Mesobuthus*. In this work, to assess phylogenetic relationships, we used the decoded sequences of the COI gene fragment obtained by the team of authors in collaborative work and deposited in the Genbank database (NCBI). Previously published results of zoogeographic studies, due to the lack of data on the distribution of species of this genus, did not fully reflect the zoogeographic structure of the genus *Mesobuthus*. Therefore, the previously typified ranges of some species of the genus *Mesobuthus* were revised in this work. For this purpose, specimens from the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences were studied. To establish the zoogeographic position of the genus *Mesobuthus*, the biogeographic zoning of the Palaearctic, proposed by Emelyanov A. F. and Krivokhatsky V. A., was chosen. According to the results of the study, five species groups (*phillipsii*, *kirmanensis*, *eupeus*, *afghanus*, *thersites*) were identified in the genus *Mesobuthus* using phylogenetic analysis. The zoogeographic analysis identified two clusters consisting of



eight elemental faunas. In addition, transition zones between the North Central Asian and Iranian-Mekranian elemental faunas, as well as between the Khorasan-Girkan and South Turkana-Afghan elemental faunas were identified. In this study, based on the dates obtained, it was found that in scorpions of the genus *Mesobuthus*, the hypothetical center of origin coincides with the modern chorological center, which is the Iranian-Mekranian elemental fauna. Phylogenetic relationships between five groups of species prove that the genus *Mesobuthus* spread from the Iranian-Mekranian elemental fauna to the north, forming the other elemental faunas. Also, it is established that the main processes of *Mesobuthus* genus faunagenesis fall on the period from the middle Miocene to the late Pliocene.

Keywords: Palaearctic, zoogeography, range, *Mesobuthus*, fauna

For citation: Poverennyi N. M., Anikin V. V. Phylogeographic characterization of scorpions of the genus *Mesobuthus* Vachon, 1950. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2024, vol. 24, iss. 4, pp. 430–438 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-4-430-438>, EDN: NDTTBI

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Изучение филогенетических связей, а также особенностей зоогеографии скорпионов рода *Mesobuthus* дает возможность определить его филогеографическую структуру. Известно, что центром видового разнообразия рода *Mesobuthus* является ирано-туранская горно-пустынная провинция Палеарктики. В недавнем исследовании зоогеографических особенностей рода *Mesobuthus*, на основании собственных сборов и сборов, депонированных в зарубежных учреждениях, были установлены типы ареалов для каждого вида рода *Mesobuthus* [1]. Результаты не учитывали сборы, депонированные в коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) (далее ЗИН РАН), являющейся одной из наиболее полных коллекций скорпионов мира. Поэтому ясно, что полученные результаты зоогеографического анализа некорректно отображали границы между выделенными зонами, в связи с этим оценки сходства между этими зонами были пересмотрены в настоящем исследовании. Помимо полученных результатов зоогеографического анализа, благодаря недавно расшифрованным последовательностям фрагментов генов COI, появилась возможность детально проанализировать филогенетические связи скорпионов рода *Mesobuthus*. Таким образом, комплекс полученных результатов делает возможным определение филогеографической структуры скорпионов рода *Mesobuthus*.

Материалы и методы

Для филогенетического анализа использовались фрагменты гена COI, амплифицированные с помощью праймеров HCO2198 и LCO1490 [2], депонированные в базе GenBank (NCBI): HM567337 – HM567343, HM567346 – HM567350, HM567352 – HM567356, HM567368, HM567370, HM567374 – HM5676, HM567380 – HM567383, HM567385 – HM567388, HM567390 – HM567393 [3]; AJ783574, AJ783576 – AJ783578, AJ783580 – AJ783585, AJ783587 – AJ783593, AJ783595 –

AJ783597, AJ783600, AJ550700, AJ550704 – AJ550709 [4, 5]; OM905075 – OM905103 [6]; PP439977-PP439979 (в печати). Филогенетическое дерево было построено с помощью BEAST 1.8.0. Расшифрованные генетические последовательности гена COI были выравнены в Vector NTI с параметрами по умолчанию. Выравнивание оценивалось визуально, а концы выравнивались вручную в Vector NTI. В качестве модели замещения использовалась модель Джукса – Кантора. Дерево строилось с помощью модели наилучшего соответствия Hasegawa – Kishino – Yano, позволяющей одновременно использовать дополнительные параметры, введенные в моделях Фельзенштейна и Кимуры, также учитывался параметр формы гамма-распределения неравномерности скорости накопления замен (HKY+G). Молекулярные часы калибровались с использованием средней априорной скорости (ucl.d.mean), установленной для скорпионов из семейства Buthidae на уровне 0,007 замен на сайт на миллион лет. Стандартное отклонение корректировалось так, чтобы 95%-ный интервал максимума плотности апостериорной вероятности (95% HPD) включал минимальные и максимальные показатели, ранее оцененные для COI (SD: 0,00146) у скорпионов [7, 8]. Для построения филогенетического древа в анализе в качестве статистического метода использовалась проверка максимального правдоподобия (ML). Полученное дерево консенсуса было визуализировано в Figtree 1.4.0 (рис. 1). Подобное дерево было сконструировано в коллективной ревизии рода [6]. В настоящем исследовании оно было изменено и дополнено недавно расшифрованными последовательностями.

