

metapopulations. 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). — 12–16 August 2003. — Saint-Peterburg, Russia, 2003. — p. 145–146.
Sinsch U. Biologie und Ökologie der Kreuzkrote (Bufo calamita). — Bochum: Laurent. Verlag, 1998. — 152 p.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕРИСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ФОЛИДОЗА И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ *LACERTA AGILIS* (LACERTIDAE, SAURIA, REPTILIA) НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

В. Н. Песков¹, А. Ю. Бровко²

¹Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, г. Киев, 01030, Украина
e-mail: peskov_53@mail.ru

²Международный Соломонов университет
ул. Шолуденко, 1-Б, г. Киев-135, 01135 Украина
e-mail: brovko@i.com.ua

The variation of meristic traits of pholidose and the morphological differentiation of the *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae) in the territory of Ukraine. Peskov V. N., Brovko A. U. — The variation of 38 meristic traits of pholidose *L. agilis* is studied. The morphological diversification of 11 populations of the sand lizard from the territory of Ukraine is investigated. The problems of the geographical variability and intraspecific systematization of *L. agilis* are considered.

Ареал *Lacerta agilis* L., 1758 в пределах Украины охватывает полесскую, лесостепную и степную природные зоны, а также равнинные, предгорные и горные ландшафты Крыма и Карпат. Разнообразие биотопов, заселяемых прыткими ящерицами (Тарашук, 1959; Щербак, 1966, 1980; Прыткая..., 1976), свидетельствует о высокой экологической валентности вида, а чрезвычайная полиморфность и сложная таксономическая структура *L. agilis* на территории Украины являются следствием экологической пластичности вида и сложной истории формирования его ареала в Восточной Европе (Прыткая..., 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

По современным представлениям (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), прыткие ящерицы, обитающие на территории Украины, относятся к четырем подвидам: *L. a. exigua* Eichwald, 1831 (преимущественно Левобережная Украина и степная часть Крыма), *L. a. chersonensis* Andrzejowski, 1832 (преимущественно Правобережная Украина), *L. a. tauridica* Suchov, 1926 (Горный Крым) и *L. a. ssp.* (Закарпатская обл.). *L. a. eux-*

inica Fuhn et Vancea, 1964, обнаруженная на территории Украины в 1982 г. (Котенко, Тарашук, 1982), в 1984 г. была сведена в синонимы (Bischof, 1984) и, по-нашему мнению (Тутюв et al., 2005), является экологической формой прыткой ящерицы южной (*L. a. chersonensis* var. *euxinica*).

Изменчивость и морфологическая дифференциация прытких ящериц на территории Украины изучены явно недостаточно, особенно с учетом результатов последней ревизии внутривидовой систематики *L. agilis* в пределах видového ареала (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

Материал и методы

В основу настоящей работы положены материалы, полученные в результате изучения прытких ящериц из 11 географических точек: 1) 20 ♂, 19 ♀, Закарпатская обл., Межгорский р-н, с. Колочава, 05.1972 (Мовчан) (ЗМ ННПМ¹); 2) 8 ♂, 13 ♀, Донецкая обл. окр. г. Краматорска, 06.1993, (Деревянко) (ЗМ ННПМ); 3) 19 п/н², Запорожская обл., Приморский р-н, коса Обиточная; 09.12.1992, (Волох) (ЗМ ННПМ); 4) 8 ♂, 6 ♀, 6 п/н, Крымская АР, окр. г. Керчь, 01—02.06.1902 (Браунер) (ЗМ ННПМ); 5) 16 ♂, 9 ♀, там же, окр. г. Джанкой, 27.04.1958 (Щербак) (ЗМ ННПМ); 6) 4 ♂, 4 ♀, 6 п/н, там же, Белогорский р-н, Караби-Яйла, 20.05.1958 (Щербак) (ЗМ ННПМ); 7) 2 ♂, 11 п/н, там же, Алуштинский р-н, Четырдаг-Яйла, 02.04.1958 (Воинственский, Щербак) (ЗМ ННПМ); 8) 15 ♂, 10 ♀, Житомирская обл., Олевский р-н, с. Майдан; ♂, ♀, там же, Володарско-Волынский р-н, с. Иршанск; ♂, 3 ♀, там же, Малинский р-н, с. Няевка; 9) 7 ♂, 11 ♀, Киевская обл., Макаровский р-н, с. Мостыше; 22.05.2004, (Бровко, Малок) (собственные сборы авторов); 10) 18 ♂, 22 ♀, Одесская обл., Белгород—Днестровский р-н, с. Курортное, Будакская коса, 28.05.1980 (Осташко, Тарашук) (ЗМ ННПМ); 11) 11 ♂, 12 ♀, Одесская обл., Измаильский р-н, г. Килия, 16.05.1951 (ЗМ ННПМ).

