

УДК 591.4:598.113.6(571.14)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛЕСО- СТЕПНОЙ И СТЕПНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ *LACERTA AGILIS* В НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2009 Е.П. Симонов*

Новосибирский государственный педагогический университет, г. Новосибирск (Россия)
ev.simonov@gmail.com

Поступила 22 сентября 2007 г.

Рассматриваются внутри- и межпопуляционные отличия окраски, рисунка, щиткования и флуктуирующей асимметрии лесостепной и степной популяций прытких ящериц из Новосибирской области. Показано, что окраска и рисунок более разнообразны у прытких ящериц из степной популяции, тогда как в лесостепной популяции преобладают отдельные вариации. Достоверные межпопуляционные отличия выявлены по 13 признакам, при этом существует две группы признаков демонстрирующих противоположную направленность изменений в отношении полимерности (расчлененности на элементы) фолидоза. Уровень флуктуирующей асимметрии достоверно выше в степной популяции, что подтверждает представление о том, что на территории Западной Сибири наиболее оптимальной для обитания вида является лесостепная зона.

Ключевые слова: Западная Сибирь, *Lacerta agilis*, морфологическая изменчивость, флуктуирующая асимметрия.

В настоящее время для Новосибирской области весьма актуальными в области герпетологии являются исследования эколого-морфологического характера, почти не осуществлявшиеся здесь ранее. Прыткая ящерица (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) – один из наиболее обычных и многочисленных видов рептилий на территории региона, особенно характерный для лесостепных и степных ландшафтов.

Данная работа выполнена в рамках исследования морфологических особенностей *L. agilis* из разных физико-географических районов Новосибирской области и изучения влияния климатических условий на особенности фолидоза. На данном этапе главными задачами являлись: статистическая обработка полученных данных; внутривидовой анализ; сравнительный морфологический анализ двух выборок (из лесостепной и степной зоны) прыткой ящерицы для выявления межпопуляционных отличий.

Материал для анализа был получен в результате полевых исследований в августе 2006 г. и в 2007 г. Данные по лесостепной популяции получены главным образом в мае-июне 2007 г. в окрестностях г. Новосибирска. Ящерицы, населяющие степь изучались 11 и 12 мая 2007 г. в окрестностях стационара Института систематики и экологии животных СО РАН, расположенного недалеко от пос. Троицкое Карасукского административного района Новоси-

*Евгений Петрович Симонов, студент.

бирской области, в 360 км к юго-западу от Новосибирска. Также были привлечены ранее не обрабатывавшиеся коллекционные материалы Зоологического Музея ИСЭЖ СО РАН (18 экз.).

Всего в анализе были использованы 26 особей (23 половозрелых и 3 ювенильных) прыткой ящерицы из степи и 40 особей (34 половозрелых и 6 ювенильных) из лесостепи. Изучение изменчивости окраски и рисунка проводилось только прижизненно и на половозрелых ящерицах (18 особей из степи и 21 из лесостепи). В соответствии с главными задачами исследования был сделан акцент на признаках характеризующих чешуйчатый покров животных. В качестве изучаемых признаков использовались традиционные показатели (Банников и др., 1977; Прыткая ящерица, 1976), и некоторые другие, обусловленные задачами исследования. Из них 5 метрических признаков: длина тела от кончика морды до переднего края клоакальной щели (L), хвоста ($L.cd.$), длина головы ($L.cap.$), длина ($L.a.$) и ширина ($Lt.a.$) анального щитка; 17 меристических: число горловых чешуй ($G.$), число чешуй вокруг середины туловища ($Sq.$), число чешуй вокруг 5 кольца хвоста ($Sq.c.cd.$), число бедренных пор на одной ноге ($P.fm.$), количество преанальных щитков в первом и втором рядах ($Pre.an.-1$ и $Pre.an.-2$), число поперечных рядов брюшных щитков ($Ventr.$), число задних носовых ($Na.$), скуловых щитков ($Lor.$) и их сумма ($Na.+Lor.$), количество нижнегубных ($S.lab.$), нижнечелюстных ($НЧ$) и верхнегубных щитков до подглазничного ($Lab.1$) и после него ($Lab.2$), число увеличенных чешуй «воротника» ($Col.$), количество верхнересничных щитков (BP) и число щитков вокруг центральновисочного щитка ($ЩВЦВ$). А также рассчитывались 3 индекса: отношение ширины анального щитка к его длине ($Lt.a./L.a.$), отношение длины головы к длине тела ($L.cap./L.$) и отношение длины тела к длине неповрежденного хвоста ($L./L.cd.$). Особенности рисунка и окраски ящериц описаны по схеме, разработанной А.С. Барановым (1978), при этом доля каждой вариации (%) отражает частоту ее встречаемости во всей выборке. Оценка стабильности развития ящериц проведена путем анализа флуктуирующей асимметрии 10 меристических признаков ($P.fm.$, $Na.$, $Lor.$, $Lab.1$, $Lab.2$, $S.lab.$, $НЧ$, BP , $ЩВЦ$ и дробление верхнегубных щитков). В качестве показателя стабильности развития использована средняя частота асимметричного проявления на признак ($ЧАПП$) (Методические рекомендации..., 2003).