Для зоогеографического анализа использовались данные из недавних исследований [1], а также данные из коллекционных сборов ЗИН РАН, депонированные в коллекции под номерами: 147, 149 – 150, 152 – 154, 156, 163, 166 – 167, 170 – 171, 249 (271), 258 – 261, 274 – 276, 278 (635), 279 – 300, 315 (265), 323 – 326, 333 – 334, 336 – 341, 373 – 386, 389 – 391, 409 – 416, 418 – 419, 433, 435 – 437, 598 – 599, 1127, 1132, 1139, 1301, 1305 – 1306, 1321, 1355 – 1357, 1512 – 1513.

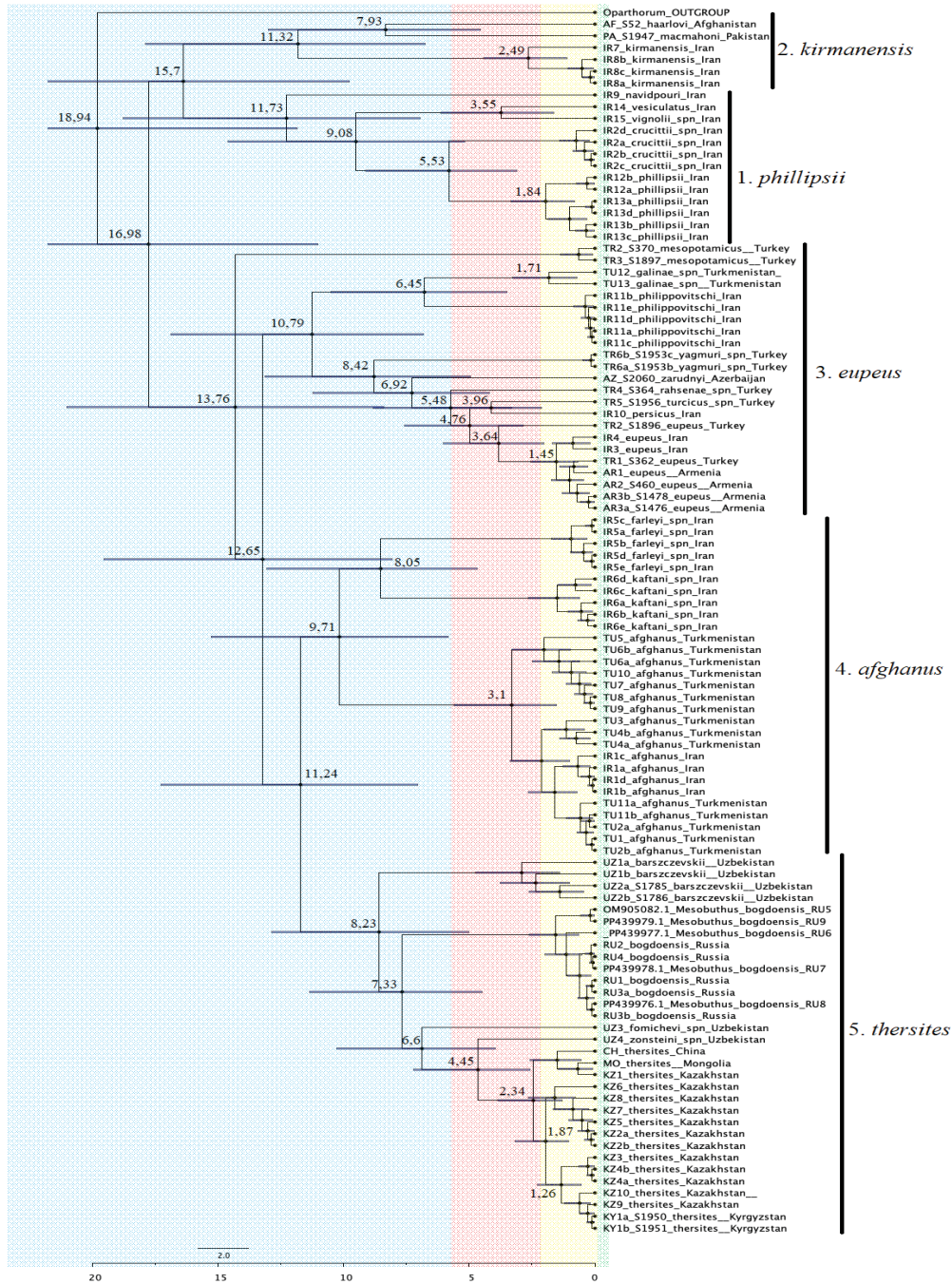


Рис. 1. Филогенетическое дерево скорпионов рода *Mesobuthus* на основе фрагмента гена COI. Цветами отмечены временные периоды: синим – миоцен, красным – плиоцен, желтым – плейстоцен, зеленым – голоцен (цвет онлайн)

