



УДК: 598.112:[591.3+591.4]

А. Ю. Малюк

Национальный научно-природоведческий музей
Национальной Академии Наук Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина
E-mail: a.maljuk@gmail.com

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ
МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ ПО МОРФОМЕТРИЧЕСКИМ
ПРИЗНАКАМ МЕЖДУ ПРЫТКОЙ, *LACERTA AGILIS* LIN-
NAEUS, 1758, И ЗЕЛЕНОЙ, *L. VIRIDIS* (LAURENTI, 1768),
ЯЩЕРИЦАМИ (LACERTIDAE, SAURIA, REPTILIA)**

Проанализированы морфологические различия в четырех размерно-возрастных группах прыткой и зеленой ящериц. Показано, что межвидовые различия проявляются по некоторым признакам уже на стадии сеголеток. У самцов прыткой и зеленой ящериц возрастные различия по масштабам уступают межвидовым, в то время как у молодых самок возрастные различия существенно больше межвидовых. Обсуждается адаптивный характер межвидовых различий.

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, *Lacerta viridis*, морфологические признаки, межвидовые различия.

Введение

Прыткая (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) и зеленая (*L. viridis* (Laurenti, 1768)) ящерицы относятся к роду *Lacerta*, группе зеленых ящериц (*Lacerta* s. str.), систематика, биология и экология которых изучены достаточно хорошо (Орлова, 1975; Прыткая ящерица..., 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Kaliontzopoulou et al., 2005). Поэтому практически все виды этой группы ящериц являются удобными модельными объектами для изучения морфологической дивергенции близкородственных видов и онтогенетических аспектов формирования межвидовых различий.

Любое изменение морфологии животных неразрывно связано с изменением процессов их роста и развития, а, следовательно, с изменениями адаптивных свойств организма. Поэтому формирование внутри- и межвидовых морфологических различий в онтогенезе животных – фундаментальный вопрос эволюционной биологии. Изучение онтогенетических основ формирования фенотипического разнообразия позволит пролить свет на чрезвычайно важную проблему эволюции онтогенеза, а также на взаимосвязь онто- и филогенеза (Ушкалова, 1976; Банников и др., 1977; Arnold, 1989; Котенко, 1998; Bauwens, 1999; Булахова, 2004; Куранова и др., 2006; Roitberg, Smirina, 2006; Булахова и др., 2007; Böhme et al., 2007).

© А. Ю. Малюк, 2016

Основная цель работы – оценить морфологические различия между особями прыткой и зеленой ящериц разного пола и возраста, а также проанализировать механизмы и закономерности формирования межвидовых различий в постэмбриональном развитии этих видов.

Материал и методы

Материал для настоящего исследования получен в результате анализа собственных сборов автора и коллекций Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. В общей сложности обработано 603 экз. прыткой (*L. a. chersonensis*) и зеленой (*L. viridis*) ящериц. Структура изученного материала представлена в табл. 1.

Таблица 1. Краткая характеристика обработанного материала
Table 1. Short characteristics of the processed material

| Размерно-возрастной класс | <i>L. a. chersonensis</i> | | <i>L. viridis</i> | |
|---------------------------|---------------------------|-------|-------------------|-------|
| | Самцы | Самки | Самцы | Самки |
| juveniles | 48 | 31 | 30 | 33 |
| subadultus | 60 | 52 | 38 | 35 |
| adultus | 40 | 41 | 39 | 31 |
| adultus-senex | 57 | 42 | 13 | 13 |
| всего | 205 | 166 | 120 | 112 |

Каждое животное измеряли с помощью штангенциркуля и линейки с точностью до 0,1 мм, а также окуляр-микрометра стереомикроскопа МБС–9 при увеличении $\times 8$ (одно деление окуляр-микрометра равно 0,1 мм) по 24 морфометрическим признакам (табл. 2). Подробное описание схемы измерения ящериц опубликовано ранее (Песков, 1993; Малюк, 2010; Малюк, Песков, 2011).

Деление ящериц на размерно-возрастные группы проводили по абсолютным значениям 24 морфометрических признаков с использованием иерархического кластерного анализа (Малюк, 2010). Величину и характер межвидовых различий по линейным размерам тела оценивали с помощью дискриминантного анализа, где в качестве меры различий рассчитывалась квадратичная дистанция Махаланобиса (SqMD). Все статистические расчеты выполнены с использованием компьютерной системы анализа данных STATISTICA 6.0.

Результаты и их обсуждение

По результатам иерархического кластерного анализа, самцы и самки обоих видов отчетливо дифференцировались на четыре размерно-возрастные группы, что продемонстрировано на примере самцов *L. a. chersonensis* (рис. 1).

Статистические характеристики морфометрических признаков в этих группах представлены в табл. 3 и 4.

Согласно данным табл. 5, межвидовые различия увеличиваются от ювенильных к взрослым, при этом их характер отличается у самцов и самок. У молодых самцов межвидовые различия практически в два раза превышают таковые самок, а у взрослых животных самки двух видов отличаются между собой больше, чем самцы.