Математическая обработка данных проведена общепринятыми методами (Лакин, 1990) с использованием электронных таблиц Excel 7.0 и пакета статистических программ Statistica for Windows 6.0. Для каждого признака определялось его среднее значение (M), ошибка среднего (m), среднее квадратичное отклонение (σ), ошибка среднего квадратичного отклонения ($S\sigma$), коэффициент вариации ($C.v.$) и его ошибка ($S cv$); различие средних оценено по критерию достоверности (t) Стьюдента. Для отдельных признаков рассчитывался коэффициент корреляции (r) с использованием поправки для малочисленных выборок, его достоверность (t_z) определялась через z -преобразование Фишера (Лакин, 1990).

Внешняя окраска и рисунок тела прыткой ящерицы в Новосибирской области довольно консервативны и не демонстрируют всего диапазона изменчивости. Как в лесостепи, так и в степи фон спинной поверхности у самок

Таблица 1
Встречаемость различных вариаций рисунка у прыткой ящерицы из лесостепной и степной популяций (%)*

Вариация	Частота в популяции		P
	1	2	
<i>I</i>	4,8	22,2	> 0,05
<i>Ll</i>	0,0	27,8	< 0,05
<i>L</i>	95,2	50,0	< 0,01
<i>L₁</i>	4,8	22,2	> 0,05
<i>L₂</i>	0,0	5,6	> 0,05
<i>L₃</i>	81,0	44,4	< 0,05
<i>D</i>	90,5	55,6	< 0,05
<i>d</i>	0,0	11,1	> 0,05
<i>Dd</i>	9,5	33,3	> 0,05
<i>Dc</i>	4,8	5,6	> 0,05
<i>Dn</i>	85,7	55,6	< 0,05
<i>Dm</i>	14,3	33,3	> 0,05
<i>Ds</i>	95,2	83,3	> 0,05
<i>D₂</i>	4,8	0,0	> 0,05
<i>D₄</i>	0,0	5,6	> 0,05
<i>D₆</i>	4,8	5,6	> 0,05
<i>M</i>	100,0	100,0	> 0,05
<i>M₁</i>	23,8	44,4	> 0,05
<i>M₂</i>	76,2	55,6	> 0,05
<i>M₃</i>	76,2	44,4	< 0,05
<i>M₄</i>	23,8	55,6	< 0,05

*Примечание: *I* – лесостепная популяция; 2 – степная популяция. Вариации рисунка боковых спинных полос: *I* – отсутствие; *Ll* – прерывистость; *L* – наличие; *L₁* – извилистость; *L₂* – присутствие «веточек»; *L₃* – захождение на головные щитки. Вариации рисунка центральной спинной полосы: *D* – наличие; *d* – отсутствие; *Dd* – прерывистость; *Dc* – темная; *Dn* – четкая; *Dm* – размытая; *Ds* – светлая; *D₂* – образует утолщение в виде точки; *D₄* – извилистая; *D₆* – не доходит до головы. Характер пятнистости спины: *M* – наличие крупных пятен; *M₁* – угловатые пятна; *M₂* – округлые пятна; *M₃* – пятна в светлой окантовке; *M₄* – без окантовки.