Fig. 1. Phylogenetic tree of scorpions of the genus *Mesobuthus* based on the COI gene fragment. Colors indicate time periods: blue – Miocene, red – Pliocene, yellow – Pleistocene, green – Holocene (color online)

Для установления зоогеографического положения рода *Mesobuthus* выбрано биогеографическое районирование Палеарктики, предложенное сотрудниками ЗИН РАН для разных групп членистоногих [9, 10], так как апробированная система базируется на принципах климатиче-

ской зональности в сочетании с ландшафтными характеристиками, географией растительного покрова и животного мира [8]. Фауна провинций сравнивалась методом построения дендрограмм сходства на основе попарного коэффициента Чекановского, Серенса и Жаккара. Матрица 29



видов скорпионов по провинциям обрабатывалась с помощью компьютерной программы И. С. Плотникова (ЗИН РАН) для WIN-98, группирующей сходные фауны по среднему соседству по качественному (наличие или отсутствие вида в каждой провинции Палеарктики) признаку. Способ кластеризации на основе матриц оценок общности был единым для всех вариантов расчета.

Результаты и их обсуждение

Филогенетический анализ 25 видов скорпионов из рода *Mesobuthus* показал наличие четырех кластеров, представленных пятью видовыми группами (см. рис. 1).

Для более детального рассмотрения филогеографической структуры рода *Mesobuthus* была проведена оценка времени дивергенции (таблица).

Время дивергенции для видов рода *Mesobuthus*
 Table. Divergence times for species of the genus *Mesobuthus*

| Группа видов / Complex | Вид / Specie | Медианный возраст, млн лет назад / Median Stem Age, millions years ago (mya) | |
|---|---------------------------|--|--------------------|
| | | кроны / crown | ствола / stem |
| | | [95% HPD] | |
| Phillipsii | <i>M. navidpourii</i> | Отсутствует / NA | 11,73 [6,96–18,78] |
| Медианный возраст кроны, млн лет назад / Median crown age Mya: 11,73 [6,96–18,78] | <i>M. vesiculatus</i> | Отсутствует / NA | 3,55 [1,64–6,12] |
| Медианный возраст ствола, млн лет назад / Median stem age, Mya: 15,7 [9,77–23,73] | <i>M. vignolii</i> | Отсутствует / NA | 3,55 [1,64–6,12] |
| | <i>M. crucittii</i> | 0,69 [0,21–1,41] | 5,53 [3,1–9,13] |
| | <i>M. phillipsii</i> | 1,84 [0,79–3,33] | 5,53 [3,1–9,13] |
| Kirmanensis | <i>M. haarlovi</i> | Отсутствует / NA | 7,93 [4,55–13,02] |
| Медианный возраст кроны, млн лет назад / Median crown age Mya: 11,32 [6,75–17,89] | <i>M. macmahoni</i> | Отсутствует / NA | 7,93 [1,42–8,32] |
| Медианный возраст ствола, млн лет назад / Median stem age Mya: 15,7 [9,77–23,73] | <i>M. kirmanensis</i> | 2,49 [0,67–5,26] | 11,35 [6,75–17,89] |
| Eupeus | <i>M. mesopotamicus</i> | 0,56 [0,09–1,36] | 13,76 [8,41–21,04] |
| Медианный возраст кроны, млн лет назад / Median crown age Mya: 10,4 [6,82–16,89] | <i>M. philippovitschi</i> | 0,34 [0,04–0,84] | 6,45 [3,5–10,52] |
| Медианный возраст ствола, млн лет назад / Median stem age Mya: 12,02 [8,07–19,56] | <i>M. galinae</i> | 1,71 [0,71–3,27] | 6,45 [3,5–10,52] |
| | <i>M. yagmuri</i> | 0,1 [0–0,49] | 8,42 [4,95–13,13] |
| | <i>M. rahsenae</i> | Отсутствует / NA | 5,48 [3,31–8,82] |
| | <i>M. zarudnyi</i> | Отсутствует / NA | 6,92 [4,2–11,22] |
| | <i>M. turcicus</i> | Отсутствует / NA | 3,96 [2,11–6,5] |
| | <i>M. periscus</i> | Отсутствует / NA | 3,96 [2,11–6,5] |
| Afghanus | <i>M. kaftani</i> | 1,41 [0,6–2,64] | 8,05 [4,67–13,06] |
| Медианный возраст кроны, млн лет назад / Median crown age Mya: 9,71 [5,84–15,29] | <i>M. farleyi</i> | 0,88 [0,31–1,73] | 8,05 [4,67–13,06] |
| Медианный возраст ствола, млн лет назад / Median stem age Mya: 11,21 [7,04–17,89] | <i>M. afghanus</i> | 3,1 [1,52–5,6] | 9,71 [5,84–15,29] |
| Thersites | <i>M. barszczewskii</i> | 2,78 [1,4–4,74] | 8,23 [5,02–12,86] |
| Медианный возраст кроны, млн лет назад / Median crown age Mya: 8,31 [5,02–12,86] | <i>M. bodgoensis</i> | 1,46 [0,64–2,6] | 7,33 [4,49–11,37] |
| Медианный возраст ствола, млн лет назад / Median stem age Mya: 10,69 [7,04–17,89] | <i>M. fomichevi</i> | Отсутствует / NA | 6,6 [3,95–10,29] |
| | <i>M. zonsteini</i> | Отсутствует / NA | 4,45 [2,57–7,22] |
| | <i>M. thersites</i> | 2,34 [1,29–3,87] | 4,45 [2,57–7,22] |