Таблица 2. Полные и сокращенные названия признаков
Table 2. Full and abbreviated names of features

| Аббревиатура | Полное название признака |
|----------------|---|
| L. | длина тела (от начала морды до клоакальной щели) |
| L. cr. | длина туловища (от горловой складки до клоакальной щели) |
| L. c. | длина головы (от конца носа до конца затылочного щитка) |
| Lt. c. | ширина головы (максимальная) |
| A. c. | высота головы (максимальная) |
| Cr. a. c. | диаметр локтевого сустава |
| Cr. a. g. | диаметр коленного сустава |
| Lt. cr. pelv. | ширина туловища в тазовой области |
| A. cr. pelv. | высота туловища в тазовой области |
| Cr. cd. | толщина хвоста у основания |
| P. a. | длина передней конечности |
| P. p. | длина задней конечности |
| Lt. cr. stern. | ширина туловища на уровне второго верхнего ряда брюшных щитков (по крайним брюшным) |
| D. r.-o. | расстояние от глаза до конца морды |
| D. n.-o. | расстояние от ноздри до переднего края глаза |
| D. tym.-o. | расстояние от заднего края глаза до барабанной перепонки |
| Sp. in. | расстояние между ноздрями |
| L. o. | длина глаза |
| L. tym. | длина барабанной перепонки |
| Lt. c. so. | ширина головы на уровне сочленения второго и третьего надглазничных щитков |
| D. q. m. | длина четвертого пальца передней конечности |
| D. q. p. | длина четвертого пальца задней конечности |
| Lt. an. | ширина анального щитка |
| L. an. | длина анального щитка |

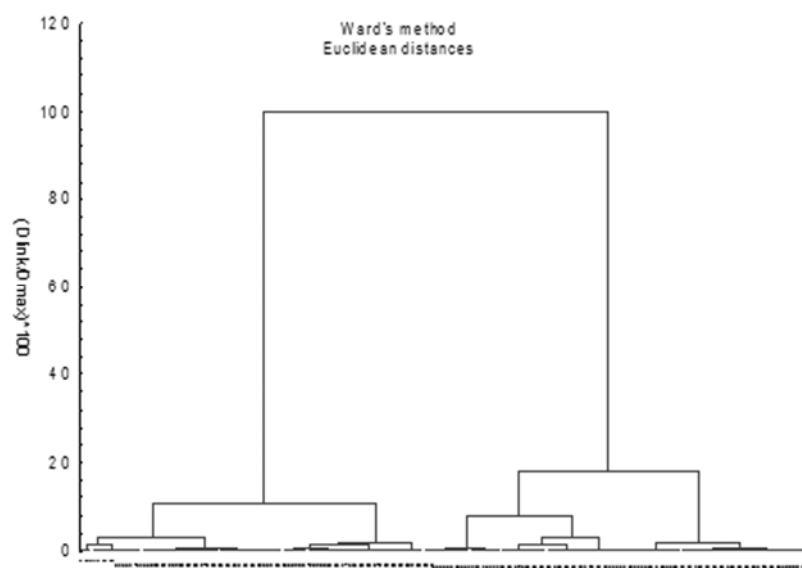


Рис. 1. Фенограмма, отражающая дифференциацию самцов прыткой ящерицы по абсолютным значениям 24 морфометрических признаков.

Fig. 1. Phenogram showing differentiation of males of sand lizard by absolute meaning of 24 morphometric features.

Таблица 3. Статистические характеристики абсолютных значений морфологических признаков самцов и самок *L. agilis*
 Table 3. Statistical characteristics of the absolute values of morphological features of males and females of the *L. agilis*

| Признак | Самцы | | | | | | Самки | | | | | | | | | |
|----------------|-----------|-----------|------------|-----------|---------|-----------|---------------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|---------|-----------|---------------|-----------|
| | juveniles | | subadultus | | adultus | | adultus-senex | | juveniles | | subadultus | | adultus | | adultus-senex | |
| | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. |
| L. | 34,12 | 2,32 | 48,64 | 6,92 | 70,90 | 3,49 | 81,49 | 3,84 | 33,71 | 2,68 | 50,48 | 6,87 | 71,63 | 3,33 | 83,15 | 4,67 |
| L. cr. | 22,26 | 1,79 | 32,80 | 4,89 | 48,03 | 2,60 | 55,39 | 3,29 | 22,11 | 2,13 | 34,94 | 5,33 | 50,65 | 2,92 | 60,03 | 3,56 |
| L. c. | 8,45 | 0,39 | 10,86 | 1,31 | 15,96 | 1,16 | 18,66 | 0,91 | 8,30 | 0,38 | 10,68 | 1,09 | 14,29 | 0,61 | 16,08 | 0,91 |
| Lt. c. | 5,22 | 0,27 | 6,82 | 0,98 | 10,38 | 0,97 | 12,64 | 0,68 | 5,18 | 0,30 | 6,64 | 0,73 | 8,95 | 0,43 | 10,17 | 0,58 |
| A. c. | 4,23 | 0,30 | 5,72 | 0,87 | 9,20 | 0,98 | 11,31 | 0,65 | 4,19 | 0,29 | 5,60 | 0,69 | 7,74 | 0,48 | 8,78 | 0,55 |
| Cr. a. c. | 1,06 | 0,11 | 1,60 | 0,29 | 2,47 | 0,22 | 2,76 | 0,12 | 1,05 | 0,14 | 1,59 | 0,26 | 2,36 | 0,19 | 2,58 | 0,19 |
| Cr. a. g. | 1,15 | 0,12 | 1,72 | 0,30 | 2,62 | 0,22 | 2,92 | 0,13 | 1,13 | 0,13 | 1,68 | 0,26 | 2,41 | 0,16 | 2,61 | 0,15 |
| Lt. cr. pelv. | 3,49 | 0,28 | 4,91 | 0,87 | 8,13 | 0,90 | 9,48 | 0,59 | 3,47 | 0,39 | 5,02 | 0,72 | 7,72 | 0,86 | 9,05 | 0,81 |
| A. cr. pelv. | 3,40 | 0,41 | 5,08 | 0,99 | 8,61 | 1,07 | 10,18 | 0,65 | 3,35 | 0,46 | 5,12 | 0,83 | 8,03 | 1,07 | 9,39 | 0,92 |
| Cr. cd. | 2,69 | 0,33 | 4,23 | 0,80 | 6,86 | 0,62 | 7,99 | 0,44 | 2,62 | 0,38 | 4,21 | 0,65 | 6,26 | 0,67 | 7,13 | 0,61 |
| P. a. | 10,43 | 0,72 | 14,15 | 1,95 | 20,51 | 1,22 | 22,57 | 0,88 | 10,27 | 0,79 | 14,33 | 1,83 | 19,46 | 1,00 | 20,92 | 1,21 |
| P. p. | 15,45 | 0,97 | 21,19 | 3,21 | 30,85 | 1,77 | 34,15 | 1,49 | 15,31 | 1,04 | 21,26 | 2,73 | 28,76 | 1,23 | 30,87 | 1,51 |
| Lt. cr. stern. | 4,65 | 0,43 | 6,83 | 1,13 | 10,40 | 0,76 | 11,85 | 0,71 | 4,56 | 0,46 | 6,84 | 1,00 | 9,75 | 0,73 | 10,72 | 0,79 |

