

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«Уральский федеральный университет
имени первого Президента России Б.Н. Ельцина»

На правах рукописи



Галицын Дмитрий Игоревич

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СПЕЦИФИКА ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ
LACERTA AGILIS L., 1758 (SAURIA: LACERTIDAE)
В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА НА УРАЛЕ

03.02.08 – Экология (биология)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук, профессор
Вершинин Владимир Леонидович

Екатеринбург – 2020

Оглавление

Введение	4
1 Пряткая ящерица как широкоареальный политипический вид (обзор литературы).....	9
1.1 Географическое распространение пряткой ящерицы.....	9
1.2 Представления о политипичности вида	16
1.2.1 Подвидовая структура.....	16
1.2.2 Популяционная структура.....	26
1.3 Представления о филогеографии и микрофилогенезе вида.....	31
2 Краткая характеристика района исследований	37
2.1 Географическое положение и орография.....	37
2.2 Климатические особенности.....	38
2.3 Локалитеты и местообитания пряткой ящерицы.....	40
3 Объект, материал и методы исследования.....	50
3.1 Материал и методы	50
3.2 Объем и обработка материала	56
4 Онтогенетические и популяционные характеристики пряткой ящерицы.....	58
4.1 Морфологические параметры.....	58
4.2 Морфофизиологические особенности.....	74
4.3 Численность, биомасса и плотность популяций.....	79
4.4 Территориальная структура.....	82
4.5 Соотношение полов и размерная структура	89
5 Ритмы активности и трофическая ниша пряткой ящерицы в уральских популяциях	96
5.1 Суточная и сезонная активность	96
5.2 Спектр питания.....	101
5.3 Хищники	111

6	Репродуктивные особенности и перспективы охраны периферических популяций прыткой ящерицы	115
6.1	Особенности репродукции.....	115
6.2	Перспективы длительного существования и охраны	121
	Заключение	126
	Список использованной литературы.....	129

Введение

Актуальность темы исследования. При решении многих научных вопросов экологии животных приоритетными можно считать направления, выявляющие структуру комплексов и их биоценотическую роль. Для популяционной экологии особый интерес представляют широкоареальные виды, представленные большим разнообразием внутривидовых групп [Haldane, 1955 ; Наумов, 1963 ; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973]. Популяционная организация политипических видов представляет фундаментальный интерес с точки зрения специфики и роли периферических группировок в процессах микроэволюционного характера и экспансии видов за пределы ареалов [Maug, 1970]. За счет более выраженного и специфичного действия эволюционных факторов [Ивантер, 2010] периферические популяции должны обеспечивать пространственно-временную «подвижность» вида, способность к адаптивному формообразованию за пределами экологического оптимума. Поэтому при изучении аспектов, связанных с распространением, структурой и охраной видов периферические популяции заслуживают особого внимания.

Один из характерных примеров политипического вида – прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Squamata: Sauria: Lacertidae). Северные периферические популяции этого вида являются компонентом как естественных, так и техногенно трансформированных наземных экосистем, а также могут быть основной группой рептилий по накоплению биомассы [Гаранин, 1977, 1981 ; Пикулик, Бахарев, Косов, 1988].

Уральский регион – пример горной страны, животное население которой представляет собой результат историко-геологических событий прошлого и действия современных факторов. Развитие региона неразрывно связано с индустриализацией и техногенной трансформацией среды. От этого зависит специфика популяций и сообществ наземных позвоночных, среди которых рептилии являются одним из наименее изученных компонентов. Экологическая ситуация диктует необходимость изучения этих животных в естественных и модифицированных условиях.

Степень разработанности темы исследования. Прыткая ящерица исторически является объектом внимания многих исследователей зоологического и экологического профиля. Наиболее изучены популяции *L. agilis* в Западной Европе, Европейской части России и бывшего СССР [Прыткая ящерица..., 1976 ; Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в]. Накоплен большой материал, отражающий роль вида в коренных биоценозах лесостепной и степной зоны. Несмотря на большой объем изысканий, связанных с *L. agilis*, сведения о биотопическом распределении и эколого-морфологических особенностях северных популяций на Урале носят фрагментарный характер. Практически отсутствуют данные о популяционной структуре и размножении вида в контексте специфики Уральской горной страны и расселения *L. agilis* на север с формированием локальных популяций. Также требует внимания вопрос длительного существования данных внутривидовых групп. Несмотря на то, что прыткая ящерица изучена едва ли не лучше других рептилий, специальных исследований этого вида на макросклонах Среднего Урала ранее не проводилось.

Цель исследования – изучение морфологических и экологических особенностей прыткой ящерицы на примере северных популяций Уральской горной страны.

Для достижения цели необходимо решить следующие **задачи**:

1. Исследование некоторых морфологических и морфофизиологических параметров прыткой ящерицы северных уральских популяций.
2. Оценка распределения, численности, биомассы, плотности населения; территориальной, размерной и половой структуры популяций прыткой ящерицы в северной части ее ареала на Урале.
3. Изучение фенологической специфики, суточной и сезонной ритмики и особенностей термобиологии прыткой ящерицы северных уральских популяций.
4. Анализ биоценологических связей прыткой ящерицы на примере спектра питания и хищников.
5. Исследование особенностей репродукции прыткой ящерицы в северных уральских популяциях.

Научная новизна. Уточнено распределение *L. agilis* в северной части ее ареала на Урале в соответствии с ландшафтно-географической спецификой региона. Описана пространственная структура северных уральских популяций. Проведено детальное изучение основных морфологических показателей прыткой ящерицы на макросклонах Среднего Урала. Получены и обобщены сведения по спектрам питания. Впервые изучены особенности репродуктивных характеристик *L. agilis* в западных и восточных предгорьях Среднего Урала.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Полученные результаты уточняют характер распределения, дополняют и расширяют спектр данных о популяционной структуре, а также экологических особенностях и биоценотической роли северных популяций *L. agilis* в условиях сочетания природных и антропогенных факторов. В условиях роста доли техногенных модификаций актуальными становятся исследования процессов синурбизации и возможных механизмов саморегуляции локальных популяций в местных условиях. Предложены методы управления периферическими популяциями прыткой ящерицы для снижения риска их исчезновения и повышения устойчивости. Результаты могут служить основой для организации природоохранных мероприятий в отношении *L. agilis* в регионе.

Результаты исследования используются при чтении курса «Систематика низших позвоночных» на кафедре биоразнообразия и биоэкологии Уральского федерального университета и могут быть применены в преподавании биологических дисциплин в других вузах.

Методология и методы исследования. Проведен комплекс полевых и лабораторных наблюдений, направленный на выявление морфологических и экологических особенностей прыткой ящерицы на северной периферии ареала в пределах Уральской горной страны. Исследования выполнены с применением классических и современных методов, проведен статистический анализ результатов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Существование северных периферических популяций *L. agilis* на Урале зависит от наличия небольших территорий лесостепного характера с сочетанием

ландшафтно-географических условий и фитоценозов, слагающих комплекс параметров нанорельефа и микроклимата, подходящих для обитания этого яйцекладущего вида рептилий.

2. Проявления экстерьерных признаков *L. agilis* в северных уральских популяциях во многом носят географическую и ландшафтно-экологическую обусловленность.

3. Пространственная структура северных уральских популяций *L. agilis* определяется наличием центров локальной плотности, которые могут быть изолированы друг от друга. Иерархичность и степень изоляции данных групп могут проявляться при изменении масштаба, и более отчетливо выражены в условиях урбанизации.

4. Репродуктивные параметры прыткой ящерицы в западных и восточных предгорьях Среднего Урала отражают оптимизацию энергозатрат на размножение. Оптимизация осуществляется на популяционном уровне и может быть описана по принципу «адаптивной игры в орлянку» [Kaplan, Cooper, 1984].

Степень достоверности результатов исследования. Достоверность полученных результатов обусловлена использованием комплекса классических и современных методов исследования, большим объемом фактического материала и статистическим анализом результатов.

Апробация результатов исследования. Основные результаты представлены на международных конференциях: «Антропогенная трансформация природной среды» (Пермь, 2012), «Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии» (Томск, 2013), «Аномалии и патологии амфибий и рептилий» (Екатеринбург, 2013), «Актуальные проблемы экологии» (Гродно, 2014); на всероссийских конференциях: «Решение экологических проблем промышленного региона» (Тула, 2012), «Современные методы и подходы в биологии и экологии» (Уфа, 2013), «Фундаментальные, прикладные и образовательные аспекты зоологических исследований» (Пермь, 2014), «Симбиоз-Россия 2014» (Екатеринбург, 2014).

Публикации. По материалам и результатам исследования опубликовано 12 работ, в том числе 3 – в периодических изданиях, рекомендованных ВАК при Минобрнауки России для опубликования основных результатов диссертаций.

Личный вклад автора. Сбор большей части материала, обработка и анализ большинства данных выполнен лично автором. Основные результаты и выводы получены лично автором. Доля участия автора в подготовке публикаций пропорциональна числу авторов.

Поддержка исследования. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», проект «Современное состояние и перспективы развития сообществ горных и равнинных ландшафтов Урала» (№ 01201261772), Комплексной программы Уральского отделения РАН (проект № 18-4-4-28) и программы повышения конкурентоспособности Уральского федерального университета, поддержанной постановлением 211 Правительства Российской Федерации (соглашение № 02.А03.21.0006).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения и списка использованной литературы. Общий объем диссертации 155 страниц. Диссертация содержит 12 таблиц и 28 рисунков. Список литературы включает 272 источника, в том числе 103 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность научному руководителю – доктору биологических наук В. Л. Вершинину за внимание и помощь в проведении исследований, анализе и обсуждении результатов. Автор благодарен заведующему музеем Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН Н. Г. Ерохину за возможность работы с коллекционным материалом, а также сотрудникам Центра внешкольной работы г. Каменска-Уральского и лично А. А. Кузьмичу за помощь в организации сбора материала.

1 Пряткая ящерица как широкоареальный политипический вид (обзор литературы)

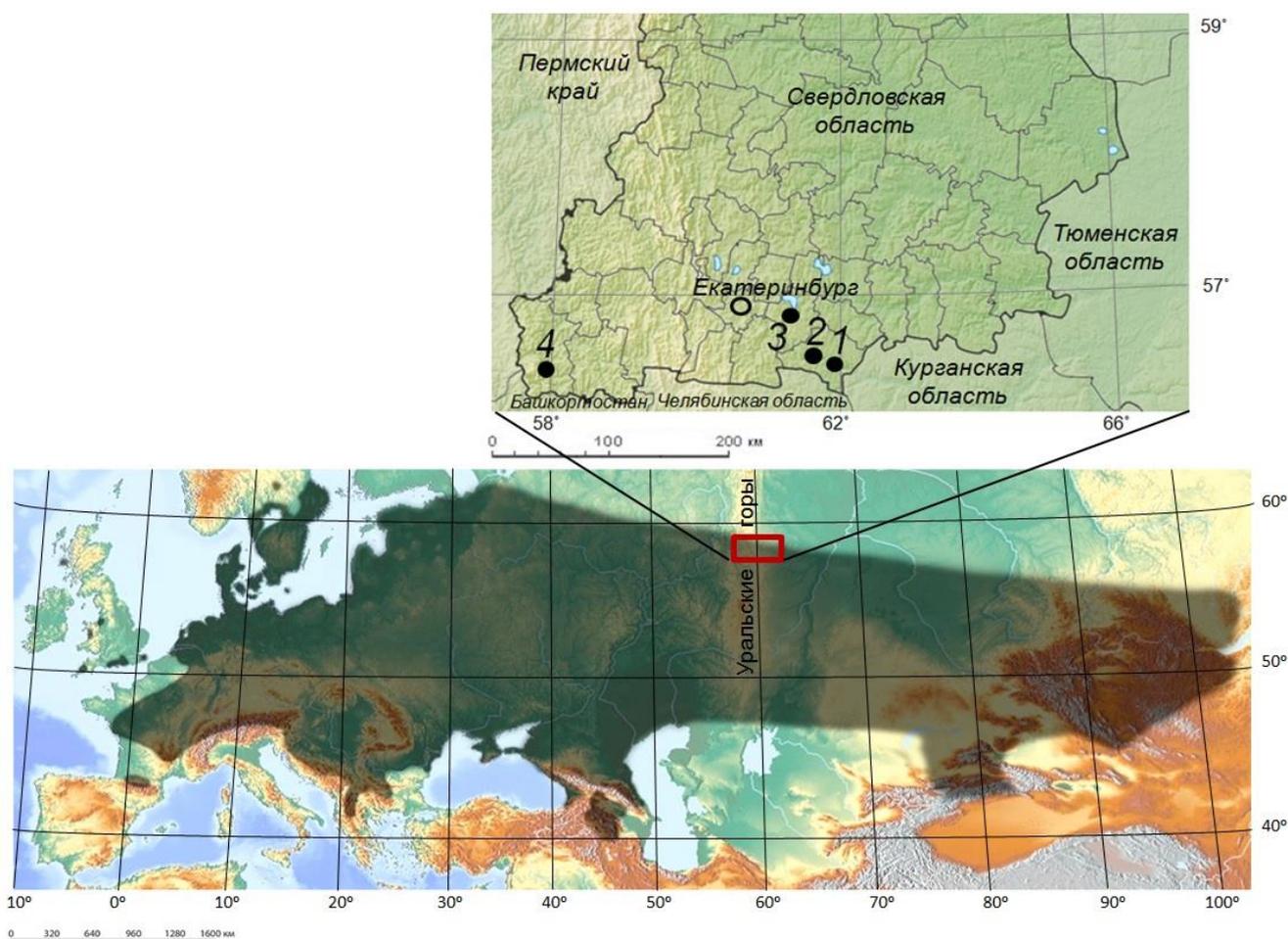
1.1 Географическое распространение прыткой ящерицы

Пряткая ящерица – классический пример широко распространенного вида лацертидных ящериц Палеарктики. По объему существующих в настоящее время сведений о видовом ареале, *L. agilis* занимает одно из первых мест среди наземных позвоночных. В то же время, после описания этого вида достоверный набор данных о его распространении долгое время был крайне мал. Лишь спустя несколько десятилетий стали накапливаться сведения о находках и другие материалы подобного рода. Исторически одно из первых, наиболее детальных описаний ареала прыткой ящерицы в конце XIX в. относится к авторству Ж. Буланже [Boulenger 1887, цит. по: Щербак и др., 1976]. Более четкое описание границ ареала освещено в работах А. М. Никольского [Никольский, 1902, 1905, 1907, 1915]. С того времени опубликовано несколько вариантов картографических отображений ареала, каждый из которых вносил новые поправки и уточнения в предыдущие версии [Терентьев, Чернов, 1949 ; Fuhn, Vancea, 1961 ; Щербак, 1966 ; Банников, Даревский, Рустамов, 1971 ; Ананьева и др., 1997 ; Blanke, Podlousky, 2000]. Поскольку для широкоареальных политипических видов (таких, как *L. agilis*) этот процесс требует анализа огромных объемов фактического материала, он продолжается и в настоящее время.