ящериц из степной популяции более разнообразен, тогда как в лесостепной популяции доминируют отдельные вариации: *L₃* (81%), *D* (90,5%), *Dn* (85,7%), *M₃* (76,2%).

Все данные внутри- и межпопуляционного морфологического анализа представлены в табл. 2–4. По большинству признаков, для которых известен половой диморфизм у данного вида, были выявлены достоверные внутриво-

всегда коричневый, у самцов основной цвет зеленый (50,0 и 66,7% соответственно; $P > 0,05$), реже оливковый (30,0 и 33,3%; $P > 0,05$), самцы с коричневой окраской были обнаружены только в лесостепи (20,0%; $P < 0,05$). В окраске горла самок лесостепной популяции встречаются белые (81,8%) и зеленые (18,2%; $P < 0,05$) тона, у степных – белые (66,7%) и коричнево-белые (33,3%; $P < 0,01$). У самцов – зеленая (90,0 и 66,7%; $P > 0,05$) либо оливковая (10,0 и 33,3%; $P > 0,05$). В степной популяции окраска брюха ящериц всегда соответствовала окраске горла; тогда как в лесостепной популяции 18,2 и 81,8% самок имеют коричневую и белую окраску брюха соответственно, а самцы в 10,0% случаев обладают белой окраской брюха, в 20,0% коричневой и в 70,0% – зеленой.

Частоты встречаемости различных вариаций рисунка у прыткой ящерицы из лесостепной и степной популяций представлены в табл. 1. Достоверные межпопуляционные отличия выявлены для 7 вариаций рисунка. Эти отличия носят скорее количественный характер (разные выборочные доли), нежели качественный (наличие или отсутствие отдельных вариаций). Так, вариация прерывистых боковых спинных полос (*Ll*) встречается только в степной популяции ($P < 0,05$). По другим вариациям, обнаруженным лишь в одной из двух популяций (*L₂*, *d*, *D₂*, *D₄*), достоверных отличий не обнаружено. В целом, рисунок

пуляционные отличия. За исключением количества чешуй вокруг середины туловища (*Sq.*) и вокруг 5-ого кольца хвоста (*Sq.c.cd.*), видимо, для выявления достоверных отличий по этим признакам необходим больший размер выборки. Кроме того, для ящериц из степной популяции обнаружено, что у самцов количество нижнечелюстных щитков (*НЧ*) в среднем достоверно больше чем у самок. При этом значение *НЧ* положительно коррелирует с длиной головы: $r = 0,80 \pm 0,164$ ($n = 23$; $P < 0,01$). В лесостепной популяции такой корреляции не обнаружено ($r = -0,02 \pm 0,189$; $n = 29$).

Таблица 2

Сравнительная морфологическая характеристика степной и лесостепной популяций прыткой ящерицы из Новосибирской области