Продолжение табл. 3

| Признак | Самцы | | | | | | | | | | Самки | | | | | |
|------------|-----------|-----------|------------|-----------|---------|-----------|---------------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|---------|-----------|---------------|-----------|
| | juveniles | | subadultus | | adultus | | adultus-senex | | juveniles | | subadultus | | adultus | | adultus-senex | |
| | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. |
| D. r.-o. | 2,94 | 0,19 | 3,96 | 0,54 | 5,83 | 0,49 | 6,80 | 0,38 | 2,90 | 0,20 | 3,91 | 0,47 | 5,37 | 0,41 | 5,94 | 0,44 |
| D. n.-o. | 1,84 | 0,15 | 2,55 | 0,36 | 3,71 | 0,32 | 4,33 | 0,27 | 1,82 | 0,18 | 2,48 | 0,32 | 3,36 | 0,29 | 3,74 | 0,29 |
| D. tym.-o. | 2,29 | 0,18 | 3,11 | 0,49 | 5,09 | 0,63 | 6,23 | 0,45 | 2,22 | 0,16 | 2,99 | 0,35 | 4,23 | 0,35 | 4,74 | 0,38 |
| Sp. in. | 1,46 | 0,08 | 1,83 | 0,22 | 2,53 | 0,22 | 2,92 | 0,23 | 1,45 | 0,10 | 1,81 | 0,20 | 2,43 | 0,14 | 2,67 | 0,18 |
| L. o. | 2,38 | 0,11 | 2,99 | 0,37 | 4,24 | 0,26 | 4,69 | 0,29 | 2,34 | 0,08 | 2,97 | 0,30 | 3,83 | 0,19 | 4,22 | 0,25 |
| L. tym. | 1,41 | 0,11 | 1,92 | 0,30 | 2,85 | 0,27 | 3,26 | 0,33 | 1,44 | 0,21 | 1,89 | 0,26 | 2,55 | 0,23 | 2,79 | 0,21 |
| Lt. c. so. | 3,93 | 0,21 | 4,68 | 0,44 | 6,31 | 0,44 | 7,22 | 0,39 | 3,90 | 0,25 | 4,60 | 0,38 | 5,84 | 0,37 | 6,41 | 0,43 |
| D. q. m. | 2,57 | 0,19 | 3,49 | 0,49 | 4,75 | 0,25 | 4,99 | 0,31 | 2,54 | 0,21 | 3,53 | 0,54 | 4,45 | 0,40 | 4,64 | 0,30 |
| D. q. p. | 5,00 | 0,52 | 6,67 | 0,94 | 9,28 | 0,60 | 10,03 | 0,54 | 4,88 | 0,58 | 6,71 | 0,83 | 8,61 | 0,62 | 8,97 | 0,51 |
| Lt. an. | 1,88 | 0,22 | 2,77 | 0,58 | 4,85 | 0,70 | 5,79 | 0,55 | 1,86 | 0,25 | 2,65 | 0,48 | 4,17 | 0,46 | 4,91 | 0,70 |
| L. an. | 1,16 | 0,15 | 1,69 | 0,36 | 2,78 | 0,36 | 3,29 | 0,41 | 1,17 | 0,15 | 1,83 | 0,37 | 2,94 | 0,36 | 3,38 | 0,41 |

Таблица 4. Статистические характеристики абсолютных значений морфологических признаков самцов и самок *L. viridis*
 Table 4. Statistical characteristics of the absolute values of morphological features of males and females of the *L. viridis*