Первый кластер, время дивергенции которого составляет 15,7 млн лет назад, представлен двумя наиболее базальными видовыми группами *phillipsii* (1) и *kirmanensis* (2). Группа *phillipsii* включает в себя 5 видов, наиболее базальным из которых является вид *M. navidpouri* Kovařík et al., 2022 (Иран), отделившийся 11,73 млн лет назад. После группа *phillipsii* расходится на две подгруппы – 9,08 млн лет назад. Первая подгруппа представлена видами *M. vignolii* Kovařík et al., 2022 (Иран) и *M. vesiculatus* (Pocock, 1899) (Иран), с расхождением 3,55 млн лет назад. Вторая подгруппа представлена видами *M. crucittii* Kovařík et al., 2022 (Иран) и *M. phillipsii* (Pocock, 1889), с расхождением 5,53 млн лет назад между ними. Группа видов *kirmanensis*, включающая в себя три вида, расходится на две подгруппы 11,32 млн лет назад. Первая подгруппа представлена видом *M. kirmanensis* (Birula, 1900) (Иран). Вторая подгруппа включает в себя виды *M. macmahoni* (Pocock, 1900) (Пакистан) и *M. haarlovi* Vachon, 1958 (Афганистан), с расхождением 7,93 млн лет назад между ними.

Между первым и вторым кластерами отдельной ветвью, с расхождением 13,76 млн лет назад, представлен вид *M. mesopotamicus* (Penther, 1912) (Ирак, Сирия, Турция).

Второй кластер, время дивергенции которого датировано 12,65 млн лет назад, представлен видовой группой *eureus* (3), которая, в свою очередь, разделяется на две подгруппы с расхождением 10,79 млн лет назад. Первая подгруппа представлена видами *M. philippovitschi* (Birula, 1905) (Иран) и *M. galinae* Kovařík et al., 2022 (Туркмения), с расхождением 6,45 млн лет назад. Вторая подгруппа представлена шестью видами. Виды этой подгруппы распределены по времени дивергенции в следующем хронологическом порядке: *M. yagmuri* Kovařík et al., 2022 (Турция) – 8,42 млн лет назад, *M. zarudnyi* Novruzov et al., 2022 (Азербайджан) – 6,92 млн лет назад, *M. rahse-nae* Kovařík et al., 2022 (Турция) – 5,48 млн лет назад. После данная группа разделяется на две подгруппы, с расхождением 4,76 млн лет назад между ними. Первая подгруппа представлена видами *M. turcicus* Kovařík et al., 2022 (Турция), *M. persicus* (Pocock, 1899) (Иран), которые, в свою очередь, разделяются между собой 3,96 млн лет назад. Вторая подгруппа представлена видом *M. eureus* (C. L. Koch, 1839) (Армения, Азербайджан, Грузия, Иран, Турция).

Третий кластер представлен видовой группой *afghanus* (4), четвертый кластер представлен

группой видов *thersites* (5), время дивергенции между ними составляет 11,24 млн лет назад. Видовая группа *afghanus* расходится на две большие подгруппы 9,71 млн лет назад. Первая подгруппа представлена видом *M. afghanus* (Pocock, 1889) (Афганистан, Иран, Туркменистан). Вторая подгруппа разделяется на виды *M. farley* Kovařík et al., 2022 (Иран) и *M. kaftani* Kovařík et al., 2022 (Иран), с расхождением 8,05 млн лет назад между ними.