Для удобства изложения полученных результатов популяциям даны следующие условные наименования с сохранением порядкового номера географической точки: I — межгорская, II — краматорская, III — обиточная, IV — керченская, V — джанкойская, VI — белогорская, VII — алуштинская, VIII — житомирская, IX — мостыщенская, X — будакская, XI — килийская.

В общей сложности изучено 257 особей *L. agilis*. Каждая ящерица описывалась по 38 меристическим признакам фolidоза. Под бинокулярном подсчитывалось количество щитков: 1 — задненосовых; 2 — передне-скуловых; 3 — общее количество щитков в задненосовой области (1+2);

¹ Зоологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины.

² Здесь и далее «п/н» означает, что пол животных не определен.

4 – преглазничных; 5 – верхнегубных до – и 6 – после подглазничного щитка; 7 – нижнегубных (НГ); 8 – то же, соприкасающихся с крупным нижнечелюстным; 9 – нижнечелюстных (НЧ); 10 – надглазничных; 11 – верхнересничных; 12 – нижнересничных; 13 – то же, соприкасающихся с подглазничным щитком; 14 – глазнично-височных; 15 – верхневисочных (ВВ); 16 – в височной области, соприкасающихся с ВВ; 17 – между первым верхневисочным щитком и ушным отверстием; количество чешуек: 18 – затылочных, соприкасающихся с теменными щитками; 19 – горловых, соприкасающихся с предпоследним НЧ; 20 – то же с последним НЧ; 21 – горловых вдоль всего ряда НЧ до НГ щитков; 22 – горловых в среднем ряду (от НЧ до центрального щитка в воротнике); 23 – горловых в первом ряду, соприкасающихся с третьей парой НЧ; 24 – то же во втором ряду, соприкасающихся с горловыми чешуйками первого ряда; количество щитков: 25 – в воротнике; 26 – грудных в первом ряду (ниже воротника); 27 – в верхнем ряду на плече и предплечье (от основания 1-го пальца кисти); 28 – количество поперечных рядов брюшных щитков; 29 – количество чешуй вокруг середины туловища; 30 – количество преанальных щитков в первом ряду; 31 – количество рядов преанальных щитков; 32 – количество чешуй вокруг седьмого хвостового кольца; 33 – количество бедренных пор; количество щитков: 34 – вдоль ряда бедренных пор (сверху); 35 – надпальцевых на среднем пальце передней конечности (подсчитывались сверху); 36 – подпальцевых – там же, но снизу; 37 – надпальцевых на среднем пальце задней конечности; 38 – подпальцевых – там же.

Билатеральные признаки анализировали слева и справа, затем вычисляли их суммарные значения на обеих сторонах тела, которыми и оперировали в дальнейшем. Полученные данные обрабатывали статистически. В качестве меры обобщенных различий при сравнении прытких ящериц по совокупности меристических признаков фolidоза рассчитывали квадратичную дистанцию Махаланобиса ($SqMD$). Таксономическую весомость признаков определяли посредством расчета коэффициента (k_i) по формуле:

$$k_i = (a+b) / 2c,$$

где: c – общее количество пар сравнений по признаку x_i ; a – количество статистически достоверных различий между всеми сравниваемыми выборками; b – то же, но между выборками разных таксонов. Величина k_i варьирует от 0 до 1: $k_i = 0$, если $a = b = 0$; $k_i = 1$, если $a = b = c$. Все вычисления проведены с использованием статистического пакета “STATISTICA”, версия 5,5 (StatSoft, Inc., 2001, США).