Признак	Пол	Степь			Лесостепь			P
		n	min-max M±m	P	n	min-max M±m	P	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>L.</i>	♂+♀	23	64–93 76,7±1,47	–	34	61–91 75,3±1,44	–	>0,05
<i>L.cd</i>	♂+♀	14	91–142 115,4±3,70	–	22	103–156 120,8±3,10	–	>0,05
<i>L.cap.</i>	♂	16	13,4–17,9 16,2±0,27	<0,05	16	14,4–19,8 16,6±0,41	<0,05	>0,05
	♀	7	12,2–16,2 14,5±0,56		18	13–17,9 15,4±0,34		>0,05
<i>Ventr.</i>	♂	16	28–31 29,56±0,258	<0,01	16	27–30 28,81±0,228	<0,001	<0,05
	♀	7	30–33 31,14±0,404		18	29–33 30,78±0,250		>0,05
<i>P.fm.</i>	♂+♀	26	9–16 13,27±0,231	–	39	12–16 13,92±0,156	–	<0,05
<i>Pre.an. 1</i>	♂+♀	26	3–7 5,69±0,173	–	33	4–7 5,82±0,147	–	>0,05
<i>Pre.an. 2</i>	♂+♀	26	9–15 12,08±0,308	–	20	10–15 12,09±0,201	–	>0,05
<i>Sq.</i>	♂	14	38–45 42,07±0,606	>0,05	13	41–50 44,31±0,771	>0,05	<0,05
	♀	7	39–47 42,29±1,322		15	40–49 43,13±0,736		>0,05
<i>G.</i>	♂+♀	26	16–22 19,19±0,299	–	36	16–22 19,22±0,273	–	>0,05
<i>Col.</i>	♂+♀	26	7–11 9,31±0,198	–	40	9–13 10,60±0,163	–	<0,001
<i>Sq.c.cd</i>	♂	14	28–34 31,38±0,473	>0,05	13	28–37 33,23±0,652	>0,05	<0,05
	♀	7	27–32 30,00±0,577		16	27–36 31,56±0,645		>0,05
<i>Na.</i>	♂+♀	26	1–3 1,81±0,100	–	39	1–3 1,91±0,045	–	>0,05
<i>Lor.</i>	♂+♀	26	1–4 2,08±0,129	–	39	0–3 1,38±0,111	–	<0,001
<i>Na. + Lor.</i>	♂+♀	26	2–7 3,88±0,193	–	39	2–5 3,29±0,102	–	<0,01
<i>Lab.1</i>	♂+♀	26	4–5 4,10±0,056	–	39	4–5 4,04±0,028	–	>0,05

окончание таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lab.2</i>	♂+♀	26	2-3 2,13±0,065	-	34	1-3 2,09±0,045	-	>0,05
<i>S.lab.</i>	♂+♀	26	6-8 6,35±0,117	-	36	5-7 6,11±0,057	-	>0,05
<i>НЧ</i>	♂	16	5-6 5,84±0,088	<0,001	14	5-6 5,32±0,010	>0,05	<0,001
	♀	7	5-7 5,07±0,071		15	5-6 5,43±0,118		<0,05
<i>BP</i>	♂+♀	26	4-6 4,96±0,062	-	39	4-6 4,95±0,055	-	>0,05
<i>ЩВЦВ</i>	♂+♀	26	6-10 7,77±0,195	-	34	5-9 6,79±0,140	-	<0,001
<i>L.cd. / L.</i>	♂	9	1,41-1,69 1,53±0,036	>0,05	12	1,52-1,81 1,68±0,024	<0,001	<0,01
	♀	3	1,42-1,51 1,45±0,030		10	1,24-1,59 1,49±0,040		>0,05
<i>L.cap. / L.</i>	♂	16	0,20-0,22 0,21±0,002	<0,001	16	0,22-0,24 0,22±0,002	<0,001	<0,001
	♀	7	0,18-0,19 0,19±0,002		18	0,19-0,23 0,20±0,003		<0,01
<i>L.ta. / L.a.</i>	♂	16	1,50-2,91 2,13±0,081	<0,05	14	1,72-2,32 1,90±0,068	<0,001	<0,05
	♀	7	1,29-2,5 1,71±0,161		16	1,39-2,10 1,53±0,048		>0,05

Примечание: данные по самцам и самкам представлены отдельно для признаков, по которым были обнаружены или известны по литературе половые отличия.