Анализ литературных данных о распространении прыткой ящерицы показывает очень разную степень изученности популяций в разных районах, а также в ряде случаев позволяет отследить динамику ареала и способность вида к расселению. За время изучения прыткой ящерицы накопилось множество сведений о находках рептилий в разных частях ареала в виде статей, кратких письменных и устных сообщений [Пряткая ящерица..., 1976], что дает возможность составить общую характеристику распространения вида.

Западная граница видового ареала *L. agilis* находится в южной части Британских островов. Северная граница западной оконечности ареала достигает

53° с. ш. и далее идет на восток по территории Скандинавского полуострова через территорию Швеции. В Норвегии и Финляндии находки прыткой ящерицы не подтверждены. Далее граница ареала смещается на юг; в Европейской части России проходит по территории Вологодской и Кировской областей. В Уральском регионе она доходит до г. Перми и юга Свердловской области на западном и восточном макросклоне Уральского хребта (рисунок 1.1). Также отмечены находки в окрестностях г. Талицы [Вершинин, 2007]. На территории Западно-Сибирской равнины прыткая ящерица местами достигает 60° с.ш. и в восточном направлении доходит до Прибайкалья, постепенно смещаясь на юг [Гагина, Скалон, 1965].



1–4 – изучаемые периферические популяции

Рисунок 1.1 – Географическое распространение прыткой ящерицы *Lacerta agilis* [по: Lacertids Working Group..., 2019] с выделением популяций на северной периферии ареала в пределах Уральской горной страны

Юго-восточная оконечность ареала имеет клиновидные очертания и затрагивает горные системы Южного Алтая, Саура, Тарбагатая, Джунгарского Алатау, Центрального и Северного Тянь-Шаня, в том числе территорию Монголии, Китая и Кыргызстана [Чирикова, Березовиков, 2015].

Южная граница распространения прыткой ящерицы в направлении с востока на запад проходит по территории Казахстана [Чирикова, Березовиков, 2015], северной части Китая, северному побережью оз. Балхаш и Иссык-Куль до устья р. Эмбы, где находки весьма немногочисленны [Лобачев, Чугунов, Чуканина, 1973]. Западнее Казахстана, на территории Северного Кавказа, прыткая ящерица широко распространена, отсутствует лишь в Восточном Предкавказье, а также в высокогорьях [Даревский и др., 1976]. В западном направлении на склонах Большого Кавказского хребта ареал разделяется на несколько областей, приуроченных к долинам рек и речных систем, впадающих в Каспий [Стрельников, 1944]. На черноморском побережье прыткая ящерица часто поднимается высоко в горы, расселяясь по долинам горных рек с наличием подходящих стадий. В Закавказье распространение прыткой ящерицы приурочено к горно-степной и горно-лесной зонам при почти полном ее отсутствии в долинах. Кроме того, популяция в Закавказье практически полностью изолирована от остальной кавказской части ареала. Очертания и расположение юго-западной оконечности ареала нуждаются в уточнении. Немногочисленные свидетельства находок имеются для северной части Ирана и Турции [Терентьев, Чернов, 1949]. В Западной Европе южная граница проходит через юг Румынии, северо-восток Болгарии (где прыткая ящерица достигает черноморского побережья), Черногорию и Македонию, где прыткая ящерица также является горным видом. Существуют немногочисленные сведения о распространении этого вида в Греции [Nilson, Andren, 1987], где вид достигает южной границы ареала. Далее она следует на северо-запад через Австрию и Швейцарию. В качестве области распространения также стоит упомянуть большую часть Франции, где прыткая ящерица тяготеет к горным районам, не достигая Средиземного моря [Spitz, 1971]. Кроме того, изолированная популяция находится в западной части Пиренейского полуострова, на территории Андорры и северо-востока Испании.

Таким образом, западноевропейская часть ареала прыткой ящерицы охватывает территорию Румынии, Чехии, Словакии, Венгрии, Польши и Германии, рептилии распространены широко, за исключением высокогорий. Спорадическое распространение ящериц характерно для западной Дании и южной Швеции. В то же время, как указано ранее, ряд популяций тяготеет к горным районам. В целом, северо-западную часть ареала следует считать наиболее изученной. Восточноевропейская и азиатская часть видового ареала включает территорию Белоруссии, Молдавии, Украины, стран Прибалтики, доходя до Балтийского побережья, большинство регионов России, часть Казахстана, Монголии и Китая. На юго-востоке границы ареала изучены достаточно слабо [Прыткая ящерица..., 1976].

Поскольку область распространения прыткой ящерицы охватывает несколько климатических областей и природных зон, имеет смысл рассматривать формирование видового ареала также с точки зрения некоторых особенностей внешней среды, определяющих распространение и наличие подходящих стадий для данного вида рептилий.

Исходя из представлений климатологического районирования [Алисов, Берлин, Михель, 1954], ареал прыткой ящерицы находится в умеренном и субтропическом поясе и при этом включает (полностью либо частично) следующие климатические области умеренного пояса:

1. Атлантико-континентальная лесная и лесостепная область;
2. Континентальная лесная западносибирская область;
3. Континентальная лесная восточносибирская область;
4. Континентально-европейская и атлантико-континентальная степные области;
5. Континентальная степная западносибирская область;
6. Горная область Алтая и Саян;
7. Континентальная пустынная область Средней Азии;
8. Горная область Северного Кавказа;
9. Горная область Тянь-Шаня.

В субтропическом поясе видовой ареал располагается в следующих климатических областях:

1. Западная Закавказская область;
2. Горная область Закавказского нагорья.

Различные климатические области характеризуются определенной спецификой движения воздушных масс, действия солнечной радиации, суммарным количеством атмосферных осадков, наличием определенных форм рельефа, а также, в ряде случаев, влиянием высотной поясности. Все эти факторы являются определяющими в формировании специфики климата каждой области. Диапазон основных климатических характеристик (размах сезонных температур и количества осадков) для областей, входящих в ареал прыткой ящерицы (с учетом местных условий) достаточно широк, что свидетельствует о значительной эвритопности вида в целом [Прыткая ящерица..., 1976]. В ряде случаев распространение прыткой ящерицы приурочено к специфичным интразональным ландшафтам.

Помимо климатических особенностей, на распространение прыткой ящерицы оказывают влияние и другие факторы. В частности, неразрывную связь с формированием подходящих местообитаний для рептилий образует характер почв. Факторы формирования почвенного покрова, несомненно, имеют свою специфику для различных климатических поясов, природных зон и местных условий, поэтому на протяжении своего ареала *L. agilis* встречается на разных типах почв. Так, на северо-западной оконечности ареала ящерицы обитают исключительно на песчаных почвах [Corbett, 1969]. При движении на юго-восток популяции прыткой ящерицы уже почти не встречаются в песках, предпочитая бурые и серые лесные почвы, черноземы, каштановые, дерново-подзолистые и горные лесные почвы, избегая лишь солонцеватых и солончаковых видов [Тертышников, 1973]. Таким образом, в данном направлении четко прослеживается смена почвенного покрова, и, соответственно, характера растительности и биотопов в целом.

Кроме того, распространение прыткой ящерицы также обнаруживает зависимость от характера рельефа. Как отмечено ранее, в определенных частях

своего ареала *L. agilis* является горным видом, в других, напротив, тяготеет к низменностям и долинам. Западные популяции рептилий обычно не заходят выше 1000 м н.у.м., в то время как восточные и, в особенности, южные популяции нередко обитают на высоте около 2000 м н.у.м. Например, юго-западная популяция ящериц на юге Франции избегает высот порядка 1000 м. н.у.м. и не переходит Центральный Французский массив [Прыткая ящерица..., 1976]. Распространение прыткой ящерицы в южной части Европы лимитировано наличием Альпийского высокогорья, которое не позволяет рептилиям заселить Аппенинский полуостров. В то же время, в южной части ареала, в частности, в Закавказье и Восточном Казахстане прыткая ящерица не спускается ниже 1500–2000 м. н.у.м. Таким образом, южные и восточные популяции более приспособлены к местным условиям высокогорья, чем западные. Чаще это связывают с тем, что в южной части ареала наблюдается большое разнообразие горных районов и систем.

Предпочитаемый характер ландшафтов в разных частях ареала прыткой ящерицы также отличается разнообразием. Как отмечено ранее, на северо-западной оконечности распространения прыткая ящерица – типичный псаммофил [Corbett, 1969]. В Западной и Центральной Европе разные популяции рептилий тяготеют к разным местообитаниям: от елово-широколиственных и дубово-буковых лесов до лугов и горных степей. В азиатской части некоторые популяции ящериц доходят до зоны темнохвойных лесов южной тайги. Но основная часть популяций придерживается остепненных лугов и склонов, лесостепных и степных местообитаний (включая горные), на юге доходя до границы сухих степей и полупустынь [Прыткая ящерица..., 1976]. Разнородный характер предпочитаемых местообитаний указывает на смену стадий в направлении с северо-запада на юго-восток. Первые популяции тяготеют к сухим открытым местам, вторые – к более влажным с большим разнообразием мелких форм рельефа и комбинаций местных условий в целом.

Говоря об эколого-географических факторах, формирующих распространение *L. agilis*, нельзя обойти вниманием влияние хозяйственной

деятельности человека. В ряде случаев данный фактор играет определяющую роль в регуляции численности и других популяционных характеристик, а также в динамике ареала прыткой ящерицы. Стоит подчеркнуть, что антропогенная модификация в пределах обширного ареала играет неоднозначную роль. Например, на территории Западной и Центральной Европы, в особенности, в лесостепной и степной зоне прыткая ящерица практически не встречается в коренных местообитаниях, поскольку они практически исчезли. Здесь животные населяют пограничные лесные полосы, насыпи дорог, некоторые долины рек и оврагов, непригодных для хозяйственного использования либо находящихся под охраной. В то же время, в континентальных лесных областях, где происходит смена сообществ в результате сведения лесов, прыткая ящерица способна к освоению новых стадий. Северные точки находок *L. agilis* часто оказываются на территориях вторичных лесостепных ландшафтов, где граница леса отступает и территория, фактически, превращается в лесостепь и степь [Воронов, Демидов, 1973]. Это обстоятельство позволяет отслеживать смещение границ отдельных частей ареала и процесс расселения прыткой ящерицы на север [Добрынин, 1948 ; Ануфриев, Бобрецов, 1996 ; Вершинин, Большаков, 2007]. Поселения *L. agilis* вдоль искусственных коммуникаций и лесонасаждений также отмечены и в южной части ареала, где в результате избыточной сельскохозяйственной нагрузки на сухие степи проявляются эрозионные процессы, и прыткая ящерица оказывается вытесненной на вторично созданные ландшафты [Прыткая ящерица..., 1976]. Из этого следует, что антропогенный фактор находит свое отражение в направленном изменении границ ареала ряда популяций прыткой ящерицы, а также в судьбе самих популяций, изменяя их численность в разных районах.

Таким образом, обзор литературных данных о ландшафтно-географическом распространении и анализ факторов, формирующих ареал прыткой ящерицы, указывает на широкий спектр населяемых данным видом местообитаний, проявляет специфику действия ряда абиотических факторов в разных частях ареала, а также подчеркивает способность вида к расселению и возрастающую роль антропогенных модификаций в динамике ареала.

1.2 Представления о политипичности вида

1.2.1 Подвидовая структура

Вышеописанный видовой ареал прыткой ящерицы в значительной степени определяет широкий диапазон изменчивости вида. На протяжении десятков лет в различных музеях и фондах накопилось множество коллекционных материалов по данному виду. Они указывают на высокую эвритопность прыткой ящерицы и экологическую разнородность отдельных внутривидовых групп [Даревский и др., 1976]. В широком спектре видовой изменчивости выделяют несколько подвидовых форм, отличных друг от друга в разной степени. Свидетельством подвидовой разнородности служит описание многих форм прыткой ящерицы, большая часть которых является синонимами [Mertens, Wermuth, 1960]. Поскольку видовой ареал имеет сплошной непрерывный характер (рисунок 1.1), подвиды постепенно переходят друг в друга. Так образуются цепи замещающих популяций с разной шириной зон интерградации [Даревский и др., 1976 ; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. Несмотря на то, что проблема внутривидовой структуры *L. agilis* остается открытой, анализ имеющихся литературных данных дает необходимую научную основу для выявления большинства аспектов этого вопроса.

Многочисленные данные об изменчивости размеров тела и совокупности признаков фолидоза свидетельствуют о том, что вид *L. agilis* в целом можно разделить на две дифференцированные группы внутривидовых форм – западную и восточную. Существование этих достаточно хорошо различимых групп связывают с вторичным разрывом некогда единого ареала предковой формы [Даревский и др., 1976]. Более того, наличие этих двух форм нашло отражение в описании двух самостоятельных видов: *Lacerta agilis* L. и *Lacerta exigua* Eichw., ареалы которых не перекрываются [Сухов, 1948]. В дальнейшем данная идея была опровергнута [Даревский и др., 1976 ; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004].

Рассматривая внутривидовую структуру прыткой ящерицы, важно отметить, что все подвиды изначально выделены на основании экстерьерных

признаков (чаще всего особенностей расцветки и задненосовой формулы фолидоза). Данные признаки исторически считаются диагностическими и указывающими на самостоятельность внутривидовых форм [Валецкий, 1981]. В монографическом описании вида отмечается, что в совокупности внешние подвидовые признаки, дополняя друг друга, позволяют с достаточной точностью определять каждый из подвидов таким образом, что даже небольшой выборки или единичных находок *L. agilis* бывает достаточно для диагностики подвидовой принадлежности данных групп [Даревский и др., 1976].

В настоящее время нет единого мнения о подвидовом спектре и структуре прыткой ящерицы: разными авторами отмечается разное число подвидов. Так, в монографическом описании вида [Даревский и др., 1976] приводится описание 9 подвидов. В работе Н. Б. Ананьевой с соавторами [Ананьева и др., 1998] указывается 10 форм, включая изолированную популяцию *L. agilis* Пиренейского полуострова в ранге самостоятельного подвида *L. a. garzoni* Palacios et Castroviejo, 1975. В распространенной классификации Бишоффа [Bischoff, 1984] присутствует описание 9 подвидов среди западной (*agilis*) и восточной (*exigua*) подвидовых групп. Ниже приводятся краткие описания внешних признаков расцветки и фолидоза для подвидов и их групп, согласно данной системе.

1. Западная (балканская) группа *agilis*.

Теменные линии расположены достаточно близко друг к другу. Центральные чешуи спины значительно более узкие, чем боковые. Зеленая окраска проявляется на боках тела и распространяется на спину. Имеется один ряд преанальных чешуй. Число рядов брюшных чешуй, число чешуй вокруг середины туловища, число бедренных пор и значение анального индекса меньше, чем в восточной группе *exigua*. В средней и восточной части ареала часто встречается цветовая морфа «*erythronota*»: середина спины взрослых животных однотонного красновато-бурого, реже кофейного цвета, не имеет рисунка.