| Признак | Самцы | | | | | | | | | | Самки | | | | | |
|----------------|-----------|-----------|------------|-----------|---------|-----------|---------------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|---------|-----------|---------------|-----------|
| | juveniles | | subadultus | | adultus | | adultus-senex | | juveniles | | subadultus | | adultus | | adultus-senex | |
| | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. | mean | Std. Dev. |
| L. | 33,05 | 1,27 | 42,56 | 5,05 | 83,26 | 8,41 | 106,9 | 6,18 | 33,33 | 1,51 | 42,49 | 5,63 | 83,77 | 7,42 | 101,4 | 3,56 |
| L. cr. | 21,38 | 1,03 | 28,01 | 3,44 | 54,35 | 5,68 | 70,38 | 4,29 | 21,59 | 1,20 | 28,21 | 4,04 | 57,26 | 5,63 | 69,94 | 2,60 |
| L. c. | 9,08 | 0,45 | 10,66 | 1,05 | 19,65 | 2,09 | 25,26 | 1,57 | 9,08 | 0,41 | 10,37 | 0,94 | 17,93 | 1,33 | 20,81 | 0,80 |
| Lt. c. | 5,42 | 0,25 | 6,46 | 0,61 | 12,06 | 1,55 | 16,32 | 1,18 | 5,41 | 0,25 | 6,36 | 0,62 | 11,03 | 0,97 | 13,25 | 0,67 |
| A. c. | 4,22 | 0,23 | 5,03 | 0,51 | 10,00 | 1,39 | 13,89 | 1,43 | 4,22 | 0,24 | 5,01 | 0,49 | 9,09 | 0,95 | 11,02 | 0,71 |
| Cr. a. c. | 1,09 | 0,08 | 1,41 | 0,19 | 3,08 | 0,31 | 3,78 | 0,29 | 1,08 | 0,08 | 1,38 | 0,18 | 2,98 | 0,31 | 3,52 | 0,10 |
| Cr. a. g. | 1,24 | 0,11 | 1,71 | 0,29 | 3,78 | 0,35 | 4,54 | 0,30 | 1,23 | 0,12 | 1,62 | 0,27 | 3,58 | 0,35 | 4,17 | 0,28 |
| Lt. cr. pelv. | 4,00 | 0,32 | 5,21 | 0,72 | 10,73 | 1,30 | 13,93 | 1,08 | 3,98 | 0,31 | 5,01 | 0,66 | 10,66 | 1,25 | 13,00 | 0,70 |
| A. cr. pelv. | 3,77 | 0,35 | 5,09 | 0,69 | 10,81 | 1,47 | 14,08 | 1,35 | 3,78 | 0,33 | 4,95 | 0,67 | 10,66 | 1,23 | 13,19 | 0,59 |
| Cr. cd. | 2,71 | 0,25 | 3,85 | 0,63 | 8,43 | 1,16 | 11,01 | 1,27 | 2,74 | 0,26 | 3,77 | 0,60 | 8,13 | 0,89 | 9,86 | 0,51 |
| P. a. | 11,18 | 0,48 | 13,57 | 1,66 | 26,64 | 2,39 | 32,31 | 2,54 | 11,11 | 0,53 | 13,29 | 1,73 | 25,34 | 2,15 | 29,46 | 1,03 |
| P. p. | 17,22 | 0,94 | 21,96 | 2,78 | 44,68 | 4,39 | 53,62 | 2,99 | 17,08 | 1,02 | 21,14 | 2,82 | 42,58 | 3,33 | 48,00 | 2,74 |
| Lt. cr. stern. | 4,80 | 0,27 | 5,92 | 0,97 | 12,74 | 1,53 | 16,29 | 1,24 | 4,78 | 0,28 | 5,79 | 0,85 | 12,30 | 1,35 | 14,72 | 0,71 |
| D. r.-o. | 3,07 | 0,17 | 3,86 | 0,44 | 7,24 | 0,85 | 9,22 | 0,83 | 3,08 | 0,16 | 3,75 | 0,42 | 6,74 | 0,57 | 7,92 | 0,52 |
| D. n.-o. | 2,02 | 0,16 | 2,60 | 0,28 | 4,93 | 0,58 | 6,20 | 0,56 | 2,02 | 0,16 | 2,50 | 0,30 | 4,45 | 0,40 | 5,27 | 0,39 |

Продолжение табл. 4

| Признак | Самцы | | | | | | | | | | | | Самки | | | | | | | | | | |
|------------|-----------|-----------|--|------------|-----------|--|---------|-----------|--|---------------|-----------|--|-----------|-----------|------------|------|-----------|--|---------------|-----------|--|-------|------|
| | juveniles | | | subadultus | | | adultus | | | adultus-senex | | | juveniles | | subadultus | | adultus | | adultus-senex | | | | |
| | mean | Std. Dev. | | mean | Std. Dev. | | mean | Std. Dev. | | mean | Std. Dev. | | mean | Std. Dev. | | mean | Std. Dev. | | mean | Std. Dev. | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| D. n.-o. | 2,02 | 0,16 | | 2,60 | 0,28 | | 4,93 | 0,58 | | 6,20 | 0,56 | | 2,02 | 0,16 | | 2,50 | 0,30 | | 4,45 | 0,40 | | 5,27 | 0,39 |
| D. tum.-o. | 2,31 | 0,15 | | 2,84 | 0,32 | | 5,94 | 0,86 | | 8,02 | 0,75 | | 2,31 | 0,15 | | 2,78 | 0,28 | | 5,12 | 0,55 | | 6,14 | 0,34 |
| Sp. in. | 1,50 | 0,06 | | 1,69 | 0,16 | | 2,91 | 0,32 | | 3,54 | 0,18 | | 1,49 | 0,06 | | 1,67 | 0,18 | | 2,78 | 0,24 | | 3,27 | 0,16 |
| L. o. | 2,85 | 0,24 | | 3,13 | 0,35 | | 5,24 | 0,49 | | 6,44 | 0,30 | | 2,81 | 0,27 | | 2,96 | 0,36 | | 4,96 | 0,34 | | 5,73 | 0,33 |
| L. tum. | 1,50 | 0,11 | | 1,82 | 0,19 | | 3,50 | 0,47 | | 4,48 | 0,58 | | 1,50 | 0,10 | | 1,79 | 0,22 | | 3,23 | 0,28 | | 3,78 | 0,24 |
| Lt. c. so. | 4,37 | 0,26 | | 4,75 | 0,33 | | 7,47 | 0,72 | | 9,11 | 0,45 | | 4,33 | 0,30 | | 4,60 | 0,37 | | 6,97 | 0,49 | | 7,95 | 0,41 |
| D. q. m. | 3,02 | 0,25 | | 3,62 | 0,49 | | 6,92 | 0,63 | | 7,79 | 0,27 | | 2,98 | 0,27 | | 3,48 | 0,56 | | 6,51 | 0,45 | | 7,43 | 0,33 |
| D. q. p. | 6,31 | 0,64 | | 7,54 | 1,06 | | 14,69 | 1,23 | | 16,64 | 0,89 | | 6,20 | 0,70 | | 7,15 | 1,15 | | 13,76 | 1,00 | | 15,20 | 0,76 |
| Lt. an. | 2,12 | 0,22 | | 2,42 | 0,44 | | 5,87 | 0,90 | | 8,09 | 0,86 | | 2,09 | 0,24 | | 2,36 | 0,34 | | 5,55 | 0,67 | | 6,98 | 0,52 |
| L. an. | 0,98 | 0,16 | | 1,26 | 0,29 | | 3,04 | 0,50 | | 3,68 | 0,53 | | 1,01 | 0,19 | | 1,38 | 0,35 | | 3,15 | 0,37 | | 3,84 | 0,37 |