Результаты и обсуждение

Корреляционная структура 38 меристических признаков фolidоза достаточно рыхлая и не имеет явно выделяющихся сильно скоррелиро-

ванных групп признаков (плеяд). Максимальные значения коэффициента корреляции отмечены между признаками 1 – 3 ($r = 0,76$), 19 – 21 ($r = 0,56$), 23 – 24 ($r = 0,68$), 33 – 34 ($r = 0,49$) и 36 – 38 ($r = 0,51$). Остальные значения r ниже среднего уровня, поэтому здесь не обсуждаются. Как видно из результатов корреляционного анализа, все анализируемые признаки фolidоза можно использовать в сравнительно-морфологических исследованиях независимо друг от друга.

Половые различия установлены по 5 признакам из 38 изученных, что составляет всего 13%. Самцы по сравнению с самками характеризуются большим количеством нижнечелюстных щитков ($\sigma - 9,99$; $\varphi - 9,81$; $P = 0,031$), чешуей вокруг седьмого хвостового кольца ($\sigma - 28,5$; $\varphi - 27,8$; $P = 0,02$), щитков вдоль ряда бедренных пор ($\sigma - 26,9$; $\varphi - 25,6$; $P = 0,003$), надпальцевых щитков на среднем пальце передней конечности ($\sigma - 16,1$; $\varphi - 15,7$; $P = 0,01$). Количество поперечных рядов брюшных щитков достоверно больше ($P < 0,001$) у самок (29,2), чем у самцов (27,7).

Таксономическая весомость признаков по результатам сравнения 11 географических популяций оценена как 1) очень низкая ($k_1 = 0,0-0,20$) для 8% признаков; 2) низкая ($k_1 = 0,30-0,40$) для 60% признаков; 3) средняя ($k_1 = 0,50-0,60$) для 32% признаков (табл.). В последнюю категорию попали признаки как традиционно (1, 3, 25, 31), так и редко используемые или вовсе неиспользуемые (18, 24, 26, 32) при изучении внутривидовой изменчивости *L. agilis*.

Морфологическая дифференциация прытких ящериц изучалась по 25 меристическим признакам фolidоза с использованием однофакторного дисперсионного анализа и многомерного дискриминантного анализа. 13 признаков были исключены из анализа по разным причинам. При этом мы старались отобрать наиболее информативные и удобные в работе признаки.

Согласно результатам дискриминантного анализа, первые три канонические переменные описывают 79,9% общей дисперсии 25 меристических признаков фolidоза прытких ящериц из 11 географических популяций. Первая каноническая ось, на которую приходится 44,9% общей дисперсии изученных признаков, в наибольшей степени дифференцирует прытких ящериц из Закарпатской обл. (*L. a. ssp.*) и ящериц, относимых к подвиду *L. a. exigua* (II–V популяции³). Прыткие ящерицы из межгорской популяции (I) статистически достоверно ($P < 0,01$) отличаются от *L. a. exigua* по средним значениям 11 меристических

³ Здесь и далее римскими цифрами обозначены номера выборок (см. раздел «Материал и методы»).

Таблица 1. Средние значения меристических признаков фолидоза в 11 популяциях *L. agilis* и показатель таксономической весомости признака (k_i)