а) *L. a. agilis* Linnaeus, 1758 – прыткая ящерица западная (номинативный подвид).

Terra typica: Южная Швеция. Подвид распространен на территории Западной Европы и в западной части Центральной Европы: в Дании, Южной

Швеции, южной части Британских островов, доходит до Пиренейского полуострова. Восточная граница распространения проходит через территорию Германии, по территории между реками Эльба и Везер, вдоль западной границы Баварии и доходит до Альп.

Характер задненосовой формулы изменчив. У большей части ящериц верхний скуловой щиток находится над задненосовым и нижним скуловым, образуя треугольник. Мелкие щитки между верхнересничными и надглазничными щитками (ресничные зернышки) встречаются не более 40 % случаев. Среднее число чешуй вокруг середины туловища – 38,5. Преанальные щитки чаще располагаются в один ряд. Ширина анального щитка больше его длины в 1,4–2,7 раза у самцов и 1,1–2,1 раза у самок. Для взрослых самцов характерна однотонная зеленая окраска при отсутствии рисунка. Чаще всего у самцов верхняя плоскость головы (пилеус) и спина бурые, бока тела зеленые. Фон окраски самок часто однотонно-бурый. Темная спинная полоса от темно-коричневого до красноватого цвета, часто выделяются коричневые или черные пятна разной формы. Светлая линия вдоль позвоночника обычно имеет вид пунктировки. Светлые теменные линии хорошо выражены у самцов, у самок отсутствуют. Для представителей изолированной популяции Пиренейского полуострова характерны наиболее крупные размеры тела в западной группе подвидов.

б) *L. a. argus* Laurenti, 1768 – прыткая ящерица центральноевропейская.

Terra typica: Вена. Подвид распространен от востока ареала *L. a. agilis*, где имеет с ним широкую зону интерградации, далее через территорию восточной Германии до восточной Польши. Также обитает на территории Чехии, Словакии, большей части Австрии, Венгрии, Словении, западной Румынии (на юго-восток до границы предгорий Карпат и равнинных степей), западной Молдавии, а также в Закарпатской Украине.

Задненосовая формула более стабильна, чем у номинативного подвида. Верхний скуловой щиток находится над задненосовым и нижним скуловым, образуя треугольник. Преанальные щитки чаще располагаются в один ряд. Светлые теменные линии и пунктировка вдоль позвоночника обычно

упорядочены. Для представителей подвида характерна красная морфа «*erythronota*». Кроме того, к данному подвиду относятся ящерицы с наименьшим размером тела. Остальные внешние признаки сходны с таковыми у номинативного подвида. Некоторые авторы данный подвид не выделяют [Arribas, 1995 ; Gasc, 1997].

в) *L. a. bosnica* Schreiber, 1912 – прыткая ящерица боснийская.

Terra typica: Босния и Герцеговина. Подвид распространен на Балканском полуострове, в горных районах Черногории, Боснии, Хорватии, Македонии, Болгарии и Греции.

Чаще всего встречается задненосовая формула 1/1. Преанальные щитки располагаются в один ряд. Спинная полоса хорошо выражена и разделена посередине сплошной светлой затылочной линией, хорошо выражены также светлые теменные линии. Спина и пилеус самцов обычно бурые, латеральные части тела зеленые. Окраска самок серо-коричневая или буроватая.

г) *L. a. chersonensis* Andrzejowski, 1832 – прыткая ящерица южная.

Terra typica: Херсон, Волынь (Украина). Подвид распространен в Румынии, южнее и восточнее Карпат (не доходя до черноморского побережья), в северо-восточной Болгарии, восточной Польше, Молдавии, правобережной Украине, Белоруссии, странах Прибалтики, Ленинградской области и на юге Карелии. В восточной части ареала существует зона интерградации с *L. a. exigua*, в западной – с *L. a. argus*.

Типичная задненосовая формула – 1/1. Ресничные зернышки встречаются крайне редко. Среднее число чешуй вокруг середины туловища – 40,8. Преанальные щитки обычно располагаются в два ряда. Пилеус и спина взрослых самцов зеленые, самок и молодых животных – бурые. Темная непрерывная спинная полоса по бокам окаймлена узкими светлыми теменными линиями, чаще пунктирными. Центральная светлая полоса обычно отсутствует. На темной спинной полосе присутствуют точки или пятна средней величины. Брюшная сторона тела у самцов зелено-голубоватое, у самок чаще зеленое.

Помимо указанных подвигов группы *agilis*, стоит упомянуть также подвид *L. a. euxinica* Fuhn et Vancea, описанный в 1964 г. [Fuhn, Vancea, 1964] и указанный

в монографической работе [Даревский и др., 1976]. Описан данный подвид для территории Румынии (дельта р. Дунай). Распространен вблизи побережья на песчаных пляжах и дюнах. Типичная задненосовая формула 1/1, реже 2/1. Преанальные щитки расположены в два ряда, средняя пара внутреннего ряда увеличена. Выражена полоса вдоль позвоночника – от песочного до темно-коричневого цвета, доходит до конца хвоста и окаймлена светлыми теменными линиями сплошного характера. Пилеус светло-коричневый. Бока тела и горло зеленые. Позже данная форма была отнесена к *L. a. chersonensis*, как наиболее близкая [Bischoff, 1988].

Кроме того, по результатам изучения изолированной популяции прыткой ящерицы на юго-западной границе видового ареала в ранге самостоятельного подвида в 1975 г. была описана вышеупомянутая *L. a. garzoni* [Palacios, Castroviejo, 1975]. Для данной формы характерна специфика окраски: широкая, сильно пигментированная дорзальная полоса, срединная и латеральные линии не упорядочены и неправильной формы. Также для данных представителей характерны малые размеры тела. Типичная задненосовая формула включает два щитка друг над другом, верхний щиток не касается ноздри. Отмечается, что данный характер расположения щитков получается при слиянии нижнего скулового и задненосового щитков. Реже встречается комбинация 1/2 и другие варианты. На основании биогеографических и экологических данных, а также описания встречаемости данных особенностей окраски в других популяциях, подвид определен как вариант *L. a. agilis* [Bischoff, 1984]. Позже по комплексному анализу признаков фolidоза подвидовой статус пытались восстановить, хотя данный вопрос до настоящего времени остается дискуссионным. Чаще всего авторы определяют специфику окраски ящериц данной популяции в качестве формы «*garzoni*», не выделяя ее в ранг подвида [Bischoff, 1984 ; Gasc, 1997].

2. Восточная группа *exigua*.

Центральная и светлые теменные линии обычно сплошные, широко поставленные. Зеленая окраска присутствует на шее и боках тела. Часто встречаются одноцветные животные, без рисунка (морфа «*immaculata*»). Имеются два ряда преанальных чешуй. Значение анального индекса, число рядов брюшных

чешуй, число чешуй вокруг середины туловища и число бедренных пор больше, чем у западной группы *agilis*.

а) *L. a. grusinica* Peters, 1960 – прыткая ящерица грузинская.

Terra typica: Сухуми, Абхазия. Подвид распространен на черноморском побережье и в предгорьях Кавказа, в западной Грузии и на юго-западе Краснодарского края, а также в северо-восточной Турции.

Скуловой щиток у большей части особей отсутствует. Задненосовая формула – 2/0. Иногда наблюдаются ресничные зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками. Среднее число чешуй вокруг середины туловища – 49. Преанальные щитки чаще всего образуют два ряда, средняя пара второго ряда увеличена. Анальный индекс 1,7–2,29 для самцов и 1,37–2,12 для самок. Часто встречается цветовая морфа «*immaculata*». Верхняя часть тела у самцов и самок зеленая, коричневая либо оливковая, без рисунка или со слабо выраженной средней полосой. Бока тела часто с мелкими темными пятнами, светлые пятна имеются только в шейном отделе тела или не выражены.

б) *L. a. boemica* Suchow, 1929 – прыткая ящерица дагестанская.

Terra typica: Северная Осетия-Алания. Подвид населяет территорию восточного Предкавказья: от Дагестана на востоке, через территорию Чечни, Ингушетии и Северной Осетии до центральных районов Кабардино-Балкарии на западе. В западной части ареала образует зону интерградации с *L. a. exigua*.

Преобладающая задненосовая формула – 2/1, иногда встречаются варианты 3/1 и 3/2. Между верхнересничными и надглазничными щитками почти всегда выражены ресничные зернышки в количестве 1–12, образующие прерывистый или сплошной ряд. Число чешуй вокруг середины туловища – 38–49. Преанальные щитки обычно расположены в два ряда, центральная пара внутреннего ряда увеличена. Анальный индекс для самцов – 2, для самок – 1,7. Часто впереди от анального щитка расположен один расширенный преанальный. Окраска верха самцов зеленая, салатовая или оливково-бурая. Самки обычно буровато-коричневые, реже зеленоватые. Вдоль спины обычно проходит двойной ряд темных пятен, разделенных светлой полосой. Иногда светлая срединная

линия доходит до середины или задней трети спины, либо не развита. На боках тела расположены два или три продольных ряда светлых глазков, часто глазки среднего или нижнего ряда сливаются в пунктированную или сплошную полосу. Встречаются одноцветные особи морфы «*immaculata*» зеленой или оливковой окраски. У взрослых самцов в репродуктивный период горло, бока и низ головы окрашиваются в синий или сине-фиолетовый оттенок. Брюхо желтоватое, зеленоватое или синева-лиловое, нередко с голубыми, синими или фиолетовыми пятнами на брюшных щитках.

Первоначально данный подвид был описан в качестве отдельного вида *Lacerta boemica* Suchow, 1929. Позже его выделили в ранг подвида [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. Однако филогенетические изыскания с привлечением молекулярно-генетических методов [Andres, 2014] побуждают вернуться к первоначальной точке зрения. Ранг данного таксона до сих пор остается дискуссионным, поэтому необходимы дополнительные исследования в зонах интерградации *L. a. boemica* и *L. a. exigua*.

в) *L. a. mzymtensis* Tuniyev et Tuniyev, 2008 – прыткая ящерица мзымтская [Tuniyev S. B., Tuniyev V. S., 2008].

Terra typica: восточные и юго-восточные склоны хребта Ачишхо, Западный Кавказ (Краснодарский край, Россия). Подвид известен только на данной территории. Населяет субальпийские и альпийские луга в долине верхнего течения реки Мзымта: горы Ачишхо-2, Ачишхо-3, Ачишхо-4, окрестности озера Кардывач, хребет Угловой и урочище Энгельманова поляна в Адлерском районе г. Сочи. Встречается на высоте от 1400 до 2000 м. н.у.м. Подвид полностью изолирован от других гребнем Главного Кавказского хребта с севера и непрерывным поясом густого леса с юга.

Крупная ящерица (по сравнению с другими кавказскими подвидами), с большими пропорциями головы и тела, меньшим количеством бедренных пори ресничных зернышек. Отсутствует фрагментация щитков постназальной области. Характер задненосовой формулы может быть идентичен таковому у *L. a. grusinica*, скуловой щиток отсутствует. Выражения некоторых признаков

сходны с представителями подвидов *L. a. boemica*, *L. a. grusinica* и *L. a. exigua*. Предполагается образование данного подвида в результате расселения рептилий с побережья Черного моря на субальпийские луга Главного Кавказского хребта.

г) *L. a. iorensis* Peters et Muskhelischwili, 1968 – прыткая ящерица йорская.

Terra typica: долина р. Иори близ г. Тианети (Грузия). Подвид известен только из данной территории.

Чаще всего встречается задненосовая комбинация 2/1. Между верхнересничными и надглазничными щитками расположены 1–3, реже 4 ресничных зернышка. Среднее число чешуй вокруг середины туловища – 41,5. Преанальные щитки обычно расположены в два ряда, средняя пара внутреннего ряда заметно расширена. Ширина анального щитка превосходит его длину в 1,42–2,48 раза у самцов и в 1,57 раза у самок. Отношение длины хвоста к длине тела – 1,43 у самцов и 1,28 у самок (самый короткохвостый подвид). Парная спинная полоса у самцов и самок всегда присутствует. Светлая линия вдоль позвоночника и теменные линии выражены, реже отсутствуют. На боках тела располагаются ряды темных пятен разного размера. Общая окраска верха – светло-зеленая у самцов и серо-коричневая у самок. Брюхо зеленоватое у самцов и серовато-белое у самок.

д) *L. a. brevicaudata* Peters, 1968 – прыткая ящерица короткохвостая.

Terra typica: г. Степанаван (Армения). Подвид населяет Армянское нагорье в пределах севера Армении и юга Грузии, а также южные склоны центральной части Большого Кавказского хребта в Южной Осетии и юго-восток Турции. Проникает в горы до высоты 2200 м н.у.м.

Наиболее часто встречающийся характер задненосовой формулы – 2/2. Между верхнересничными и надглазничными щитками ресничные зернышки обычно не выражены, реже присутствуют в числе 1–3. Характерно своеобразное расположение верхнего скулового щитка, выступающего на поверхность пилеуса и соприкасающегося с заднескуловым, предлобным, лобноносовым и носовым щитками. Среднее число чешуй вокруг середины туловища – 45,7. Средние значения анального индекса для самцов – 2,36, для самок – 1,77. Преанальные щитки обычно расположены в два ряда, средняя пара внутреннего ряда увеличена.

Один из наиболее короткохвостых подвидов: соотношение длины хвоста к длине тела для самцов 1,48–1,54, для самок – 1,32–1,45. Фон окраски верха у самцов зеленый или салатový, у самок – коричневый, буровато-коричневый, реже зеленый. Вдоль спины расположен парный ряд крупных темно-бурых или черных пятен, образующих полосы. Ряды темных пятен, в особенности у самок, расположены и на боках тела, местами имеют светлую кайму. Иногда встречаются цветовые формы «*immaculata*» и «*erythronota*». Брюхо зеленоватое или белое, часто с многочисленными мелкими темными пятнами.

е) *L. a. exigua* Eichwald, 1831 – пряткая ящерица восточная.

Terra typica: Уральские горы. Самый широко распространенный подвид, занимающий всю восточную часть ареала. В западной части образует широкую зону интерградации с южным подвидом. Западная граница распространения проходит по линии Новгород – Тверь – Москва – Курск – Днепропетровск – Крым. В южной части подвид доходит до северных склонов Большого Кавказского хребта. На востоке – до Прибайкалья, Иссык-Куля, Тывы. На юго-восточной оконечности ареала подвид распространен до северо-западной Монголии и северо-западного Китая.