Четвертый кластер представлен видовой группой *thersites*. Наиболее базальным, для этой видовой группы, является вид *M. barszczewskii* (Birula, 1904) (Узбекистан), его расхождение от остальных видов датируется 8,23 млн лет назад. После группа разделяется на две подгруппы. Одна из которых, наиболее древняя, представлена видом *M. bogdoensis* (Birula, 1896) (Россия, Казахстан), с расхождением 7,33 млн лет назад. Вторая подгруппа представлена тремя видами: *M. fomichevi* Kovařík et al., 2022 (Узбекистан, Таджикистан) (расхождение 6,6 млн лет назад), *M. zonsteini* Kovařík et al., 2022 (Узбекистан) (расхождение 4,45 млн лет назад), а также группирующимся отдельно от остальных видом *M. thersites* (C. L. Koch, 1839) (Китай, Казахстан, Кыргызстан) с расхождением 2,34 млн лет назад (см. рис. 1).

Зоогеографический анализ рода *Mesobuthus* проводился на основе полученных данных из коллекции ЗИН РАН, также использовались ранее опубликованные нами сведения по типам ареалов видов рода. По результатам изучения коллекционных сборов пересмотрены ранее типы ареалов для некоторых видов рода *Mesobuthus*: *M. afghanus* – ирано-афгано-хорасанский-южнотуранский горный; *M. eureus* – гиркано-евскино-армянско-куроараксинский; *M. galinae* – хорасанский; *M. phillipsii* – сумерийско-мекрано-ирано-загросский горный.

По общим данным зоогеографических характеристик рода *Mesobuthus* была построена генерализированная дендрограмма распределения видов по провинциям. Сравнение провинциальных фаун по видовому составу позволило сгруппировать провинции в кластеры по принципу наибольшего фаунистического сходства, выраженного в процентах. Анализ показал наличие двух кластеров: первый – ирано-туранский кластер состоит из южного субкластера, представленного переднеазиатско-сумерийской (PS) (10–20%), ирано-мекранской (IM) (20–30%), синдской (SI) (0–10%) элементарными фаунами,



а также северного субкластера, представленного хорасано-гирканской (HG) (30–40%), южнотурано-афганской (YA) (10–20%) и куроараксинско-евскинской (KE) (40–50%) элементарными фаунами; второй – скифско-тяньшанский

кластер состоит из южного субкластера, представленного северотурано-центральноазиатской (ST) (20–30%) элементарной фауной и северного субкластера, представленного казахстанской (KZ) элементарной фауной (10–20%) (рис. 2).