Но- мер при- знака	Номер популяции											k_i
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	
1*	3,77	5,10	4,37	4,35	4,64	3,93	4,08	3,36	3,61	3,18	3,00	0,58
2	1,62	2,71	2,26	2,35	2,32	2,50	1,39	2,62	2,33	2,18	2,04	0,30
3	5,39	7,81	6,63	6,80	6,96	6,43	5,46	5,97	5,94	5,35	5,04	0,49
4	3,87	2,95	3,68	3,45	3,72	3,00	3,08	3,03	3,94	3,58	3,30	0,34
5	8,49	9,38	8,21	8,65	8,92	8,36	8,00	8,39	8,11	8,25	8,39	0,23
7	12,15	12,52	12,00	12,25	12,24	12,29	12,08	11,77	12,11	11,90	12,00	0,25
9	9,69	10,00	10,00	9,95	10,08	10,07	10,23	9,97	9,89	10,00	9,91	0,18
12	21,95	22,24	21,74	21,65	21,64	22,07	20,77	20,90	21,06	20,00	20,52	0,39
13	11,31	12,10	12,68	11,40	11,52	12,43	11,08	11,44	12,22	10,75	10,96	0,45
14	4,44	4,81	4,00	4,50	4,84	4,43	4,39	4,00	4,06	3,88	3,96	0,35
16	18,18	18,62	18,37	18,80	17,96	18,93	18,15	16,41	16,83	18,50	17,39	0,37
18	10,51	13,19	13,37	13,55	12,84	12,93	12,54	11,23	10,89	11,13	11,04	0,58
21	20,85	22,81	21,90	22,85	22,00	22,36	23,00	22,95	22,61	23,35	22,87	0,27
22	18,18	19,10	18,63	19,65	19,52	18,07	18,31	18,18	18,61	19,25	18,09	0,39
23	4,72	3,71	4,16	4,15	3,88	4,07	4,23	5,00	4,89	4,60	4,39	0,36
24	6,10	5,00	5,74	5,65	5,80	6,00	5,54	7,28	7,44	6,58	6,74	0,58
25	10,28	10,33	10,26	10,45	9,80	9,43	9,15	10,74	10,94	10,50	10,74	0,52
26	12,18	12,76	12,16	13,30	12,60	11,79	12,23	12,08	12,78	11,33	11,74	0,50
28	28,56	29,81	29,05	29,05	29,24	28,64	27,15	28,03	28,72	28,13	28,65	0,37
30	7,72	6,05	5,37	5,95	6,00	6,50	5,92	6,26	5,78	6,03	6,52	0,40
31	1,10	2,00	2,00	2,00	1,96	2,00	1,92	1,51	2,00	1,40	1,61	0,56
32	26,10	29,00	30,74	30,10	30,20	29,00	29,77	28,51	28,61	28,85	28,65	0,47
33	25,80	28,33	29,63	28,80	29,32	26,93	28,08	28,95	30,06	28,43	29,26	0,40
35	15,97	15,10	14,79	16,10	16,24	16,21	16,23	15,97	15,61	15,90	16,39	0,31
36	23,23	21,62	22,90	22,05	22,64	22,79	22,85	22,41	22,61	21,53	22,61	0,31

* Номера признаков соответствуют таковым в разделе «Материал и методы».

признаков фолидоза (1, 2, 3, 9, 18, 21, 23, 30, 31, 32, 33). Обобщенные различия между *L. a. ssp.* (Закарпатской обл.) и *L. a. exigua* также весьма существенны ($SqMD = 30,21-42,57$).

L. a. ssp. из Закарпатья (I) статистически достоверно отличаются от ящериц подвида *L. a. chersonensis* (VIII – XI) по средним значениям 6 признаков (12, 21, 30, 31, 32, 33). Кроме этого, установлены статистически достоверные различия по средним значениям признаков: I (между I и X, XI), 2 (между I и VIII–X), 14 (между I и VIII, X, XI), 16 (между I и VIII, IX), 24 и 25 (между I и VIII, IX, XI). Обобщенные различия между этими подвидами заметно меньше ($SqMD = 22,54-29,58$), чем в первом случае.

Между *L. a. exigua* (II—V) и *L. a. chersonensis* (VIII, X и XI) существуют статистически достоверные различия по 4 признакам (1, 18, 24, 31). Обобщенные различия между этими подвидами еще меньше (SqMD = 12,30—20,71), чем в первых двух случаях. Ящерицы мостышенской популяции (IX) как по отдельным признакам (табл. 1), так и по обобщенным различиям одновременно похожи на ящериц *L. a. exigua* (SqMD = 12,94—20,69) и *L. a. chersonensis* (SqMD = 7,21—14,38), хотя заметно ближе к последним. Этот факт подтверждает мнение Н. Н. Шербака (1966) о том, что «... по всей Киевской обл. ... наблюдаются смешанные популяции с заметным влиянием восточной формы — подвида *L. a. exigua*» (с. 101).

При сравнении «чистых» *L. a. chersonensis* (VIII) с «чистыми» *L. a. chersonensis var. euxinica* (XI) оказалось, что обобщенные различия между ними самые минимальные (SqMD = 3,30) из всех 55 попарных сравнений 11 популяций. Это еще одно свидетельство в пользу отрицания подвидовой самостоятельности *L. a. euxinica*.