Наиболее обычна комбинация задненосовых щитков 2/2, реже 2/1 и 2/0. В большинстве случаев между верхнересничными и надглазничными щитками ресничные зернышки не выражены, в южных популяциях могут присутствовать в числе 1–5. Среднее число чешуй вокруг середины туловища – 45. Преанальные щитки обычно расположены в два ряда, средняя пара внутреннего ряда увеличена. Ширина анального щитка больше его длины в 1,58–2,4 раза у самцов и в 1,38–1,69 у самок. Фон окраски верха у самцов обычно зеленый, реже бурый; у самок чаще буро-коричневый, реже зеленоватый. Вдоль позвоночника расположен двойной ряд темных пятен, окаймленных срединной линией и светлыми краями. Кроме того, имеются выраженные светлые глазки, расположенные латерально в 2–3 ряда. В окраске брюха самцов и самок присутствуют зеленые тона. Изредка встречаются меланистические формы [Баранов, Валецкий, Яблоков, 1976 ; Даревский и др., 1976 ; Яблоков, Баранов, Розанов, 1981a].

Анализ литературных данных показывает, что, несмотря на достаточно четкую подвидовую классификацию по морфологическим признакам, представители некоторых популяций не поддаются точной диагностике и не могут быть однозначно отнесены к какому-либо определенному подвиду или форме. Как отмечено ранее, этот феномен связан с непрерывным характером ареала, а именно, с наличием более или менее выраженных (часто широких) зон интерградации между подвидами. В частности, одной из первых такая зона обнаружена на территории обитания подвидов *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis* на юге Московской области [Перелешин, 1928]. Аналогичная зона интерградации данных подвидов найдена в Белгородской области [Крень, 1939]. У местной популяции показана повышенная изменчивость ряда признаков как результат вторичной гибридизации [Peters, 1958]. Подобные зоны интерградации обнаружены и в других регионах [Fuhn, Vancea, 1964 ; Щербак, 1966 ; Стрельцов, Воронин, 1973]. Кроме того, существуют данные о наличии переходных зон и форм между *L. a. exigua* и *L. a. grusinica*, а также между *L. a. exigua* и *L. a. boemica* [Шебзухова, 1969 ; Tuniyev S. B., Tuniyev B. S., 2008] в южных регионах России. В подобных зонах интерградации может быть найдено множество типичных представителей определенных подвидов, однако, учитывая продолжительность генетического обмена между популяциями, для более точной диагностики данных форм должно оказаться необходимым использование методов гибридологического и молекулярно-генетического анализа.

Определенные коррективы в классическую схему подвидовой дифференцировки прыткой ящерицы вносят результаты анализа нуклеотидных последовательностей митохондриального гена цитохрома *b*, полученные С. А. Калябиной-Хауф, Н. Б. Ананьевой [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. В частности, подвидовой ранг *L. a. grusinica* и *L. a. brevicaudata* не подтверждается, поскольку генетические различия между представителями данных форм и восточным подвидом *L. a. exigua* не выходят за рамки межпопуляционного уровня. Представители группы *L. a. iorensis*, по мнению авторов, являются вариантом подвида *L. a. boemica* либо *L. a. exigua*, хотя в силу малой изученности это может быть реликтовая позднеплиоценовая форма. В то же время,

подтверждаются подвидовой ранг и области распространения *L. a. bosnica*, *L. a. chersonensis* и *L. a. exigua*. Также, согласно молекулярным данным, западная и центральноевропейская группы (*L. a. agilis* и *L. a. argus*) являются самостоятельными подвидами, но при этом их ареалы не согласуются с «морфологической» схемой. Наконец, отмечается целесообразность выделения подвидового статуса для группы *garzoni* из изолированной популяции Пиренейского полуострова, а также в отношении групп, обитающих в Закарпатье и южных Карпатах, изолированно в Греции, а также на юго-востоке Крымского полуострова. Стоит отметить, что крымская форма прыткой ящерицы ранее описана в ранге самостоятельного подвида *L. a. tauridica* [Suchow, 1926] среди сопредельных групп по ряду внешних признаков: большее число бедренных пор, специфика задненосовой формулы и некоторые другие. Кроме того, дифференциация подвидов *L. a. agilis*, *L. a. argus* и *L. a. garzoni*, согласно молекулярным данным [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004], произошла относительно недавно, и эти подвиды можно считать самыми молодыми. Возможно, в силу данных причин формы *L. a. argus* и *L. a. garzoni* в монографическом описании прыткой ящерицы [Даревский и др., 1976] не выделяются в ранг подвидов по морфологическим признакам, а включаются в западный подвид *L. a. agilis*.

Таким образом, за время изучения дифференциации и подвидовой структуры прыткой ящерицы классическими и молекулярными методами получено достаточно много данных, позволяющих обосновать валидность определенных форм, выделяемых в ранг самостоятельных подвидов. При этом разные методы диагностики должны дополнять друг друга и использоваться совместно для более полного определения статуса внутривидовых групп.

1.2.2 Популяционная структура

При рассмотрении представлений о популяционной структуре *L. agilis* как политипического вида целесообразно оперировать принципом разнокачественности и территориальной структурированности видового населения [Наумов, 1963, 1967].

Описание структуры вида предполагает выделение разных уровней иерархии внутривидовых групп, а также решение вопросов их границ и количественных характеристик. Совокупность подвидов – крупных пространственных группировок прыткой ящерицы, имеющих устойчивую морфологическую специфику и населяющих большие части видовой ареала – рассмотрена выше.

В ходе адаптации индивидуумов к конкретным условиям среды в какой-либо части подвидового ареала формируются географические популяции [Наумов, 1963]. В пределах географической популяции наблюдается общность морфобиологического типа ее представителей [Шилов, 1985] за счет постоянного обитания в одной части ареала и определенной степени изолированности от других подобных группировок [Шилов, 1998]. За десятки лет изучения для прыткой ящерицы разработан набор характерных признаков-маркеров состава географических популяций, включающий признаки фolidоза и несколько дискретных форм окраски [Баранов, 1973, 1977, 1978 ; Розанов, Баранов, 1979 ; Стрельцов, 1978 ; Турутина, Подмарев, 1978]. В ряде работ особенности фolidоза выступают в качестве показателей генотипического состава популяций [Soule, 1967, 1972 ; Soule, Yang, 1973]. Наследование данных признаков показано в работах по генетике прыткой ящерицы и близких видов [Drzewicki, 1926 ; Evolutionary genetics of insular Adriatic lizards, 1975], что послужило достаточным основанием для широкого использования этих маркеров. Обзор литературных данных по исследованиям *L. agilis* в данном направлении позволяет выделить основные методы и показатели для описания популяционной структуры в определенных частях видовой ареала. Более того, данные показатели использованы в качестве ключевых для обработки и обобщения некоторых результатов в рамках настоящего исследования.

На уровне географической популяции, помимо морфобиологического единства индивидуумов, выделяют общность жизненного ритма [Шилов, 1998], что определяет характер динамики численности, по которому разные географические популяции могут быть дифференцированы. Также различия между ними часто проявляются на эколого-физиологическом уровне, в частности,

по показателям плодовитости [Галицын, Вершинин, 2018] и направлениям адаптивных морфофизиологических реакций.

Как отмечено ранее, при описании популяционной структуры *L. agilis* первоочередной интерес представляет пространственное распределение популяций, что позволяет выделить внутривидовые группировки разного размера и иерархического ранга [Шварц, 1967 ; Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в]. В монографическом описании вида для разных местообитаний и природных зон получено достаточно много данных по хорологическому распределению и величине популяций [Тертышников, 1976]. Отмечается диффузное или мозаичное распределение мелких групп прыткой ящерицы в пределах популяций. Численность этих групп варьируется от 4–6 особей до нескольких десятков и сотен. Неравномерность пространственного распределения прыткой ящерицы в пределах популяций или подходящих станций связывают с комплексом причин. Для подробного анализа закономерностей территориального распределения целесообразно использовать методы ландшафтной экологии [Виноградов, 1998 ; Taylor, Fahrig, With, 2006 ; Wu, 2009]. Даже на сплошной обширной части ареала среда обитания рептилий по определению неоднородна и представляет собой систему дискретных станций, в той или иной степени изолированных друг от друга [Wu, Loucks, 1995 ; Галицын, 2013]. Неоднородность среды в пределах населенных мест обитания считается ключевым фактором формирования экологических популяций – небольших территориальных группировок, обладающих свойством целостности и устойчивости за счет воспроизводства следующих поколений [Наумов, 1967]. В пределах экологической популяции можно выделить еще более мелкие совокупности – функциональные составные части. Их называют субпопуляциями [Шварц, 1967], элементарными популяциями [Наумов, 1963]. Поэтому при рассмотрении в более мелком масштабе проявляются объединения вышеуказанных мелких групп (элементарных популяций) рептилий в более крупные. Более того, здесь обнаруживаются разные показатели удельной плотности на разных участках территорий, занимаемых данными группами. При дальнейшем уменьшении масштаба проявляются еще более крупные группировки

с высокой удельной плотностью населения (экологические популяции). Обычно они проецируются на территории предпочитаемых местообитаний, нередко населенных географическими популяциями большой численности [Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в]. Так выявляется сплошной характер ареала прыткой ящерицы на уровне подвидов и вида. Напротив, при картировании хорологического распределения в крупном масштабе проявляется наличие и важность фрагментации местообитаний [Хабибуллин, 2011]. Длительность существования отдельных группировок, помимо прочего, зависит от их размера и уровня. Так, элементарные популяции, численностью в несколько единиц или десятков рептилий способны сохранять целостность лишь непродолжительное время, как правило, не превышающее одного сезона. Поскольку элементарные популяции не обеспечивают устойчивой репродукции на уровне надорганизменных систем, по истечении этого времени границы между ними практически исчезают и к следующему периоду активности рептилий образуются новые элементарные популяции. Более крупные объединения – экологические и географические популяции – обладают гораздо большей устойчивостью во времени и пространстве [Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в], поскольку обладают свойством целостности системы [Шилов, 1998].

Кроме того, длительность сохранения генетической индивидуальности внутривидовых групп прыткой ящерицы определяется степенью обмена генами между ними. Для косвенной оценки этого процесса в природных популяциях используют определение расстояния, которое индивидуум преодолевает за период своей активности. Данный показатель называется радиусом индивидуальной активности и может быть крайне переменчивым: выделяют минимальные, максимальные и средние радиусы наряду с суточными, сезонными и многолетними [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973 ; Розанов, Яблоков, Подмарев, 1977]. При определении типа пространственного распределения и величины популяционного ареала наибольший интерес представляет радиус репродуктивной активности: расстояние между местом рождения и местом размножения для 95 % особей одного поколения [Тимофеев-Ресовский, Яблоков,

Глотов, 1973]. Совокупность данных о динамике численности популяций, хорологическом распределении животных и средних радиусах репродуктивной активности позволяет делать обобщения о степени генетических потоков между группами и, как следствие, продолжительности существования самих групп [Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в]. Большинство имеющихся данных указывают на небольшие радиусы репродуктивной активности. Преимущественная встречаемость особей от места выхода из яиц до встречи в половозрелом состоянии соответствует расстоянию от 6 до 30 м [Прыткая ящерица, 1976 ; Стрельцов, 1978 ; Галицын, 2013]. При этом с течением времени географические, а в ряде случаев и экологические популяции оказываются изолированными друг от друга.

Показано, что относительно высокая степень изоляции внутривидовых групп разного размера накладывает отпечаток на фенооблик данных групп. Данные А. В. Яблокова с соавторами [Yablokov, Baranov, Rozanov, 1980] по фенетическому анализу для разных популяций прыткой ящерицы в большинстве случаев указывают на достаточную однородность по признакам окраски и фоллидоза внутри пространственно объединенных групп; таким образом, их фенетическая специфика согласуется с хорологической. В то же время, при фенетическом анализе некоторые разобщенные экологические популяции могут быть объединены между собой по сходству в частотах фенов, следовательно, границы между группами можно определять как пространственно, так и по изменению частот фенов. Особенно сложной данная картина бывает для элементарных популяций, где могут быть обнаружены редкие фены. В данном ключе хорологический и фенетический подход следует рассматривать как два дополняющих друг друга инструмента. При обобщении хорологических и фенетических данных проявляется несколько иерархических уровней для соответствующих популяций (географических, экологических, элементарных), связанные с их численностью, длительностью существования, уровнем обмена генами и пространственным распределением. Подобные уровни также ранее выделяли другие авторы [Даревский, 1946 ; Баранов, Яблоков, 1976].

Все вышесказанное позволяет отметить очевидность проявления соподчиненных уровней при описании популяционной структуры прыткой

ящерицы. Даже на ограниченной территории, сплошь населенной рептилиями, могут существовать внутривидовые группы разного ранга [Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в ; Хабибуллин, 2011 ; Галицын, 2013]. Подобные дискретные уровни необходимо учитывать как в отдельных аспектах изучения данного вопроса (например, при описании характера поселения), так и при сопоставлении данных, полученных разными методами и комплексной характеристике внутривидовых групп.

Кроме того, при анализе внутривидовой структуры особого внимания заслуживают периферические популяции. Обилие видов снижается по направлению от центральной части ареалов к периферии, но обычно тенденция бывает более сложной, чем градуальное снижение [Lawton, May, 1995 ; Gaston, 2003]. Периферические популяции часто характеризуются более низкой плотностью и приростом, чем «центральные» [Gaston, 1994]. Поэтому следует ожидать, что популяции на границе видового ареала будут особенно чувствительны к изменениям среды обитания, в особенности событиям катастрофического характера [Caughley, 1994], что сильно повышает риск исчезновения таких групп. Из-за пониженной численности и меньшего числа подходящих стадий охрана внутривидовых групп на периферии ареала представляет особую сложность.

1.3 Представления о филогеографии и микрофилогенезе вида

Вышеописанный многоплановый характер видового ареала и иерархичность внутривидовой структуры прыткой ящерицы отражает не только широкий спектр изменчивости вида, но также экологический процесс освоения территорий, высокую способность к расселению, дифференциации, формированию ареалов и специфики отдельных популяций. Показано [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973 ; Назаров, 1991 ; Городилова, 2011], что способность к историческому расселению видов, наряду с экологическими особенностями популяций определяет численность, плотность и динамику их населения, а также масштаб и характер генетико-автоматических процессов. Для более подробного рассмотрения данного вопроса

стоит обратиться к современным филогеографическим представлениям о возникновении и истории ареала прыткой ящерицы, ее подвидов и популяций.

Филогеография есть сфера биогеографических исследований, которая изучает принципы и процессы, управляющие географическим распространением определенных филетических линий [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. Распространение тех или иных групп является результатом совокупного действия историко-геологических, палеогеографических и эволюционных процессов.