Таблица 5. Результаты сравнения самцов и самок прыткой и зеленой ящериц (SqMD)
 Table 5. Results of comparison of males and females of sand and green lizards (SqMD)

| Межвидовые сравнения по возрастным группам | | Внутривидовые сравнения | | | | | | | |
|--|-----------|-------------------------|---|--|--------------------------------------|---------------------------------------|---|--|-------|
| juveniles | subadults | adults-senex | juveniles-subadults <i>L. agilis</i> | juveniles-subadults <i>L. viridis</i> | subadults-adults <i>L. agilis</i> | subadults-adults <i>L. viridis</i> | adults-adults-senex <i>L. agilis</i> | adults-adults-senex <i>L. viridis</i> | |
| 20,56 | 38,32 | 83,69 | 112,04 | 12,22 | 15,48 | 26,28 | 107,42 | 6,42 | 29,95 |
| 9,98 | 20,16 | 113,03 | 137,90 | 16,69 | 11,35 | 25,43 | 117,21 | 9,88 | 24,19 |
| | | | | | Самцы | | | | |
| | | | | | Самки | | | | |

Согласно результатам дискриминантного анализа (рис. 2), возрастная и межвидовая изменчивость морфометрических признаков у самцов и самок прыткой и зеленой ящериц описывается на 90–99 % первыми двумя каноническими переменными (КП) (табл. 6). Большие значения суммарной дисперсии свидетельствуют о высоком уровне согласованности в варьировании анализируемого комплекса морфометрических признаков у самцов и самок обоих видов.

Первая каноническая переменная (описывает 69 % изменчивости) у ювенильных и полувзрослых самцов характеризуется положительными факторными нагрузками 17 признаков и в первую очередь отражает межвидовые различия. Отрицательные значения факторных нагрузок таких признаков как длина глаза (*L. o.*) и длина четвертого пальца задней конечности (*D. q. p.*) (табл. 6) свидетельствуют о том, что их относительные значения больше у молодых неполовозрелых самцов зеленой ящерицы. По-видимому, это связано с различиями в образе жизни (Тарашук, 1959; Щербак, Щербань, 1980; Bonner, Horn, 1982) и начинает проявляться уже у самых молодых особей. У взрослых самцов следует отметить межвидовые различия по признакам, связанным с развитием конечностей (*D. q. p.*, *D. q. m.*, *P. p.*, *St. a. g.*, *P. a.*, *St. a. c.*). Большие средние значения этих признаков у самцов зеленой ящерицы (табл. 3, 4) характеризует их как более длинноногих животных с хорошо развитым скелетом конечностей.

КП_{II} у самцов обоих видов (табл. 6, рис. 2) отражает возрастную изменчивость практически по всем признакам, которая проявляется в их неравномерном увеличении с ростом животных.