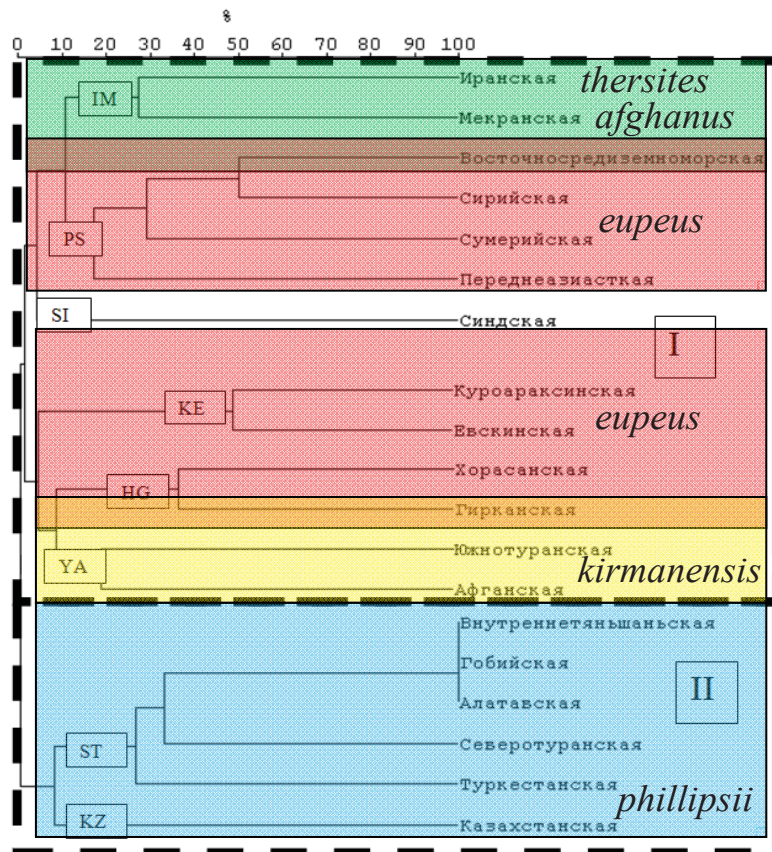


Рис. 2. Дендрограмма фаунистического сходства провинций Палеарктики и его соответствия филогенетическим комплексам для 29 видов скорпионов рода *Mesobuthus*. Пунктиром выделены два основных кластера: I–II. Буквами отмечены зоогеографические провинциальные группы. Филогенетические видовые группы, а также отдельные виды, отмечены цветами: зеленый – *phillipsii* и *kirmanensis*, красный – *eupeus*, желтый – *afghanus*, синий – *thersites*, коричневый – переходная зона между ирано-мекранской (IM) и переднеазиатско-сумерийской (PS) элементарными фаунами, оранжевый – переходная зона между хорасано-гирканской (HG) и южнотурано-афганской (YA) элементарными фаунами (цвет онлайн)

Fig. 2. Dendrogram of faunal similarity of Palaeartic provinces and its correspondence to phylogenetic complexes for 29 species of scorpions of the genus *Mesobuthus*. Two main clusters are marked by dotted lines: I–II. Letters indicate zoogeographic provincial groups. Phylogenetic species groups, as well as individual species, are marked with colors: green – *phillipsii* and *kirmanensis*, red – *eupeus*, yellow – *afghanus*, blue – *thersites*, brown – transition zone between Iranian-Mekranian (IM) and Fore-Asian-Sumerian (PS) elementary faunas, orange – transition zone between Khorasan-Hyrkanian (HG) and South Turanian-Afghanian (YA) elementary faunas (color online)

Результаты комплексного анализа филогенетических связей и зоогеографических особенностей рода *Mesobuthus* демонстрируют соответствие между филогенетическими

видовыми группами и выделенными элементарными фаунами. Установлено, что видовые группы *phillipsii* и *kirmanensis* соответствуют ирано-мекранской (IM) элементарной фауне



южного субкластера ирано-туранского кластера (I). Видовая группа *eureus* преимущественно соответствует северному субкластеру ирано-туранского кластера (I), а именно куроараксинско-евскинской (KE), хорасано-гирканской (HG) элементарным фаунам, а также восточной части южного субкластера – переднеазиатско-сумерийской (PS) элементарной фауне. Видовая группа *afghanus* преимущественно соответ-

ствует южнотурано-афганской (YA) элементарной фауне северного субкластера ирано-туранского кластера (I), за исключением вида *M. farley*, относящегося к хорасано-гирканской элементарной фауне. Видовая группа *thersites* соответствует северотурано-центральноазиатской (ST) и казахстанской (KZ) элементарным фаунам скифско-тяньшанского кластера (II) (см. рис. 2).

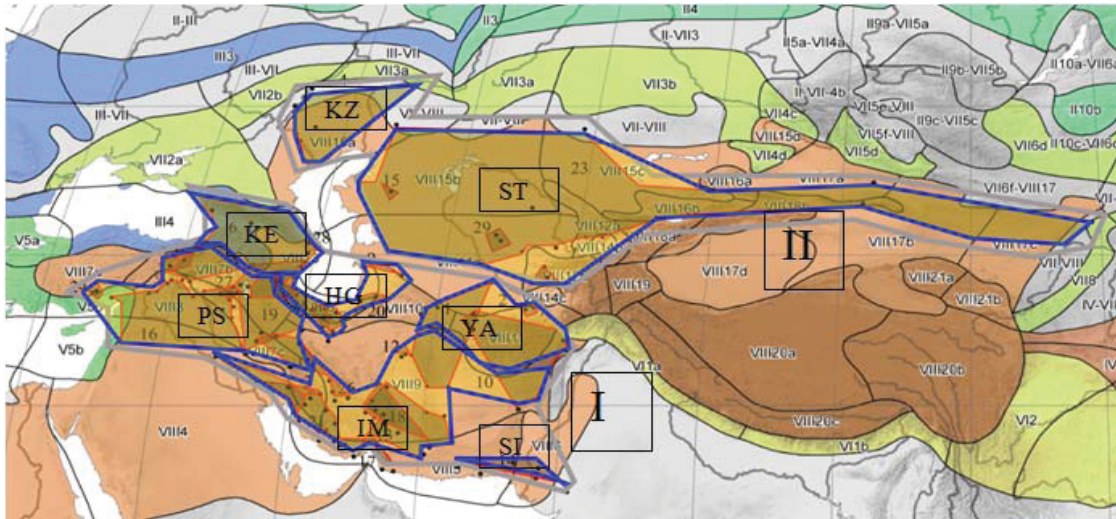


Рис. 3. Элементарные фауны скорпионов рода *Mesobuthus*. Серой линией обозначены два кластера видовых ареалов: I – ирано-туранский и II – скифско-тяньшанский, красной линией отмечены границы ареалов видов *Mesobuthus*, синей линией обозначены элементарные фауны (цвет онлайн)