В сфере биогеографических исследований ряда авторов [Симпсон, 1983 ; Willey, 1988 ; Place, Abramson, 2004] приведены исторические реконструкции формирования ареалов разных групп животных и растений под действием историко-геологических и палеогеографических факторов. Современные научные изыскания в данном направлении не обходятся без методов исторической географии, климатологии, палеонтологии, филогенетики, популяционной генетики и некоторых других сфер. В целом, филогенетические и биогеографические реконструкции представляют собой системы предположений об исторической дифференциации таксонов разного ранга в пространстве и времени. На основе данных гипотез развиваются представления о причинах и факторах современного распространения групп, описываются истории формирования их ареалов и расселения. Сочетание методов исторической биогеографии и филогенетики позволяет создавать так называемые кладограммы ареалов, наподобие кладистических схем филогенетических отношений между группами. Ранее данные схемы применялись для иллюстрации дифференцировки таксонов видового и более высокого ранга. В настоящее время с привлечением молекулярно-генетических и онтогенетических данных [Калябина-Хауф, Ананьева 2004] стало возможным построение подобных схем и формирование соответствующих предположений также на подвидовом и популяционном уровне [Avice, 2000]. Подобные исследования успешно апробированы на некоторых видах ящериц, в частности, комплекса зеленых ящериц *Lacerta viridis bilineata* [Joger, Amann, Veith, 2001], мадейской ящерицы *Lacerta dugesii* [Brehm, 2003], иберийской ящерицы *Lacerta schreberi* [Godinho, Ferrand, Crespo, 2001], сцинков рода *Chalcides*, а также для ужеобразных змей [Guicking, Joger, Wink, 2003].

Основу представлений о филогеографии такого широкоареального вида, как прыткая ящерица, целесообразно рассматривать сквозь призму накопленных сведений о динамике климата исторических эпох, в которых существовал вид, а также о формировании климатогеографических особенностей Палеарктики.

Согласно современным представлениям, обособление *L. agilis* как самостоятельного вида произошло в нижнем плиоцене, около 10 млн. лет назад, на территории Кавказского перешейка. Вероятно, формирование прыткой ящерицы как вида вызвано процессом регрессии лесов на территориях от Монголии до Центральной Европы и сменой соответствующих ландшафтов на лесостепные и степные [Даревский и др., 1976 ; Калябина-Хауф, 2003]. Молекулярно-генетические данные также показали, что обособление вида происходило в плиоцене, в то время как основная дифференцировка внутривидовых групп – в плейстоцене [Zink, Sloviski, 1995 ; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. Одну из ключевых ролей в данных процессах должна играть динамика климата. Основное проявление влияния климатических изменений заключается в исчезновении подходящих местообитаний. Эффекты оледенений отражались в миграциях и динамике ареалов, в частности, исчезновении северных популяций при понижении температуры, и, напротив, расселении животных из южных рефугиумов на север при наступлении межледниковья. При этом не последнюю роль в динамике ареала играют географические препятствия для расселения популяций в определенных направлениях. Так, на территории Западной Европы находится достаточно много таких барьеров: море и горные хребты. В восточной части ареала такие препятствия гораздо менее выражены, однако на данных территориях климат более континентальный и в период оледенений несовместим с выживанием. В период межледникового потепления при успешном расселении животных с юга на север и освоении подходящих местообитаний может происходить обогащение генетического разнообразия популяций за счет колонизации ландшафтов из нескольких рефугиумов. При этом расселение в каждом отрезке времени может иметь индивидуальный характер, который определяется климатогеографической картиной и действием внешних факторов, присущих данной эпохе [Hewitt, 1996 ; Taberlet et al., 1998]. Таким образом, наличие рефугиумов разного размера

считается важным фактором для существования разнородных внутривидовых линий, как в периоды оледенения, так и в межледниковье.

На основе определения скорости эволюционных изменений в митохондриальной ДНК можно определить стадии видовой дифференцировки и расселения прыткой ящерицы [Калябина-Хауф, 2003]. Архаичным и наиболее близким к предковой форме считается подвид *L. a. boemica*. Генетические расстояния между данной формой и более молодыми позволяют считать, что подвидовая дифференциация началась уже в верхнем плиоцене. Прыткая ящерица в данный период разделяется на две генетические группы: реликтовую *boemica* и предковую форму для остальных линий. Далее, в верхнем плиоцене, при расселении вида происходит расхождение линии *bosnica* и популяций восточной и западной групп. Кроме того, в верхнем плиоцене рептилии могли расселяться с юга в западном и восточном направлениях, на территории современного ареала, благодаря соединению Кавказского перешейка с Русской платформой [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. Таким образом, на границе плиоцена и плейстоцена прыткая ящерица уже существовала в виде четырех внутривидовых форм: *boemica*, *bosnica*, западной и восточной групп. Далее, понижение температуры могло привести к разрыву образовавшегося ареала. При этом предковая группа *bosnica* могла использовать рефугиум на территории Балканского полуострова, а популяции более молодых групп мигрировали в направлении Кавказа. Согласно представлениям А. В. Яблокова с соавторами [Yablokov, Baranov, Rozanov, 1980], в нижнем плейстоцене с отступлением ледника прыткая ящерица могла расселяться из основного кавказского рефугиума вдоль южного побережья Каспийского и Черного моря на запад в направлении Балканского полуострова, а также по Иранскому нагорью в восточном направлении до Средней Азии [Баранов, 1982]. Кроме того, заселение современной Греции могло происходить за счет западной группы линий с севера.

Вскоре, в нижнем плейстоцене произошло обособление южного подвида *L. a. chersonensis* от остальной западной группы линий. Южный подвид является носителем внешних признаков, характерных как для западной, так и для

восточной группы [Даревский и др., 1976], что может быть связано с частичным генетическим обменом между *L. a. chersonensis* и представителями восточной группы на ранних стадиях отделения этой линии [Калябина-Хауф, 2003].

В среднем плейстоцене прыткая ящерица могла расселяться в северном направлении в Западную Европу и на территорию Закарпатской Украины. Кроме того, из основного кавказского рефугиума ящерицы заселили территорию Крыма, а также образовали восточную группу *exigua* [Yablokov, Baranov, Rozanov, 1980]. При наступлении нового оледенения часть популяций не выживала, а другая часть данной группы могла вновь использовать кавказский рефугиум.

На верхний плейстоцен приходится более позднее расхождение западной группы популяций с образованием западной линии *agilis*, центральноевропейской *argus* и изолированной *garzoni*. Данное расселение, вероятно, происходило в северном и северо-западном направлении с территории Балканского рефугиума. Если рассматривать территорию Западной Европы в качестве единого ареала, где формировался номинативный подвид *L. a. agilis*, то заселение этой территории произошло еще в нижнем плейстоцене [Яблоков, Баранов, Розанов, 1981б]. При этом расселение животных на север Европы произошло в верхнем плейстоцене с дифференцировкой на наиболее молодые разнородные линии [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. Что касается восточного подвида *L. a. exigua*, то данные популяции, несмотря на экологическую разнородность, во многом генетически близки [Калябина-Хауф, 2003], что может свидетельствовать о недавнем расселении животных на большую часть современного ареала в Евразии – не ранее верхнего плейстоцена.

Краткий обзор представлений о филогеографии прыткой ящерицы указывает на разнородность внутривидовых совокупностей в пространстве и во времени. Причину данного феномена следует искать в истории расселения рептилий и генетическом обмене при использовании единичных рефугиумов представителями нескольких линий разного геологического возраста.

Анализ приведенных литературных данных о филогеографии и современной области распространения прыткой ящерицы позволяет отметить, что

на протяжении геологической истории вида на динамику его ареала и способность к расселению оказывают влияние разнородные по происхождению, но сходные по эффектам факторы. В течение нескольких сотен тысяч лет одну из определяющих ролей в структуре ареала играли трансгрессии и регрессии ледника, в которых отражался характер смены ландшафтов и расселения *L. agilis* на север. В настоящее время существование северных популяций рептилий становится все более зависимым от антропогенных модификаций, которые также находят отражение в изменениях локальных климатических особенностей, сукцессий фитоценозов в стациях, подходящих для обитания прыткой ящерицы. Правда, эти изменения происходят в совсем других временных рамках.

Изучение накопленного материала показывает, что в настоящее время достаточно обстоятельно исследованы биологические особенности *L. agilis* Западной Европы, Европейской части России и стран бывшего СССР на онтогенетическом, популяционном, а в последнее время также на молекулярно-генетическом уровне. Кроме того, накоплен большой объем данных по экологии питания и описанию роли прыткой ящерицы в коренных биоценозах лесостепной и степной зоны. Однако изыскания, направленные на изучение прыткой ящерицы азиатской части России стали появляться совсем недавно. Что касается Уральской горной страны и Среднего Урала в частности, то в литературе подобные сведения практически не отражены. В основном встречаются данные о находках и общие характеристики местообитаний прыткой ящерицы в коренных и трансформированных ландшафтах Урала, включенные в труды по герпетофауне региона. Кроме того, недостаточно изучены репродуктивный, трофический и другие аспекты экологии этого вида в северной части ареала. Также требует изучения вопрос длительного существования и долгосрочных перспектив охраны периферических популяций.

Таким образом, можно заключить, что изучение северных популяций прыткой ящерицы Уральской горной страны представляет определенный интерес в рамках решения научных вопросов, связанных с биотопическим распределением, особенностями морфологии, экологии и природоохранным статусом этого вида в контексте специфики данного региона.

2 Краткая характеристика района исследований

2.1 Географическое положение и орография

Районы проведения исследований находятся на территории Уральской горной страны [Уральская горная страна..., 1993] – в западных и восточных предгорьях, на юге Свердловской области (рисунок 1.1). Согласно схеме природного районирования Уральской физико-географической страны [Чикишев, 1963], эти территории относятся к Средне-Уральской предгорно-низкогорной южно-таежной области с горными лесами и изолированными анклавами предгорной лесостепи. Комплексный анализ ландшафтной структуры Уральской горной страны, основанный на особенностях рельефа, широтной зональности и высотной поясности, позволяет выделить Северную и Южную Среднепредуральские холмисто-увалистые подобласти в данном географическом районе [Чибилев А. А., Чибилев Ант. А., 2012], где располагается крупное тектоническое понижение высот. Северная подобласть представлена ландшафтами подзоны южной тайги. Для большей части Южной подобласти характерны лесостепные ландшафты.

Преобладающий рельеф описываемых территорий представлен типичными ландшафтами холмисто-увалистых предгорий с пологими склонами и сглаженными вершинами. Холмы, кряжи и увалы часто разделены понижениями с наличием водоемов [Прокаев, Кузнецова, 1974]. Высота гор в южной части Среднего Урала за счет расширения Предуральского прогиба заметно ниже, чем в сопредельных областях. Для рельефа западного склона характерны отрицательные карстовые формы, образованные карбонатными осадочными породами. На восточном склоне, в зоне распространения вулканических пород, образуются скальные выходы в виде нагромождений каменных плит, часто слоистой структуры. Помимо прочих факторов, на формирование данных форм рельефа существенное влияние оказывают денудационные процессы [Вершинин, 2007].

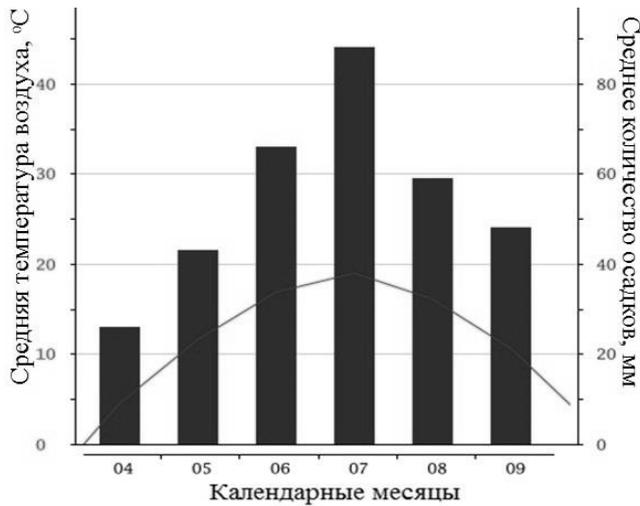
Характер географического положения, рельефа и ландшафтов данного района накладывают отпечаток на характеристики климата Среднего Урала, описанные ниже.

2.2 Климатические особенности

В целом, климат Среднего Урала можно описать как умеренно-континентальный, с теплым летним и морозным зимним периодом [Макунина, 1974]. В то же время, предгорья данного района характеризуются своей климатической спецификой, которая определяется общим характером и формами рельефа. Так, восточный склон расположен в барьерной тени Уральского хребта, поэтому, несмотря на преобладание западных ветров, приносящих осадки, климат здесь более сухой и континентальный, чем на западном склоне [Алисов, Берлин, Михель, 1954 ; Дьяченко, 1997]. Как следствие, на восточном склоне Урала и в Зауралье очень велика амплитуда колебаний среднесуточных температур [Воейков, 1948], особенно в холодный сезон. В то же время многолетние колебания температуры на Среднем Урале незначительны [Макунина, 1974]. Летний период умеренно теплый, средние температуры июля от $+17^{\circ}\text{C}$ до $+19^{\circ}\text{C}$. Длительность периода со среднемесячной температурой воздуха выше $+10^{\circ}\text{C}$ примерно равна трем летним месяцам; с отрицательной температурой – 5–6 месяцам холодного сезона. Многолетняя средняя температура января составляет – $16,2^{\circ}\text{C}$. Средняя продолжительность зимнего периода не менее 4,5 месяцев. Безморозный период составляет около 113 дней. Время образования постоянного снежного покрова на Среднем Урале варьируется от конца октября до конца ноября. Длительность залегания составляет 180–230 дней. Средняя толщина снежного покрова около 65–70 см, в лесостепных ландшафтах заметно меньше – порядка 35–40 см [Вершинин, 2007].

На рисунке 2.1 приведены климатограммы локалитетов в восточных (а–в) и западных (г) предгорьях Среднего Урала [по: Климатические данные городов..., 2019, с изменениями] и календарные периоды исследований.

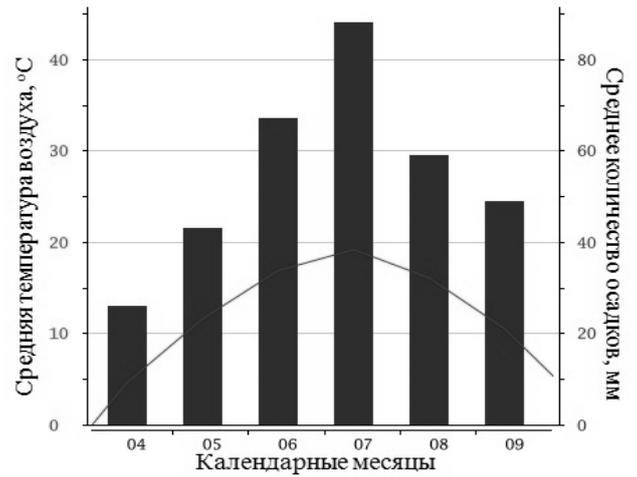
По показателям количества атмосферных осадков и коэффициента увлажнения юг Свердловской области относится к зоне достаточного увлажнения, где количество осадков преобладает над испарением влаги [Иванов, 1948].