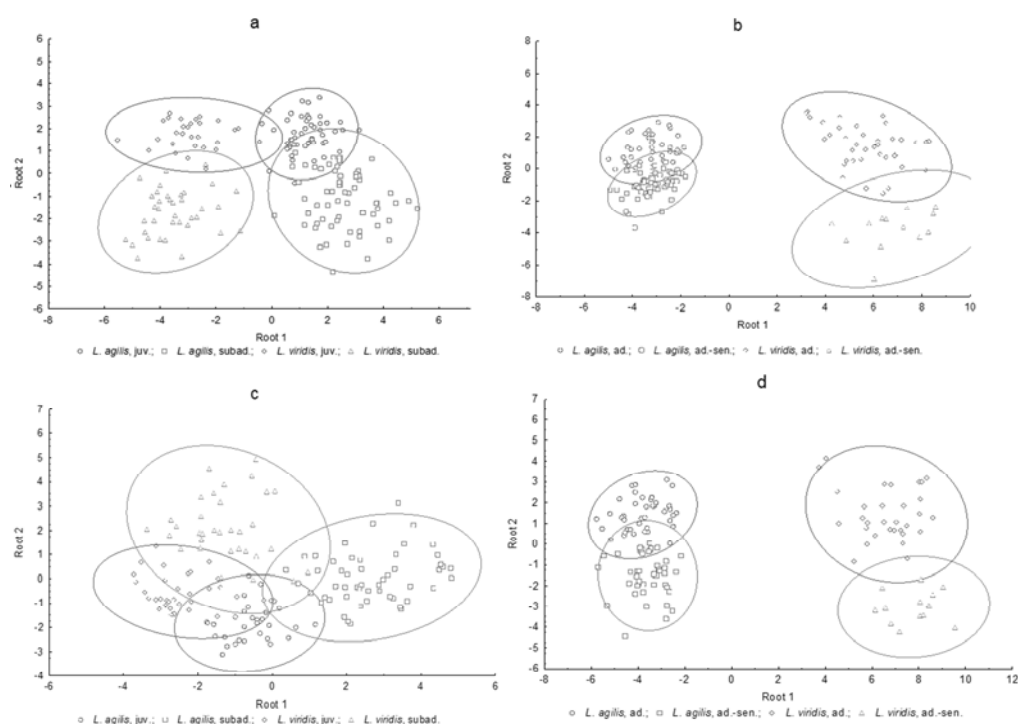


Рис. 2. Распределение самцов и самок прыткой и зеленой ящериц в пространстве значений 1 и 2 канонических переменных (а – juveniles, subadultus самцы; б – adultus, adultus-senex самцы; в – juveniles, subadultus самки; д – adultus, adultus-senex самки).

Fig. 2. The distribution of males and females sand and green lizards in the space of values of the 1 and 2 canonical variables (a – juveniles, subadultus males; б – adultus, adultus-senex males; в – juveniles, subadultus females; д – adultus, adultus-senex females).

Таблица 6. Факторные нагрузки признаков на первые три канонические переменные в выборке самцов и самок прыткой и зеленой ящериц
 Table 6. Factor loading of the characters on the first three principal components in the population of males and females of sand and green lizards

| Признак | Juveniles, subadultus, m | | | Adultus, adultus-senex, m | | | Juveniles, subadultus, f | | | Adultus, adultus-senex, f | | |
|----------------|--------------------------|------------------|------------------|---------------------------|------------------|-------------------|--------------------------|------------------|-------------------|---------------------------|------------------|-------------------|
| | КП _I | КП _{II} | КПШ _I | КП _I | КП _{II} | КПШ _{II} | КП _I | КП _{II} | КПШ _{II} | КП _I | КП _{II} | КПШ _{II} |
| L. | 0,22 | -0,78 | -0,32 | 0,25 | -0,81 | -0,12 | 0,63 | 0,52 | -0,18 | 0,23 | -0,74 | -0,06 |
| L. cr. | 0,24 | -0,79 | -0,34 | 0,18 | -0,77 | -0,12 | 0,66 | 0,48 | -0,19 | 0,15 | -0,74 | -0,19 |
| L. c. | 0,03 | -0,69 | -0,38 | 0,28 | -0,76 | -0,19 | 0,36 | 0,66 | -0,34 | 0,37 | -0,60 | -0,05 |
| Lt. c. | 0,09 | -0,65 | -0,32 | 0,16 | -0,80 | -0,27 | 0,40 | 0,59 | -0,16 | 0,31 | -0,64 | 0,09 |
| A. c. | 0,18 | -0,63 | -0,36 | 0,07 | -0,77 | -0,27 | 0,51 | 0,48 | -0,17 | 0,21 | -0,56 | 0,12 |
| Cr. a. c. | 0,15 | -0,68 | -0,36 | 0,31 | -0,55 | -0,05 | 0,50 | 0,50 | -0,19 | 0,30 | -0,40 | 0,22 |
| Cr. a. g. | 0,03 | -0,72 | -0,25 | 0,53 | -0,51 | -0,08 | 0,36 | 0,62 | -0,14 | 0,51 | -0,35 | 0,28 |
| Lt. cr. pelv. | -0,06 | -0,67 | -0,26 | 0,31 | -0,61 | -0,07 | 0,31 | 0,71 | -0,24 | 0,30 | -0,47 | 0,02 |
| A. cr. pelv. | 0,01 | -0,68 | -0,27 | 0,22 | -0,58 | -0,14 | 0,37 | 0,68 | -0,21 | 0,25 | -0,46 | 0,08 |
| Cr. cd. | 0,12 | -0,73 | -0,25 | 0,22 | -0,59 | -0,08 | 0,51 | 0,63 | -0,16 | 0,27 | -0,44 | 0,12 |
| P. a. | 0,06 | -0,69 | -0,38 | 0,43 | -0,57 | 0,02 | 0,42 | 0,57 | -0,27 | 0,43 | -0,43 | 0,33 |
| P. p. | -0,04 | -0,72 | -0,28 | 0,57 | -0,53 | -0,03 | 0,33 | 0,71 | -0,22 | 0,63 | -0,34 | 0,17 |
| Lt. cr. stern. | 0,16 | -0,63 | -0,42 | 0,26 | -0,61 | -0,03 | 0,53 | 0,46 | -0,29 | 0,29 | -0,42 | 0,26 |