Достоверные межпопуляционные отличия обнаружены по 13 признакам (см. табл. 2): *P.fm.*, *Col.*, *Lor.*, *Na. + Lor.*, *ЩВЦВ*, *НЧ*, *L.cap./L.* – как для самцов, так и для самок; *Ventr.*, *Sq.*, *Sq.c.cd*, *L.cd./L.*, *L.ta./L.a.* – только для самцов, что обусловлено, вероятно, малым количеством самок в выборке из степи. Дробление верхнегубных щитков чаще происходит у ящериц из степной популяции (38,1% против 4,76%; $P < 0,01$).

Таблица 3

Частоты встречаемости различных комбинаций щитков в задненосовой области (*Na./Lor.*) у прыткой ящерицы из лесостепной и степной популяций (%)

Популяция	Задненосовая формула (<i>Na./Lor.</i>)										
	1/1	1/2	1/3	2/0	2/1	2/2	2/3	2/4	3/2	3/3	3/4
Лесостепная	0,00	6,41	3,85	10,26	44,87	33,33	0,00	0,00	1,28	0,00	0,00
Степная	1,92	23,08	0,00	0,00	15,39	38,46	13,46	1,92	0,00	3,85	1,92

У двух особей из степной популяции были обнаружены следующие aberrации чешуйчатого покрова: мелкие щитки и зернышки между теменными, лобнотеменными, межтеменным и затылочным щитками; дробление лобнотеменных щитков; сросшиеся прианальные щитки в первом полукруге (*Pre.an. I*); срастание нескольких чешуй «воротника» (*Col.*) в его центральной части.

Анализ коэффициентов вариации (*C.v.*) демонстрирует сходную картину степени изменчивости меристических признаков в обеих популяциях (рисунок). Достоверные межпопуляционные отличия *C.v.* обнаружены только по 6 признакам из 17. При этом коэффициенты вариации выше в степной популяции по сравнению с лесостепной у *P.fm.*, *Pre.an.* 2, *Na.*, *Lab.*, *S.lab.*, и ниже у *Lor.*

Таблица 4

Частоты встречаемости числа щитков в задненосовой области (*Na.*+*Lor.*) у прыткой ящерицы из лесостепной и степной популяций (%)

Популяция	Количество щитков в задненосовой области (<i>Na.</i> + <i>Lor.</i>)					
	2	3	4	5	6	7
Лесостепная	10,26	51,28	37,18	1,28	0,00	0,00
Степная	1,92	38,47	38,46	13,46	5,77	1,92

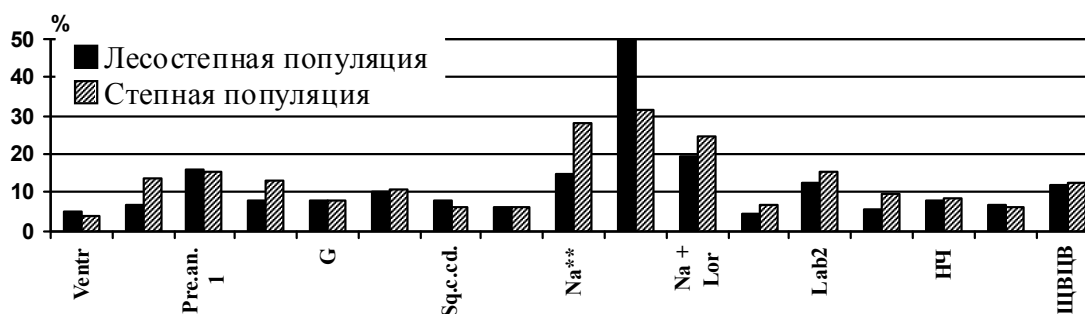


Рис. Коэффициенты вариации меристических признаков у прыткой ящерицы из лесостепной и степной популяций (*C.v.*, %)

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$.

При изучении флуктуирующей асимметрии билатеральных структур были получены следующие значения *ЧАПП*: для степной популяции $ЧАПП = 0,27 \pm 0,029$ ($n = 21$), для лесостепной $ЧАПП = 0,19 \pm 0,025$ ($n = 20$). Значения *ЧАПП* достоверно отличаются ($P < 0,05$). Полученные показатели *ЧАПП* подтверждают представление о том, что на территории Западной Сибири оптимальной для обитания вида является лесостепная зона (Булахова, 2004).