а

г. Каменск-Уральский

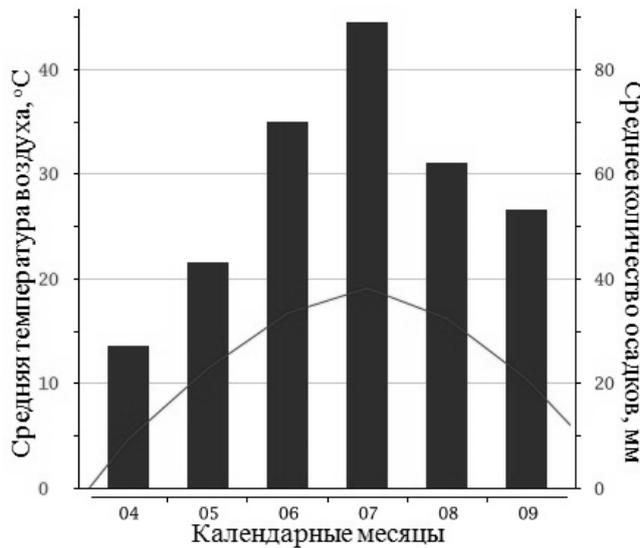
21.04.2011–21.09.2011; 04.05.2012–06.09.2012;
30.04.2013–20.09.2013; 03.05.2014–25.09.2014



б

Окрестности станции Кунавино

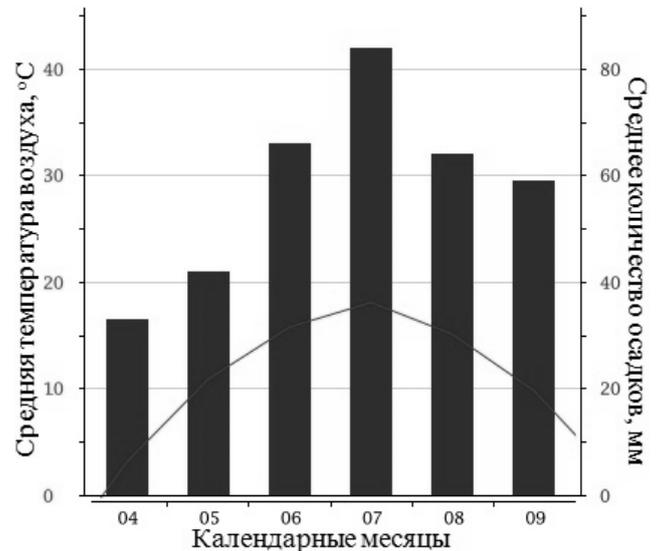
21.04.2011–19.09.2011; 24.04.2012–27.09.2012;
10.05.2013–29.09.2013; 30.04.2014–22.09.2014



в

Окрестности поселка Белоярский

02.05.2011–30.09.2011; 29.04.2012–16.09.2012;
23.04.2013–01.10.2013; 04.05.2014–18.09.2014



г

Окрестности деревни Новый Бугалыш

02.05.2011–19.09.2011; 27.04.2012–20.09.2012,
03.05.2013–14.09.2013; 28.04.2014–09.09.2014

Рисунок 2.1 – Календарные периоды наблюдений и климатограммы локалитетов в период активности прыткой ящерицы *Lacerta agilis*

Около двух третей осадков выпадает в теплый сезон, преимущественно в июле. Общее количество осадков превышает 400–500 мм в год, в то время как испарение составляет около 350–390 мм в год [Агроклиматический справочник, 1962]. Для данных показателей характерна большая межгодовая и топографическая изменчивость. Для восточного склона характерно меньшее увлажнение в сравнении

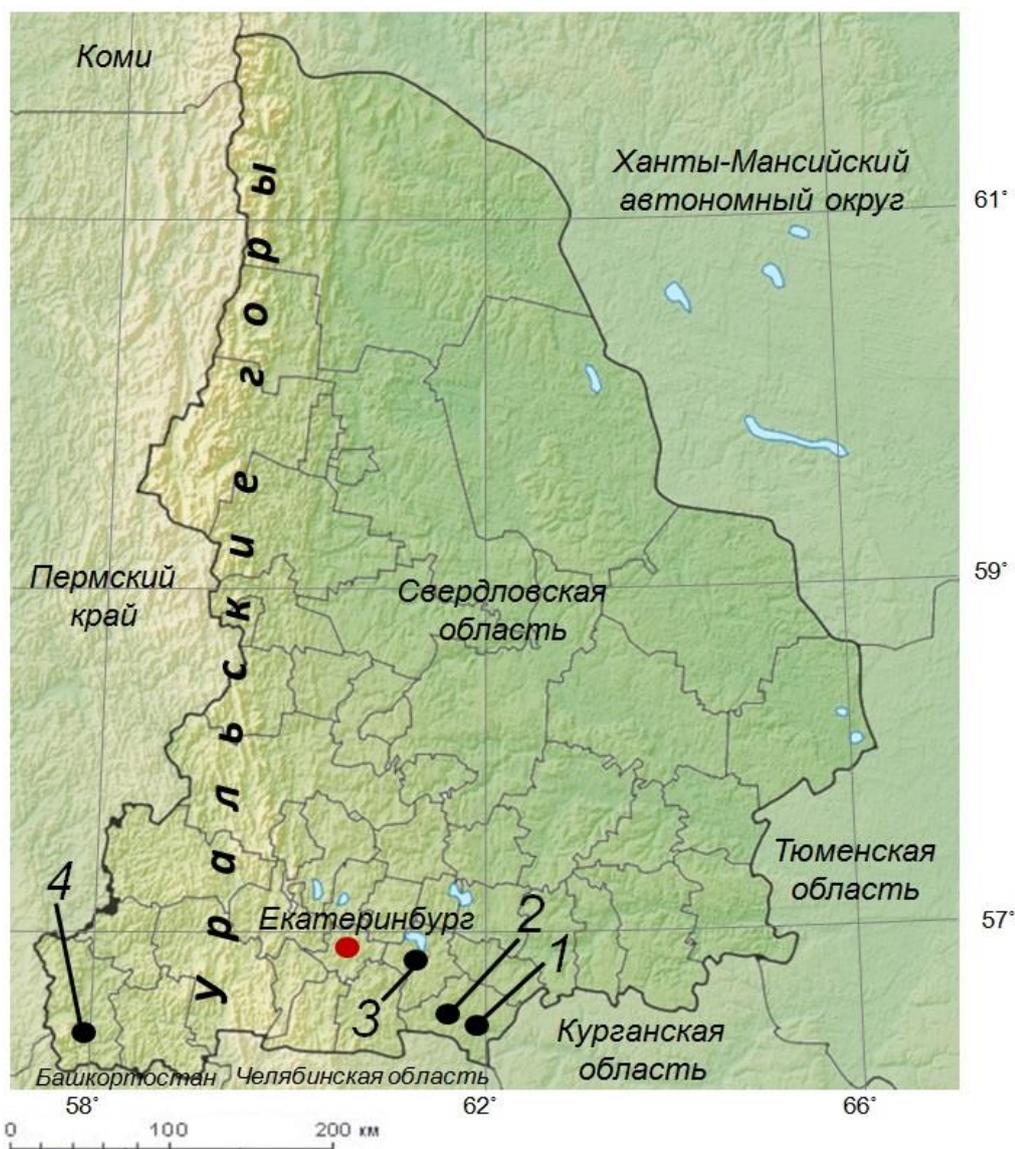
с западным, что связано с барьерной функцией Уральского горного хребта и ослаблением движения воздушных масс с запада на восток, вследствие чего количество осадков на западных склонах увеличивается, а к востоку уменьшается. Об этом свидетельствуют более высокие значения гидротермических коэффициентов на западном склоне – 1,5–1,6 мм/°С в сравнении с восточным – 1,26мм/°С [Дьяченко, 1997]. Гидротермический коэффициент служит основной характеристикой влагообеспеченности территории. Относительная влажность воздуха в разных ландшафтах варьируется в пределах от 35 до 60 % и более [Агроклиматический справочник, 1962]. По вышеописанным причинам на восточном макросклоне Урала этот показатель ниже, чем на западном.

Описывая общий климатический характер указанных районов, нельзя обойти эффекты антропогенных модификаций, которые находят отражение в образовании локальных территорий разного размера, имеющих свою микроклиматическую специфику [Вершинин, 2007 ; Галицын, 2014а]. Характерным примером подобных модификаций может служить образование малых хорошо прогреваемых территорий степного характера на восточном склоне Урала вдоль дорожных и прочих инженерных коммуникаций. В таких случаях полное или частичное преобразование ландшафтов влечет за собой изменения характера прежних местообитаний, наряду с образованием новых, часто с иным температурным режимом, что может иметь ключевое значение для обитания прыткой ящерицы как типичного лесостепного и степного вида яйцекладущих рептилий.

2.3 Локалитеты и местообитания прыткой ящерицы

В рамках исследования рассматриваемый район Уральской горной страны включает локалитеты, расположенные в пределах западных и восточных предгорий Урала на территории Свердловской области. В данном контексте понятие «локалитет» означает географическую точку на карте Свердловской области, где располагаются сообщества с многолетним обитанием прыткой ящерицы. Характеристика местообитаний рептилий традиционно проводится с

учетом природных зон, особенностей рельефа территорий, характера растительных сообществ и проявлений антропогенных модификаций, то есть посредством описания ключевых факторов, с которыми связаны условия обитания животных. Описания растительных сообществ составлены автором с использованием геоботанического метода пробных площадок [Ярошенко, 1969 ; Миркин, Наумова, Соломещ, 2000 ; Краснощеков, Пахарькова, Сорокина, 2004]. Описания локалитетов приведены ниже, их географическое положение указано на рисунке 2.2.



- 1 – остепненные склоны поймы реки Исеть в черте г. Каменска-Уральского,
 2 – окрестности железнодорожной станции Кунавино, 3 – окрестности поселка Белоярский,
 4 – Участок Красноуфимской лесостепи в окрестностях деревни Новый Бугалыш

Рисунок 2.2 – Картосхема Свердловской области
 с указанием географического положения локалитетов

Остепненные склоны поймы реки Исеть в черте г. Каменска-Уральского. Данный локалитет (рисунок 2.3) расположен на восточном макросклоне Урала, в лесостепной зоне, подзоне северной лесостепи, на границе двух административных районов г. Каменска-Уральского: Красногорского и Синарского. Относится к Каменскому ботанико-географическому округу [Определитель сосудистых растений..., 1994]. Координаты: 56° 24' с.ш., 61° 55' в.д.



Рисунок 2.3 – Местообитание прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на остепненных склонах поймы реки Исеть в черте г. Каменска-Уральского. Фото автора

Локалитет включает Байновский мост через р. Исеть с двусторонним пешеходным и транспортным движением. На расстоянии 150–400 м от Байновского моста находятся подземные боксы, многоэтажные жилые здания и хозяйственные корпуса. Характер расположения данной территории определяет ее небольшую площадь (9,2 га) и высокую степень фрагментации ландшафта.

Участки обитания прыткой ящерицы сосредоточены на остепненных берегах р. Исеть, включают коммуникации Байновского моста и участок лесопарковой зоны (опушку соснового леса). Типичный ландшафт в зоне поселения прыткой ящерицы представляет собой хорошо прогреваемые остепненные склоны с уклоном в пределах 35–56°. На склонах часто встречаются скальные выходы известняковых пород, образующие выраженные формы микрорельефа (рисунок 2.3). Растительность на остепненных склонах от опушки соснового леса до уреза воды представлена злаково-разнотравным сообществом. Среднее значение проективного покрытия 82 %. В данном фитоценозе среди верховых злаков доминируют: щучка дернистая *Deschampsia caespitosa*, овсяница луговая *Festuca pratensis*, ежа сборная *Dactylis glomerata*, кострец безостый *Bromopsis inermis*. Вблизи уреза воды часто встречается тростник южный *Fragmites australis*, на опушке лесопарковой зоны – вейник тростниковидный *Calamagrostis arundinacea*. Низовые злаки в значительной степени представлены полевицей тонкой *Agrostis tenuis*, мятликом луговым *Poa pratensis*. Среди низкого разнотравья доминируют тмин обыкновенный *Carum carvi*, манжетки *Alchemilla sp.*, клевер ползучий *Trifolium repens*, вьюнок полевой *Convolvulus arvensis*. Непосредственно вдоль транспортных коммуникаций и троп часто встречается придорожная растительность: подорожники большой и средний *Plantago major*, *P. media*, горец птичий *Polygonum aviculare*, ярутка полевая *Thlaspi arvense*. Мохово-лишайниковый компонент наиболее развит в местах скальных выходов материнских пород. Тип почв дерново-подзолистый [Фирсова, Ржанникова, 1972] с наличием степного войлока и гумусового горизонта комковатой структуры, мощностью 2–10 см. Антропогенный фактор сильно выражен, прежде всего, в загрязнении транспортными выхлопными газами и твердыми бытовыми

отходами, фрагментации ландшафта за счет наличия действующих коммуникаций, а также в большой рекреационной нагрузке.

Окрестности железнодорожной станции Кунавино. Локалитет (рисунок 2.4) находится в восточных предгорьях Урала, в лесостепной зоне, подзоне северной лесостепи, на территории Каменского района в пригороде Каменска-Уральского, в 17 км к северо-западу от центра города (в качестве центра города выбрано местоположение здания центрального почтамта). Локалитет относится к Каменскому ботанико-географическому округу [Определитель сосудистых растений..., 1994]. Координаты: 56° 27' с.ш., 61° 49' в.д.



Рисунок 2.4 – Местообитание прыткой ящерицы *Lacerta agilis* вблизи железнодорожных путей в окрестностях станции Кунавино. Фото автора

Ландшафт на данной территории представляет собой пример сельского поселения человека с немногочисленными одноэтажными зданиями и садово-огородными хозяйствами. Находки *L. agilis* отмечены на открытых пространствах, примыкающих к лесозащитным полосам и железнодорожной линии. Площадь локалитета 12,5 га. Характер рельефа территории достаточно однородный,

сглаженный, формы микрорельефа представлены малыми буграми и понижениями с высокой влажностью, местами заболоченными. Характер растительности неоднороден, представлен как древесными, так и травянистыми формами. Лесозащитные полосы представлены такими видами, как ель сибирская *Picea obovata*, сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, березы повислая и пушистая *Betula pendula*, *B. pubescens*. Нередко на границе лесозащитных полос встречается осина *Populus tremula* и ивы *Salix sp.* Фитоценоз местообитания прыткой ящерицы представлен злаково-разнотравным сообществом с общим проективным покрытием 71 %. Присутствуют верховые злаки с доминированием ежи сборной *Dactylis glomerata*, тимофеевки луговой и степной *Phleum pratense*, *P. phleoides*. Низовые злаки немногочисленны, чаще представлены полевицей гигантской *Agrostis gigantea*. Низкое разнотравье представлено большим разнообразием с преобладанием вики мышинной *Vicia cracca*, клевера лугового *Trifolium pratense*, подмаренника северного *Galium boreale*. Вдоль железнодорожной линии и вблизи скоплений твердых бытовых отходов часто встречаются клоповник мусорный *Lepidium ruderale*, лопух войлочный *Arctium tomentosum*, крапива двудомная *Urtica dioica*, горец птичий *Polygonum aviculare*. Напочвенный мохово-лишайниковый компонент развит слабо, чаще представители данных групп присутствуют на коре вышеупомянутых древесных видов. Почвы дерново-подзолистые, подстилочный горизонт распределен неравномерно, достигая наибольшего развития в лесополосах. Антропогенный фактор главным образом выражается в присутствии действующих железнодорожных путей.