Fig. 3. Elemental faunas of scorpions of the genus *Mesobuthus*. The gray line indicates two clusters of species ranges: I – Iranian-Turanian and II – Scythian-Tianshanian, the red line marks the boundaries of *Mesobuthus* species ranges, blue line indicates elementary faunas (color online)

Границы ареалов видов рода *Mesobuthus*, элементарные фауны, а также выделенные кластеры были отображены на карте зоогеографических выделов Палеарктики (рис. 3).

Предположительно, видовые группы *phillipsii* и *kirmanensis* являются наиболее базальными для этого рода. На это указывают как данные результаты, так и предыдущие результаты исследований филогенетических связей рода *Mesobuthus* [6]. В данном случае, по результатам филогенетического анализа, два этих комплекса представлены в одном кластере на дереве. Эти видовые группы соответствуют современному хорологическому центру рода *Mesobuthus* – ирано-мекранской элементарной фауне. Также подтверждено, что вид *M. bogdoensis* является наиболее обособленным видом рода *Mesobuthus* и представляет собой палеокаспийский реликт. По результатам исследования были выявлены близкородственные виды между филогенетиче-

скими видовыми группами, предки которых, в свою очередь, могут соответствовать переходным зонам выделенных элементарных фаун. Так, например, вид *M. mesopotamicus*, относящийся к видовой группе *eureus*, является близкородственным видовой группе *kirmanensis*. Этот вид относится к переднеазиатско-сумерийской (PS) элементарной фауне, но, вероятно, его близкого предка можно обнаружить и в переходной зоне, близкой к ирано-мекранской (IM) элементарной фауне, соответствующей видовой группе *kirmanensis*. В свою очередь, вид *M. farley*, относящийся к видовой группе *afghanus*, является одним из наиболее близкородственных таксонов к видовой группе *eureus*. Вид *M. farley* относится к хорасано-гирканской (HG) элементарной фауне, но, предположительно, его близкого предка можно обнаружить в переходной зоне, близкой к южнотурано-афганской (YA) элементарной фауне, соответствующей видовой группе *afghanus*.



Заключение

На основании полученных данных можно предположить, что род *Mesobuthus* распространялся от гипотетического центра происхождения – ирано-мекранской элементарной фауны на север, формируя переднеазиатско-сумерийскую (PS) и хорасано-гирканскую (HG) элементарные фауны в середине миоцена, от них, в период от позднего миоцена до плейстоцена, формировалась куроараксинско-евская (KE) элементарная фауна. Практически параллельно с хорасано-гирканской (HG) элементарной фауной формировалась южнотурано-афганская (YA) элементарная фауна. Таким образом, был сформирован северный субкластер ирано-туранского кластера, с базальной хорасано-гирканской (HG) элементарной фауной для него. Северный кластер формировался в позднем миоцене, от южнотурано-афганской (YA) элементарной фауны, в котором раньше остальных (от позднего миоцена до позднего плиоцена) сформировалась казахстанская (KZ) элементарная фауна. Наиболее «молодой» в этом кластере является северотурано-центральноазиатская (ST) элементарная фауна, представленная преимущественно широко распространенным видом *M. thersites*. Основные процессы образования северотурано-центральноазиатской элементарной фауны приходятся на период от позднего плиоцена до позднего плейстоцена.

По результатам исследования ясно, что распространение рода *Mesobuthus* связано с трансгрессиями и регрессиями морей в различные временные периоды. У большинства видов рода отмечается приуроченность к возвышенностям, что свидетельствует о сохранности данных популяций за счет их обитания в рифугиумах. Это подтверждается совместным обитанием на одной территории с другими реликтовыми животными, например, совместное обитание вида *M. bogodensis* и *Alsophylax pipiens* (Pallas, 1827) (пискливый геккончик) на горе Большое Богдо в Богдинско-Баскунчакском заповеднике (Астраханская обл., Россия). Скорпионам рода *Mesobuthus* присуща низкая скорость расселения, а также для них характерен аллопатрический тип видообразования, симпатрия для этого рода не выявлена.

Список литературы

1. Поверенный Н. М. Зоогеографическая характеристика скорпионов рода *Mesobuthus* (Vachon, 1950) Пале-

арктики // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Саратов, 2023. Вып. 20. С. 11–34.

2. Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 1994. Vol. 3, № 5. P. 294–299.
3. Mirshamsi O. Phylogenetic relationships of *Mesobuthus eupeus* (C. L. Koch, 1839) inferred from COI sequences (Scorpiones: Buthidae) // *Journal of Natural History*. 2010. Vol. 44 (47). P. 2851–2872.
4. Gantenbein B., Fet V., Gromov A. The first DNA phylogeny of four species of *Mesobuthus* Vachon, 1950 (Scorpiones: Buthidae) from Eurasia // *Journal of Arachnology*. 2003. Vol. 31. P. 412–420.
5. Gantenbein B. Evidence for recombination in scorpion mitochondrial DNA (Scorpiones: Buthidae) // *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*. 2005. Vol. 272 (1564). P. 697–704.
6. Kovařík F., Fet V., Gantenbein B., Graham M. R., Yağmur E. A., Štáhlavský F., Poverennyi N. M., Novruzov N. E. A revision of the genus *Mesobuthus* Vachon, 1950, with a description of 14 new species (Scorpiones: Buthidae) // *Euscorpius*. 2022. № 348. P. 1–189.
7. Bryson R. W., Prendini L., Savary W. E., Pearman P. B. Caves as microrefugia: Pleistocene phylogeography of the troglomorphic North American scorpion *Pseudouroctonus reddelli* // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. Vol. 14, № 1. P. 1–17.
8. Graham M. R., Wood D. A., Henault J. A., Valois Z. J., Cushing P. E. Ancient lakes, Pleistocene climates and river avulsions structure the phylogeography of a large but little-known rock scorpion from the Mojave and Sonoran deserts // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2017. Vol. 122, № 1. P. 133–146.
9. Емельянов А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // *Энтомологическое обозрение*. 1974. Т. 53, вып. 3. С. 497–522.
10. Кривохатский В. А. Зоогеография муравьиных львов Палеарктики (Neuroptera, Murgmeleontidae): доклад на пятьдесят первом ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского, 3 апреля 1998 г. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1998. 90 с.

References

1. Povernnyi N. M. Zoogeographical characterization of scorpions of the genus *Mesobuthus* (Vachon, 1950) of Palaearctic. *Entomological and Parasitological Studies in the Volga Region*. Saratov, 2023, vol. 20, pp. 11–34 (in Russian).
2. Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 1994, vol. 3, no. 5, pp. 294–299.
3. Mirshamsi O. Phylogenetic relationships of *Mesobuthus eupeus* (C. L. Koch, 1839) inferred from COI



- sequences (Scorpiones: Buthidae). *Journal of Natural History*, 2010, vol. 44 (47), pp. 2851–2872.
4. Gantenbein B., Fet V., Gromov A. The first DNA phylogeny of four species of *Mesobuthus* Vachon, 1950 (Scorpiones: Buthidae) from Eurasia. *Journal of Arachnology*, 2003, vol. 31, pp. 412–420.
 5. Gantenbein B. Evidence for recombination in scorpion mitochondrial DNA (Scorpiones: Buthidae). *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 2005, vol. 272 (1564), pp. 697–704.
 6. Kovařík F., Fet V., Gantenbein B., Graham M. R., Yağmur E. A., Štáhlavský F., Poverennyi N. M., Novruzov N. E. A revision of the genus *Mesobuthus* Vachon, 1950, with a description of 14 new species (Scorpiones: Buthidae). *Euscorpius*, 2022, vol. 348, pp. 1–189.
 7. Bryson R. W., Prendini L., Savary W. E., Pearman P. B. Caves as microrefugia: Pleistocene phylogeography of the troglomorphic North American scorpion *Pseudouroctonus reddelli*. *BMC Evolutionary Biology*, 2014, vol. 14, no. 1, pp. 1–17.
 8. Graham M. R., Wood D. A., Henault J. A., Valois Z. J., Cushing P. E. Ancient lakes, Pleistocene climates and river avulsions structure the phylogeography of a large but little-known rock scorpion from the Mojave and Sonoran deserts. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2017, vol. 122, no. 1, pp. 133–146.
 9. Emelyanov A. F. Proposals on classification and nomenclature of habitats. *Entomological Review*, 1974, vol. 53, iss. 3, pp. 497–522 (in Russian).
 10. Krivokhatsky V. A. *Zoogeography of ant lions of the Palearctic (Neuroptera, Myrmeleontidae): Report at the fifty-first annual reading in memory of N. A. Kholodkovsky. April 3, 1998*. St. Petersburg. Zoological Institute of Russian Academy of Sciences Publ., 1998. 90 p. (in Russian).

Поступила в редакцию: 08.05.2024; одобрена после рецензирования 10.05.2024;
принята к публикации 15.05.2024; опубликована 25.12.2024
The article was submitted 08.05.2024; approved after reviewing 10.05.2024;
accepted for publication 15.05.2024; published 25.12.2024