В пространстве значений 1-й и 2-й канонических переменных прыткие ящерицы Степного (IV, V) и Горного Крыма (VI, VII) объединяются в одну группу с ящерицами подвида *L. a. exigua* (II и III), однако обобщенные различия между *L. a. exigua* и ящерицами керченской и джанкойской популяций (SqMD = 5,91 – 9,04) заметно меньше, чем между *L. a. exigua* и ящерицами белогорской и алуштинской популяций (SqMD = 9,87—14,16). В то же время, уровень обобщенных различий между ящерицами Степного и Горного Крыма (SqMD = 6,22—8,72) соответствует таковому между географическими популяциями *L. a. exigua* с территории Украины (SqMD = 3,93—11,01). Кроме этого, различия между белогорской и алуштинской популяциями статистически достоверны по 4 признакам (2, 12, 13, 28) между керченской и джанкойской по 2-м (25 и 26). Обобщенные различия между VI и VII (SqMD = 6,62) также почти в два раза больше, чем между IV и V (SqMD = 3,85). Последние два факта подтверждают точку зрения Н. Н. Шербака (1966) о высоком уровне изменчивости прытких ящериц Горного Крыма.

Таким образом, если принять, что прыткие ящерицы с территории Горного Крыма относятся к самостоятельному подвиду *L. a. tauridica* (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Kalyabina-Hauf et. al., 2004), то следует признать, что морфологические различия между *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* очень небольшие, особенно, если второй подвид представлен популяциями из Степного Крыма. Незначительная степень морфологической дивергенции *L. a. tauridica* и *L. a. exigua* соответствует относительно низкому уровню генетических различий между этими подвидами (2,3%) и достаточно логично объясняется гипотетическим сценарием формиро-

вания крымской части ареала прыткой ящерицы (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

В порядке убывания величины обобщенных различий по 25 меристическим признакам фolidоза все пары сравниваемых подвидов располагаются в следующей последовательности: *L. a. ssp.* (Закарпатье) – *L. a. exigua* (SqMD = 35,31); *L. a. ssp.* (Закарпатье) – *L. a. tauridica* (SqMD = 32,80); *L. a. ssp.* (Закарпатье) – *L. a. chersonensis* (SqMD = 25,40); *L. a. exigua* – *L. a. chersonensis* (SqMD = 18,05); *L. a. chersonensis* – *L. a. tauridica* (SqMD = 15,80); *L. a. exigua* – *L. a. tauridica* (SqMD = 9,70).

Авторы искренне признательны зав. зоомузеем Е. М. Писанцу и куратору герпетологических коллекций В. И. Радченко за предоставленную возможность обработать фондовые коллекции зоологического музея ННПМ НАН Украины по прыткой ящерице.

Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). – СПб, 2004. – 108 с.

Котенко Т. И., Таращук С. В. Новый в фауне СССР подвид прыткой ящерицы – *Lacerta agilis euxinica* Fuhn et Vancea, 1964 (Reptilia, Lacertidae) // Вестн. зоологии. – 1982. – № 6. – С. 33–37.

Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Под ред. А. В. Яблокова. – М.: Наука, 1976. – 376 с.

Таращук В. И. Фауна України (в 40 томах). Земноводні та плазуни. – К.: Вид-во АН УРСР, 1959. – Т. 7. – 245 с.

Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. – Киев: Наук. думка, 1966. – 268 с.

Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. – Киев: Наук. думка, 1980. – 266 с.

Bischoff W. *Lacerta agilis* Linnaeus 1758 – Zauneidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/1. Echsen 2 (*Lacerta*). – Wiesbaden. Aula, 1984. – P. 23–68.

Kalyabina-Hauf S. A., Milto K. D., Ananjeva N. B. et al. Reevaluation of the status of *Lacerta agilis tauridica* Suchov, 1926 // Russian Journal of Herpetology. – 2004. – 11, N 1. – P. 65–72.

Tytov O. A., Peskov V. N., Brovko A. U. Taxonomical analysis of morphological variety of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in Ukraine // Herpetologia Petropolitana, 2005. – P. 100 – 101.