Окрестности поселка Белоярский. Локалитет (рисунок 2.5) расположен в восточных предгорьях Урала в таежной зоне, подзоне южной тайги на территории Белоярского района Свердловской области в 50 км к востоку от г. Екатеринбурга. Локалитет находится на территории Белоярского ботанико-географического округа [Определитель сосудистых растений..., 1994]. Координаты: 56° 45' с.ш., 61° 23' в.д. Локалитет площадью 17,6 га включает участок поймы в нижнем течении р. Пышма. Рельеф территории неоднородный, с малыми понижениями в долине реки, а также буграми и впадинами техногенного происхождения.



Рисунок 2.5 – Местообитание прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в пойме реки Пышма в окрестностях поселка Белоярский Свердловской области. Фото автора

Находки прыткой ящерицы отмечены на пойменных лугах и опушках древесно-кустарниковых защитных полос. Луговые ценозы с общим проективным покрытием 74 % в пойме р. Пышма представлены разнотравными сообществами с доминированием овсяницы луговой *Festuca pratensis*, клевера среднего и ползучего *Trifolium medium*, *T. repens*, донника белого *Melilotus albus*, мать-и-мачехи обыкновенной *Tussilago farfara*. Защитные полосы вдоль магистрали представлены древесно-кустарниковой растительностью: тополем бальзамическим *Populus balsamifera*, сосной обыкновенной *Pinus sylvestris*, черемухой обыкновенной *Radus racemosa*, рябиной обыкновенной *Sorbus aucuparia*, а также ивами *Salix sp.*, березой повислой *Betula pendula* и осинкой *Populus tremula*. В непосредственной близости от дорожного покрытия чаще всего присутствуют типичные представители рудеральной и придорожной растительности: полынь обыкновенная и горькая *Artemisia vulgaris*, *A. absinthium*, подорожник средний *Plantago media*, лопух войлочный *Arctium tomentosum*, клоповник мусорный *Lepidium ruderale*. Мохово-лишайниковый компонент распределен неравномерно, в большей степени он развит у основания стволов древесных растений и на поверхностях деревянных объектов техногенного происхождения. Почвы [Фирсова, Ржанникова, 1972] дерново-подзолистые, чаще с развитым подстильно-войлочным горизонтом. Антропогенный фактор выражен в форме преобразования ландшафта, связанного с ведением частного сельского хозяйства, а также с ремонтом и разветвлением сетей инженерных коммуникаций.

Участок Красноуфимской лесостепи в окрестностях деревни Новый Бугалыш. Локалитет (рисунок 2.6) расположен на территории западных предгорий Урала, в лесостепной зоне, подзоне северной лесостепи, в юго-западной части Свердловской области в 37 км к югу от г. Красноуфимска и в 175 км к юго-западу от г. Екатеринбурга. Относится к Красноуфимскому ботанико-географическому округу [Определитель сосудистых растений..., 1994]. Координаты: 56° 18' с.ш., 57° 56' в.д. Площадь локалитета 23,1 га. Рельеф имеет положительные и отрицательные микроформы, образуя гряды, овраги и впадины. Прыткая ящерица отмечена на открытых местах, чередующихся с зарослями низких кустарников, часть рептилий найдено в непосредственной близости от автотрассы Р 350.



Рисунок 2.6 – Местообитание прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в окрестностях деревни Новый Бугалыш Красноуфимской лесостепи. Фото Р. Ш. Хусаинова [Путешествие в Красноуфимский район, 2013]

Общий облик данного локалитета формируют типичные лесостепные сообщества и агроландшафты. Древесных видов немного, чаще они присутствуют в виде подроста вдоль дорог, реже встречаются одиночно или группами. Это береза повислая *Betula pendula*, осина *Populus tremula*, черемуха обыкновенная *Radus racemosa*, сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*. Среднее проективное покрытие составляет 83 %. Травянистый компонент лесостепного ландшафта либо отличается большим разнообразием видов, из которых сложно выделить явные доминанты, либо характеризуется преобладанием одного-двух видов на территории сельскохозяйственных угодий.

Типичные фитоценозы данного локалитета в местах обитания рептилий представлены разнотравьем, чередующимся с мелкими кустарниками: дрок красильный *Genista tinctoria*, раkitник русский *Chamaecytisus ruthenicus*. Травянистый покров в основной массе представлен некрупными видами злаков: полевица тонкая *Agrostis tenuis*, лисохвост луговой *Alopecurus pratensis*, овсяница красная *Festuca rubra*, а также представителями бобовых и сложноцветных:

люцерна посевная *Medicago sativa*, клевер средний *Trifolium medium*, чина луговая *Lathyrus pratensis*, бодяк полевой и разнолистный *Cirsium arvensis*, *C. heterophyllum*, василек шершавый *Centaurea scabiosa*, мелколепестник едкий *Erigeron acris*. Последний часто присутствует в качестве доминирующего компонента придорожной растительности. Мохово-лишайниковый компонент наиболее развит на коре древесных видов и на небольших участках обнаженной почвы, часто с наличием малых групп камней. Почвы [Матвеева, 2012] под степной растительностью на территории Красноуфимской лесостепи дерново-карбонатные с относительно высоким содержанием гумуса, в составе которого преобладают гуминовые кислоты. Антропогенный фактор выражается в сельскохозяйственном использовании ландшафта с увеличением площади пастбищ, созданием полезащитных насаждений.

Таким образом, местообитания прыткой ящерицы в северной части ареала на Урале характеризуются достаточным сходством по характеру растительных сообществ. В то же время данным территориям свойственна разная степень и характер выражения антропогенных факторов (от присутствия интенсивного транспортного потока до наличия агроландшафтов), определяющих некоторые особенности станций.

3 Объект, материал и методы исследования

Объектом настоящего исследования служит восточный подвид прыткой ящерицы (рисунок 3.1).



Рисунок 3.1 – Взрослый самец прыткой ящерицы *Lacerta agilis*. Фото В. А. Коровина [Вершинин, 2007]

Систематическое положение (Camp, 1923):

Класс Reptilia Linnaeus, 1758

Подкласс Diapsida Osborn, 1903

Инфракласс Lepidosauromorpha Benton, 1983

Надотряд Lepidosauria Haeckel, 1866

Отряд Squamata Oppel, 1811

Подотряд Sauria (Lacertilia) Linnaeus, 1758

Инфраотряд Scincomorpha Camp, 1923

Надсемейство Lacertoidea Camp, 1923

Семейство Lacertidae Bonaparte, 1831

Род *Lacerta* Linnaeus, 1758

Вид *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758

Подвид *Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831

Для данного подвида характерна самая широкая область распространения, в то же время типовой территорией является Уральская горная страна.

3.1 Материал и методы

Выполнен анализ данных, полученных в ходе проведения полевых и камеральных работ. Полевой материал собран в западных и восточных предгорьях Среднего Урала на территории вышеописанных локалитетов на протяжении четырех сезонов 2011–2014 гг. Помимо непосредственных полевых сборов и наблюдений, в исследование включены данные по *L. agilis* из коллекций зоомузея Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН.

При сборе полевого материала фиксировали дату и место поимки рептилий. Половую принадлежность *L. agilis* диагностировали по совокупности внешних признаков: форме анального щитка, утолщениям в основании хвоста, соответствующим наличию копулятивного аппарата самцов, размерам бедренных пор и особенностям прижизненной расцветки тела.

При составлении морфометрической характеристики половозрелых особей прыткой ящерицы использовали следующий комплекс экстерьерных признаков [Терентьев, Чернов, 1949 ; Даревский и др., 1976 ; Банников, Даревский, Ищенко, 1977]:

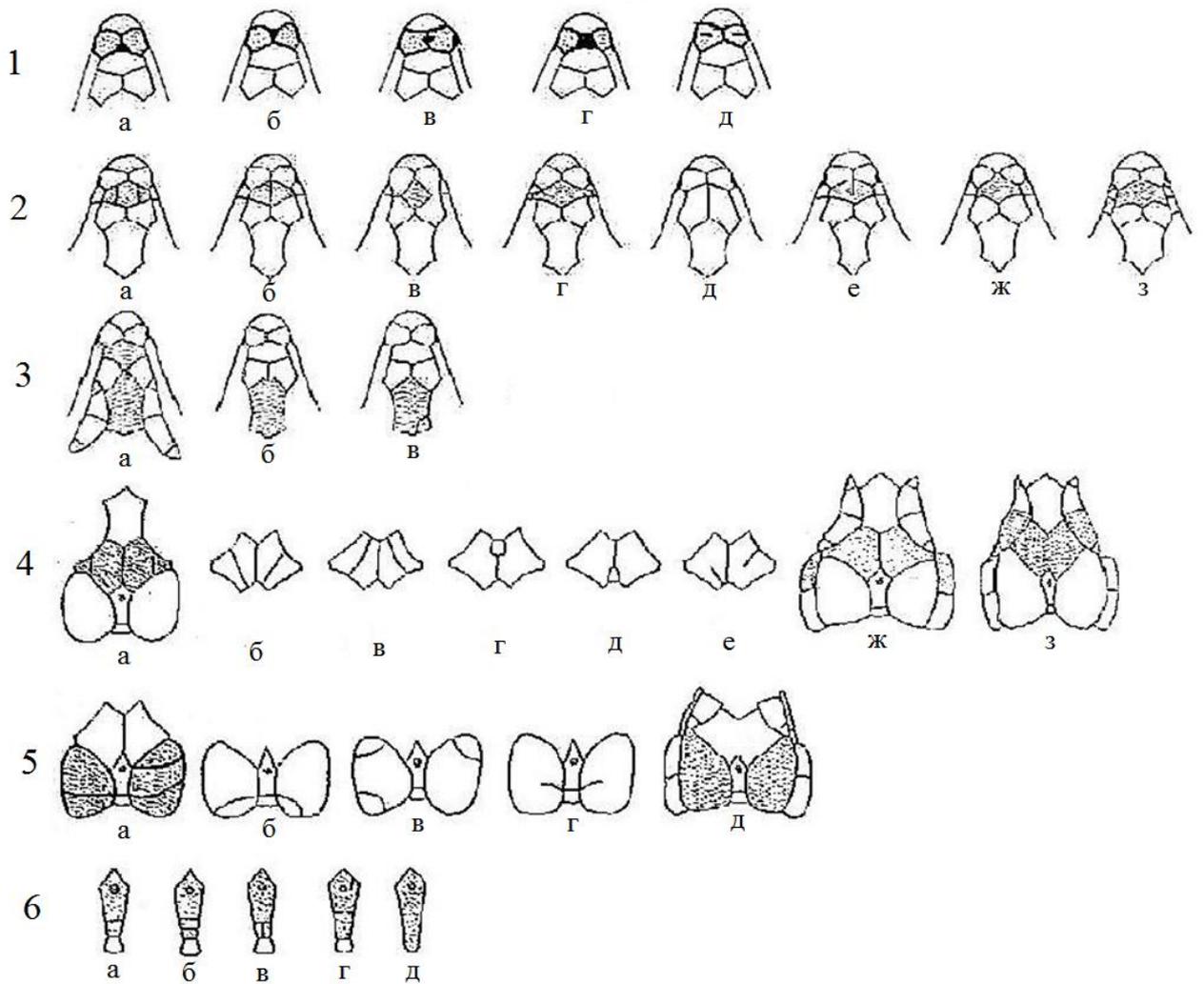
1. Длина тела *L.* до переднего края клоакальной щели, мм;
2. Длина хвоста *L.cd.*, мм;
3. Длина головы *L.cap.*, мм;
4. Длина и ширина анального щитка *L.a.*, *Lt.a.*, мм;

Все измерения проведены при помощи электронного штангенциркуля ШЦЦ-1-125 (Россия) с точностью до 0,1 мм. По данным показателям рассчитывали три индекса: отношение длины тела к длине неповрежденного хвоста $L./L.cd.$, относительную длину головы $L.cap./L.$ а также анальный индекс $Lt.a./L.a.$

Для описания особенностей фolidоза прыткой ящерицы учитывали следующие меристические признаки:

1. Число горловых чешуй *G.* по средней линии от нижнечелюстных щитков до середины воротника;
2. Число спинных чешуй *Sq.* в поперечном ряду вокруг середины тела;
3. Число поперечных рядов брюшных щитков *Ventr.*;
4. Число бедренных пор *P.f.* на задней конечности;
5. Характер задненосовой формулы (соотношение задненосовых и скуловых щитков $Na/Lor.$);

6. Характер щиткования пилеуса. Для его описания учитывали вариации межносковых (*internasale*) и лобноносковых (*praefrontale*) щитков, форму и составные части лобных (*frontale*), лобнотеменных (*frontoparietale*), теменных (*parietale*), межтеменных (*interparietale*) и затылочных (*occipitale*) щитков в соответствии с приведенной на рисунке 3.2 схемой [по: Ройтберг, 1991, с изменениями].



1 – *internasale*, 2 – *praefrontale*, 3 – *frontale*, 4 – *frontoparietale*, 5 – *parietale*,
 б – *interparietale* и *occipitale*. Варианты обозначены буквами.

Рисунок 3.2 – Варианты щиткования pileуса прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в западных и восточных предгорьях Среднего Урала с выделением щитков

При описании совокупности экстерьерных признаков также учитывали характер прижизненной расцветки половозрелых животных в соответствии с методологическими подходами к выделению разных вариантов окраски и рисунка [Бондарцев, 1954 ; Баранов, 1973, 1982; 1984, 1988 ; Даревский и др., 1976 ; Котенко, Свириденко, 2010].

С целью изучения морфофизиологических особенностей прыткой ящерицы, населяющей местообитания с разным проявлением антропогенного фактора рассчитывали морфофизиологические индексы сердца и печени [Шварц,

Смирнов, Добринский, 1968]. Определяли массу тела *L. agilis* из разных локалитетов при помощи электронных весов ВЛЭ-223С (Россия) с точностью до 0,001 г, затем проводили вскрытие с изъятием данных органов и определение их массы. Индексы органов рассчитывали по формуле: $I = \frac{a}{b} \times 1000$ (‰), где a и b – масса органа и общая масса тела, соответственно. Кроме того, определяли индекс общей упитанности животных по соотношению массы и общей длины тела, согласно формуле: $I = \frac{m}{L}$, где m – масса тела прыткой ящерицы, г; и L – длина тела с неповрежденным хвостом, мм. Расчеты данных показателей проводили для самцов и самок отдельно.