Таким образом, в результате проведенного исследования были выявлены признаки, для которых характерен половой диморфизм, и признаки, по которым существуют достоверные отличия между лесостепной и степной популяциями прыткой ящерицы. На данном этапе исследования можно говорить о двух группах признаков демонстрирующих противоположную направленность изменений в отношении полимерности (расчлененности на элементы) фолидоза: *Ventr.*, *Lor.*, *Na.* + *Lor.*, *ЩВЦВ*, *НЧ* – увеличение в степной популяции; *Sq.*, *Sq.c.cd.*, *Col.* – сокращение в степной популяции. При этом наиболее явную тенденцию к расчленению на отдельные элементы демонстрируют топографически близкие признаки щиткования головы, а в противоположном направлении – количество увеличен-

ных чешуй «воротника», о чем так же свидетельствуют обнаруженные в степной популяции аберрации чешуйчатого покрова и более высокая частота расщепления верхнегубных щитков.

Увеличение полимерности чешуйчатого покрова в степной популяции для ряда признаков (*Ventr.*, *Lor.*, *Na.* + *Lor.*, *ЩВЦВ*, *НЧ*), по всей вероятности, обусловлено климатическими факторами (более высокие средние температуры, более низкая влажность и т.п.), эффект от которых формируется во время развития эмбрионов в яйцах (Хонякина, Ферхатова, 1977; Захаров, 1981; Ройтберг, 1981, 1989). Более подробно этот аспект и его роль в формировании клинальной изменчивости будут рассмотрены в последующих публикациях, когда для интерпретации полученных результатов будут использованы аналогичные данные по морфологии более северных популяций *L. agilis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 414 с. – **Баранов А.С.** Выделение фенотипов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы) // Физиология и популяционная экология животных. Саратов, 1978. № 5. С. 68–72. – **Булахова Н.А.** Ящерицы (*Reptilia, Squamata, Lacertidae*) юго-востока Западной Сибири (география, экология, морфология). Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Томск, 2004. 27 с.

Захаров В.М. Влияние температуры инкубации на фенотипическую изменчивость прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 56–57.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). М.: Росэкология, 2003. 25 с.

Прыткая ящерица. М.: Наука, 1976. 376 с.

Ройтберг Е.С. Анализ внутри- и межпопуляционных различий по меристическим признакам фolidоза у прыткой и полосатой ящериц (*Lacerta agilis* и *L. strigata*) Дагестана // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 115–116. – **Ройтберг Е.С.** О некоторых проявлениях изменчивости фolidоза ящериц рода *Lacerta* (К вопросу о роли механизмов морфогенеза в эволюции) // Вопросы герпетологии. Киев: Наукова думка, 1989. С. 212–213.

Хонякина З.П., Ферхатова З.А. Особенности популяций полосатой ящерицы из низменного и предгорного районов Дагестана // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 216–217.

COMPARATIVE MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF FOREST-STEPPE'S AND STEPPE'S POPULATIONS OF SAND LIZARD *LACERTA AGILIS* IN NOVOSIBIRSK REGION

© 2009 E.P. Simonov

The intra- and interpopulations differences in coloration, pattern, pholidosis and fluctuate asymmetry of forest-steppe's and steppe's sand lizard's populations from Novosibirsk region are considered. It is shown, that coloration and pattern are more various at *Lacerta agilis* from steppe's population, whereas in forest-steppe's population solitary variations prevail. Significant interpopulations' differences are detection for 13 features. Here exist two groups of features, which demonstrate opposite trend in variability concerning pholidosis polymerization (separation on elements). The level of fluctuate asymmetry significantly higher in steppe's population. It is supporting opinion that forest-steppe native zone is most optimal for sand lizard in West Siberia.

Key words: West Siberia, *Lacerta agilis*, morphological variability, fluctuating asymmetry.