Продолжение табл. 6

| Признак | Juveniles, subadultus, m | | | Adultus, adultus-senex, m | | | Juveniles, subadultus, f | | | Adultus, adultus-senex, f | | |
|------------------------|--------------------------|------------------|-------------------|---------------------------|------------------|-------------------|--------------------------|------------------|-------------------|---------------------------|------------------|-------------------|
| | КП _I | КП _{II} | КП _{III} | КП _I | КП _{II} | КП _{III} | КП _I | КП _{II} | КП _{III} | КП _I | КП _{II} | КП _{III} |
| D. r.-o. | 0,06 | -0,73 | -0,26 | 0,25 | -0,63 | -0,18 | 0,41 | 0,64 | -0,18 | 0,29 | -0,44 | 0,14 |
| D. n.-o. | -0,02 | -0,79 | -0,30 | 0,32 | -0,58 | -0,19 | 0,30 | 0,69 | -0,19 | 0,33 | -0,41 | 0,16 |
| D. tym.-o. | 0,13 | -0,63 | -0,30 | 0,13 | -0,66 | -0,27 | 0,47 | 0,60 | -0,18 | 0,22 | -0,45 | 0,14 |
| Sp. in. | 0,13 | -0,58 | -0,38 | 0,14 | -0,54 | -0,31 | 0,40 | 0,41 | -0,21 | 0,20 | -0,49 | 0,18 |
| L. o. | -0,13 | -0,53 | -0,55 | 0,33 | -0,60 | 0,02 | 0,14 | 0,53 | -0,57 | 0,42 | -0,50 | 0,11 |
| L. tym. | 0,07 | -0,65 | -0,36 | 0,19 | -0,46 | -0,04 | 0,32 | 0,46 | -0,12 | 0,29 | -0,39 | 0,18 |
| Lt. c. so. | -0,07 | -0,58 | -0,51 | 0,23 | -0,64 | -0,29 | 0,17 | 0,50 | -0,41 | 0,26 | -0,44 | 0,01 |
| D. q. m. | -0,07 | -0,65 | -0,42 | 0,61 | -0,29 | 0,04 | 0,23 | 0,54 | -0,33 | 0,57 | -0,27 | 0,41 |
| D. q. p. | -0,19 | -0,60 | -0,40 | 0,73 | -0,34 | -0,11 | 0,11 | 0,66 | -0,41 | 0,71 | -0,19 | 0,22 |
| Lt. an. | 0,10 | -0,47 | -0,48 | 0,16 | -0,57 | -0,05 | 0,32 | 0,36 | -0,33 | 0,23 | -0,44 | 0,11 |
| L. an. | 0,27 | -0,45 | -0,19 | 0,04 | -0,36 | -0,33 | 0,52 | 0,26 | -0,03 | 0,05 | -0,39 | -0,01 |
| Суммарная дисперсия, % | 0,69 | 0,94 | 1,00 | 0,87 | 0,98 | 1,00 | 0,64 | 0,90 | 1,00 | 0,89 | 0,99 | 1,00 |

Распределение ювенильных и полувзрослых самок вдоль первой и второй канонических переменных имеет иной характер. К_{П1} характеризуется положительными факторными нагрузками всех признаков. Максимальный вклад приходится на такие признаки: длина тела и туловища, высота головы, толщина хвоста и ширина грудной клетки, что отражает в первую очередь размерно-возрастную изменчивость самок обоих видов (рис. 2, табл. 6). Такое распределение можно объяснить тем, что возрастные различия у молодых самок больше (табл. 5), чем межвидовые у ювенильных животных обоих видов. В следующих размерно-возрастных группах межвидовые различия преобладают над возрастными. Таким образом, молодые самки прыткой и зеленой ящериц имеют меньше различий между собой, чем самцы этих видов. И различия начинают формироваться только на стадии полувзрослых особей. К_{П1} взрослых самок характеризует межвидовую изменчивость, что проявляется, как и у самцов, в увеличении у самок зеленой ящерицы относительных размеров конечностей (D. q. p., P. p., D. q. m., Cr. a. g., P.a.).

К_{П2} у молодых самок прыткой и зеленой ящериц отражает возрастную изменчивость и межвидовые различия, в то время как у взрослых самок распределение ящериц вдоль второй канонической переменной демонстрирует возрастную изменчивость.

К_{П2} у самцов обоих видов (табл. 6, рис. 2) отражает возрастную изменчивость практически по всем признакам, которая проявляется в их неравномерном увеличении с ростом животных.

Соответственно с этим, у них больше относительные значения диаметра коленного и локтевого суставов. Все отмеченные различия демонстрируют особенности экологии и образа жизни этих двух видов. Известно, что большая длина задних конечностей отражает приспособление к быстрому бегу, а длинные передние конечности указывают на развитие приспособлений к лазанию. Как известно, зеленая ящерица бежит быстрее прыткой, а также охотно и ловко лазит и прыгает по кустарникам и деревьям (Тарашук, 1959; Суханов, 1968; Щербак, Щербань, 1980; Vanhooydonck, Van Damme, 2003).

Самцы и самки зеленой ящерицы, по сравнению с самцами и самками прыткой, имеют относительно более длинные передние и, особенно, задние конечности.

Выводы

1. Формирование различий между самцами прыткой и зеленой ящерицами начинается на стадии сеголеток, с возрастом различия увеличиваются. Межвидовые различия у самцов больше по сравнению с возрастными.

2. У молодых самок обоих видов возрастная изменчивость выражена сильнее межвидовой, в связи с чем на ранних стадиях развития они существенно меньше различаются между собой.

3. Самцы и самки зеленой ящерицы, по сравнению с прыткой, имеют большие размеры конечностей, что определяется различиями в экологии и образе жизни этих двух видов.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность В. Н. Пескову (ННПМ НАН Украины) и Н. А. Смирнову (ЧНУ им. Ю. Федковича) за ценные замечания при написании работы.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение: 1-414.

- Булахова Н. А., 2004. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (география, экология, морфология) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: 1–22.
- Булахова Н. А., Куранова В. Н., Савельев С. В., 2007. Некоторые демографические характеристики популяций прыткой (*Lacerta agilis* L., 1758) и живородящей (*Zootoca vivipara* Jacq., 1787) ящериц (Lacertidae, Squamata, Reptilia) юго-востока Западной Сибири. *Вестн. Томского гос. ун-та. Биология*, **1**: 50–66.
- Калябина-Хауф, Ананьева, 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). *СПб*: 1–108.
- Котенко Т. И., 1998. К экологии зелёной ящерицы на восточной границе ареала вида. *Матер. 5 Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале»*. Вильнюс: 133–134.
- Куранова В. Н., Патраков С. В., Кречетова О. А., 2006. Эколого-популяционные особенности и межвидовые отношения лацертидных ящериц (*Lacerta agilis* и *Zootoca vivipara*) в зоне симпатрии. *Популяционная экология животных*. Томск : Томский гос. ун-т: 150–152.
- Малюк А. Ю., 2010. Онтогенетическая изменчивость линейных размеров и пропорций тела и периодизация постэмбрионального развития прыткой ящерицы. *Вестн. зоологии*, **44**, № 4: 337–348.
- Малюк А. Ю., Песков В. Н., 2011. Половые различия в линейных размерах и пропорциях тела у прыткой (*Lacerta agilis*) и зелёной (*Lacerta viridis*) ящериц (Squamata, Lacertidae). *Збірник праць Зоологічного музею*, **42**: 100–111.
- Орлова В. Ф., 1975. Систематика и некоторые эколого-морфологические особенности лесных ящериц рода *Lacerta* : Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: 1–19.
- Песков В. Н., 1993. Количественная оценка степени развития признаков у животных разного возраста и размера. *Вестн. зоологии*, № 1: 82–85.
- Прыткая ящерица, 1976. Монографическое описание вида. Отв. ред. А. В. Яблоков. М.: Наука: 1–376.
- Суханов В. Б., 1968. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод. *Л. : Наука*: 1–243.
- Тарашук С. В., 1959. Земноводні та плазуни. К. : Вид-во АН УРСР: 1–246. (Фауна України. 7).
- Ушкалова Л. П., 1976. Экология прыткой ящерицы в окрестностях г. Краснодара. *Герпетология. Научн. труды*, **218**. Краснодар: Кубанский гос. ун-т: 118–125.
- Щербак Н. Н., Щербань М. И., 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев : Наук. думка: 1–266.
- Arnold E. N., 1989. 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.)*, **55**: 209–257.
- Bauwens D., 1999. Life-history variation in lacertid lizards. *Natura croat.*, **8**, N 3: 239–252.
- Böhme M. U., Fritz U., Kotenko T., Džukić G., Ljubisavljević K., Tzankov N., Berendonk T. U., 2007. Phylogeography and cryptic variation within the *Lacerta viridis* complex (Lacertidae, Reptilia). *Zoologica Scripta*, **36**, N 2: 119–131.
- Bonner J. T., Horn H. S., 1982. Selection for size, shape and developmental timing. *Evolution and development* / Ed. J. T. Bonner. Berlin: Springer-Verlag: 259–276.
- Kaliontzopoulou A., Carretero M. A., Llorente G. A., 2005. Differences in the pholidotic patterns of *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli* and implications for species determination. *Revista Española de Herpetología*, **19**: 71–86.
- Roitberg E. S., Smirina E. M., 2006. Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata*: a comparative study of two closely related lizards species based on skeletochronology. *Herpetological Journal*, **16**: 133–148.
- Vanhooydonck B., Van Damme R., 2003. Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, **17**, iss. 2: 160–169.

А. Ю. Малюк

ОНТОГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ ФОРМУВАННЯ МІЖВИДОВИХ ВІДМІННОСТЕЙ ЗА МОРФОМЕТРИЧНИМИ ОЗНАКАМИ МІЖ ПРУДКОЮ, *LACERTA AGILIS* LINNAEUS, 1758, ТА ЗЕЛЕНОЮ, *L. VIRIDIS* (LAURENTI, 1768), ЯЩІРКАМИ (LACERTIDAE, SAURIA, REPTILIA)

Проаналізовано морфологічні відмінності в чотирьох розмірно-вікових групах прудкої та зеленої ящірок. Показано, що міжвидові відмінності виявляються за деякими ознаками вже на стадії цюгорічок. У самців прудкої та зеленої ящірок вікові відмінності за масштабами поступаються міжвидовим, у той час як у молодих самок вікові відмінності істотно більші за міжвидові. Обговорюється адаптивний характер міжвидових відмінностей.

Ключові слова: *Lacerta agilis*, *Lacerta viridis*, морфологічні ознаки, міжвидові відмінності.

А. Yu. Malyuk

ONTOGENETIC ASPECTS OF THE FORMATION OF INTERSPECIFIC DIFFERENCES ON MORPHOMETRIC CHARACTERS BETWEEN SAND, *LACERTA AGILIS* LINNAEUS, 1758, AND GREEN, *L. VIRIDIS* LAURENTI, 1768, LIZARDS (LACERTIDAE, SAURIA, REPTILIA)

Morphological differences in the four size-age groups of the sand and the green lizard are analyzed. It is shown that interspecies differences appear on some features already at the stage of the yearling. In males of sand and green lizards, age differences in scale are inferior to those of interspecies, while in young females, age differences are significantly greater than interspecific differences. The adaptive nature of interspecific differences is discussed.

Keywords: *Lacerta agilis*, *Lacerta viridis*, morphological features, interspecies differences.