Для определения численности, средней и экологической плотности популяций, а также типа пространственного распределения прыткой ящерицы в пределах указанных локалитетов применяли способы учета на линейных трансектах по общепринятым методикам [Баранов, Яблоков, 1976 ; Шляхтин, Голикова, 1986 ; Даревский, 1987 ; Щербак, 1989]. Для учета численности прыткой ящерицы использовали маршрутный метод [Даревский и др., 1976], при котором регистрировали количество встречаемых животных на данном маршруте. Учетные линии представляют собой ленточные трансекты средней ширины 2 м. Средняя длина линий составляла 3,2 км. Суммарная протяженность маршрутных линий в четырех локалитетах составила 332,8 км. Для оценки размеров популяций прыткой ящерицы применяли мечение [Замалетдинов, Хайрутдинов, 2006] и повторный отлов животных всех возрастных групп [Bailey, 1952 ; Lincoln, 1971 ; Коли, 1979]. Также этот метод использовали для определения размеров участков обитания, анализа перемещений индивидуумов и последующего определения радиусов их репродуктивной активности [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973 ; Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в]. При оценке величины популяций применяли модифицированную формулу Линкольна-Петерсена [Bailey, 1951 ; Lincoln, 1971 ; Poole, 1974 ; Begon, 1979 ; Коли, 1979], в которой используются данные, полученные в результате мечения и взятия повторных выборок:
$$N = \frac{M(n+1)}{m+1}$$
, где M – число первично меченых животных, n – общее число

животных в повторной выборке, m – число первично меченых животных в повторной выборке. Зная количество маршрутных линий, определяли абсолютную численность животных на территории локалитета. Полученные результаты дают возможность оценить и сравнить среднюю плотность населения *L. agilis* в пределах изучаемых местообитаний: $D = \frac{\sum x_i}{n}$, где x_i – число особей на территории i -ой учетной линии, n – число учетных линий [Одум, 1986]. Полученные средние показатели массы тела *L. agilis* позволили определить биомассу данного вида в пределах локалитетов [Коли, 1979], согласно формуле: $M = \bar{m} \times D$, где M – величина биомассы, \bar{m} – средний показатель массы тела прыткой ящерицы, D – средняя плотность популяции. Тип пространственного распределения рептилий в локалитетах определяли по отношению дисперсии индивидуумов (σ^2) к среднему расстоянию (\bar{m}) между ними [Шилов, 1998]. Для представления результатов о пространственном распределении особей в пределах станций, а также при описании размеров индивидуальных участков и особенностей локалитетов применяли основу картографических онлайн-приложений Google Maps и Google Earth [Google Карты, 2015].

Регистрация представителей разных полов и возрастных групп позволяет определить соотношение самцов и самок, выделить несколько размерных когорт [Hazen, 1913 ; Harding, 1949] и оценить степень этого разнообразия в популяциях [Коли, 1979]. При описании размерной структуры популяций использовали абсолютный и относительный показатели увеличения длины тела рептилий [Мина, Клевезаль, 1976] для сравнения скорости роста животных разных размерных классов.

Ритмы суточной и сезонной активности животных отслеживали на основании хронологических наблюдений с замерах ректальной температуры тела рептилий, температуры приземного воздуха и подститочно-войлочного горизонта почвы, а также относительной влажности воздуха. Измерения проводили при помощи электронного термометра Hanna Checktemp 1 (Германия) с ценой деления $0,1^\circ \text{C}$ и цифрового гигрометра Hagen Echo Terra (Канада). Также

отмечали проявления термозависимых форм поведения животных на протяжении активного периода суток.

Изучение разнообразия кормовых объектов прыткой ящерицы основано на анализе содержимого желудков с применением метода промывания [Legler, 1977 ; Legler, Sullivan, 1979]. Также использовали метод разбора экскрементов [Целлариус, 1977], полученных в результате суточного содержания отдельных особей в тканевых мешочках. Таксономическую принадлежность пищевых объектов устанавливали при помощи определительных таблиц [Определитель насекомых..., 1965 ; Плавильщиков, 1994 ; Малоземов, Малоземова, 2005]. Также проводили визуальные наблюдения за пищевым поведением рептилий и фаунистический учет трофической составляющей во внешней среде для оценки встречаемости потенциальных пищевых объектов в местообитаниях [Шляхтин, Голикова, 1986]. Определена средняя биомасса содержимого желудка прыткой ящерицы для количественной оценки диеты и ее возможных сезонных колебаний. В случаях хорошей сохранности в пищеварительном тракте рептилий пищевые объекты дифференцировали по экологическим группам [Кузьмин, 1992]: форме подвижности, пространственной группировке и трофическому уровню.

Сведения о потребителях прыткой ящерицы основаны на находках рептилий, птиц и млекопитающих, в питании которых присутствует данный вид, а также на сводных литературных данных [Параскив, 1956 ; Гаранин, 1976 ; Щербак, 1966]. Кроме того, отмечали долю и соотношение полов *L. agilis* с автотомированными и восстановленными хвостами для косвенной оценки пресса хищников в популяциях [Тертышников, 1976 ; Тертышников, 1993].

Для описания репродуктивных особенностей *L. agilis* учитывали размеры тела и долю половозрелых самок в популяциях, количество и размеры зрелых яиц в яйцеводах самки. Рассчитывали асимметрию (в %) правого и левого яйцеводов по числу яиц с применением метода, описанного для кладок сибирского углозуба [Басарукин, Боркин, 1984]. Отмечали количество кладок, размер и особенности их местоположения в местообитаниях. Кроме того, определяли процент нежизнеспособных кладок, который также может быть косвенным индикатором

прессинга на ранних стадиях онтогенеза прыткой ящерицы. Сняты промеры больших и малых диаметров яиц для расчета их объема, согласно формуле для вытянутого эллипсоида вращения (Бронштейн, Семендяев, 1964): $V = \frac{4}{3}\pi a^2 b$, где a и b – малая и большая полуоси соответственно. Полученные результаты описывали с точки зрения специфики репродуктивной стратегии популяций, как отражения адаптации к местным условиям.

3.2 Объем и обработка материала

Для описания совокупности морфологических параметров в течение 2011–2014 гг. в анализ включено 426 взрослых экземпляров прыткой ящерицы западных и восточных предгорий Среднего Урала. Данный объем включает 34 особи из коллекции музея Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН, собранные в черте г. Каменска-Уральского, на территории Белоярского района, в окрестностях поселка Татарская Еманзельга и деревни Новый Бугалыш в Красноуфимской лесостепи. В описании результатов для количественных признаков приведены их минимальные и максимальные значения (Min–Max), средние (M) и стандартные ошибки (m). Для определения и анализа морфофизиологических показателей получены результаты по индексам сердца, печени и общей упитанности для 168 взрослых особей из 4 локалитетов: по 42 экземпляра из каждой популяции. Для определения основных популяционных характеристик прыткой ящерицы отмечено 498 экземпляров, включая 318 взрослых, 112 неполовозрелых особей и 68 сеголетков. В анализ динамики активности и аспектов термобиологии прыткой ящерицы включено 340 особей разных возрастных групп. Для изучения спектров питания выполнен анализ содержимого пищеварительных трактов 292 половозрелых особей. При сборе данных о плодовитости сняты промеры больших и малых диаметров яиц в яйцеводах 60 самок. На протяжении четырех сезонов в природных условиях найдено 228 кладок прыткой ящерицы.

Общий объем материала, включенного в настоящее исследование, составляет 532 экземпляра прыткой ящерицы.

Анализ перекрывания ряда морфологических параметров и спектров питания прыткой ящерицы проведен с помощью модифицированного индекса Мориситы [Hurlbert, 1978 ; Песенко, 1982]: $C_M = \frac{2 \times \sum x_i \times y_i}{\sum x_i^2 + \sum y_i^2}$, где x_i и y_i – доли i -го варианта признака или трофической составляющей в спектре для выборки x и y соответственно. Для оценки дистанционности популяций прыткой ящерицы по морфологическим признакам и спектрам питания проведен кластерный анализ с учетом обобщенного Евклидова расстояния и построением дендрограмм. Анализ и статистическую обработку результатов проводили по общепринятым методикам [Лакин, 1990 ; Ивантер, Коросов, 1992] при помощи программных пакетов MS Excel и Statistica for Windows 8.0. Сравнительный анализ данных для выявления возможных различий проводили с помощью дисперсионного анализа и критерия χ^2 . Для параметров, характер распределения которых не подтвердила проверка на нормальность при помощи теста Колмогорова-Смирнова либо Шапиро-Уилка, использовали критерий Краскела-Уоллиса. Для установления корреляционных отношений применяли коэффициент корреляции Пирсона.

4 Онтогенетические и популяционные характеристики прыткой ящерицы

4.1 Морфологические параметры

Сведения о морфологии организмов исторически считаются одними из исходных на онтогенетическом уровне. Они служат фундаментом для ее более детального изучения в сравнительном аспекте, а также для понимания роли представителей определенных групп в сообществах [Баранов, Валецкий, Яблоков, 1976 ; Валецкий, 1987]. В настоящей главе представлены результаты анализа основных экстерьерных признаков в популяциях прыткой ящерицы западных и восточных предгорий на юге Свердловской области. Унифицированный набор ключевых внешних признаков, описанный в методах исследования, позволяет использовать полученные результаты для сравнения морфологической картины в разных популяциях прыткой ящерицы. Совокупность морфологических показателей прыткой ящерицы изучаемых локалитетов представлена в таблице 4.1. Дистанцированность популяций по этим показателям оценена при помощи кластерного анализа (рисунок 4.1).

Сравнение животных по длине тела *L.* свидетельствует о более крупных размерах *L. agilis* в восточных предгорьях ($F = 27,41$; $p < 0,001$) в сравнении с западными. Половозрелые самки значительно крупнее самцов ($F = 30,24$; $p \ll 0,001$). В то же время, в монографическом описании отмечается уменьшение средней длины тела с запада на восток [Даревский и др., 1976]. Учитывая известные данные [Вершинин, 2007 ; Галицын, Вершинин, 2018] о специфике местообитаний северных популяций, вероятно, в восточных популяциях рептилии достигают половой зрелости позднее, чем в западной популяции. Следовательно, к этому моменту ящерицы (в особенности самки) восточных предгорий имеют более крупные размеры тела.

Таблица 4.1 – Значения ключевых морфологических признаков взрослых особей прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в восточных и западных предгорьях Среднего Урала

Признак	Локалитет							
	Восточные предгорья						Западные предгорья	
	г. Каменск-Уральский (N=167)		Окрестности станции Кунавино (N=41)		Окрестности поселка Белоярский (N=29)		Окрестности деревни Новый Бугалыш (N=189)	
	$M \pm m$	Min–Max	$M \pm m$	Min–Max	$M \pm m$	Min–Max	$M \pm m$	Min–Max
<i>L.</i> , мм	$79,4 \pm 3,6$	51,0 – 98,3	$67,0 \pm 4,4$	48,7 – 83,9	$63,7 \pm 2,9$	49,2 – 58,9	$48,0 \pm 2,3$	46,7 – 59,0
	$91,6 \pm 2,4$	63,3 – 121,0	$77,6 \pm 2,9$	50,6 – 105,3	$61,4 \pm 3,6$	52,0 – 100,4	$57,8 \pm 3,0$	49,8 – 98,9
	$88,2 \pm 2,9$	51,0 – 121,0	$71,8 \pm 4,2$	48,7 – 105,3	$62,8 \pm 3,1$	49,2 – 100,4	$53,5 \pm 2,5$	46,7 – 98,9
<i>L.cd.</i> , мм	$89,4 \pm 3,1$	63,2 – 101,6	$76,5 \pm 3,9$	50,3 – 91,6	$72,1 \pm 4,5$	65,3 – 86,9	$84,6 \pm 3,9$	67,8 – 98,7
	$108,0 \pm 3,8$	68,4 – 129,7	$84,0 \pm 4,1$	68,9 – 129,0	$85,7 \pm 4,8$	77,3 – 127,4	$97,3 \pm 4,7$	78,0 – 115,4
	$93,6 \pm 3,9$	63,2 – 129,7	$81,3 \pm 4,1$	50,3 – 129,0	$78,6 \pm 4,8$	65,3 – 127,4	$89,6 \pm 4,6$	67,8 – 115,4
<i>L.cap.</i> , мм	$29,9 \pm 0,6$	22,3 – 30,8	$27,1 \pm 0,7$	20,4 – 27,8	$26,7 \pm 0,7$	19,3 – 28,4	$16,3 \pm 0,9$	12,0 – 17,5
	$24,1 \pm 0,8$	19,7 – 26,2	$25,3 \pm 0,4$	18,9 – 28,0	$19,1 \pm 0,8$	17,6 – 20,6	$15,2 \pm 0,6$	11,9 – 16,3
	$27,2 \pm 0,8$	19,7 – 30,8	$26,3 \pm 0,9$	18,9 – 28,0	$22,8 \pm 0,8$	17,6 – 22,4	$15,8 \pm 0,7$	11,9 – 17,5
<i>L.a.</i> , мм	$5,2 \pm 0,3$	3,4 – 7,0	$4,8 \pm 0,4$	3,2 – 6,9	$4,7 \pm 0,8$	3,1 – 6,4	$4,5 \pm 0,9$	2,8 – 6,1
	$4,9 \pm 0,2$	3,1 – 7,1	$4,5 \pm 0,4$	3,0 – 5,3	$4,1 \pm 0,3$	3,2 – 6,7	$3,9 \pm 0,5$	2,9 – 6,0
	$5,1 \pm 0,3$	3,1 – 7,0	$4,7 \pm 0,6$	3,0 – 6,9	$4,2 \pm 0,5$	3,1 – 6,7	$4,3 \pm 0,6$	2,8 – 6,1
<i>Lt.a.</i> , мм	$14,0 \pm 0,2$	11,6 – 15,2	$13,6 \pm 0,4$	11,4 – 15,3	$13,0 \pm 0,3$	10,9 – 14,8	$12,1 \pm 0,5$	9,8 – 13,5
	$7,4 \pm 0,4$	5,3 – 9,7	$7,2 \pm 0,3$	5,0 – 8,4	$6,8 \pm 0,7$	4,6 – 8,5	$6,5 \pm 0,7$	4,5 – 7,9
	$10,7 \pm 0,7$	5,3 – 15,2	$10,9 \pm 0,5$	5,0 – 15,3	$9,9 \pm 0,9$	4,6 – 14,8	$9,7 \pm 0,6$	4,5 – 13,5
<i>L./L.cd.</i>	$0,90 \pm 0,07$	0,80 – 0,97	$0,88 \pm 0,04$	0,85 – 0,91	$0,74 \pm 0,03$	0,70 – 0,76	$0,57 \pm 0,06$	0,54 – 0,59
	$0,85 \pm 0,03$	0,81 – 0,94	$0,92 \pm 0,02$	0,90 – 0,94	$0,72 \pm 0,05$	0,70 – 0,77	$0,60 \pm 0,05$	0,58 – 0,63
	$0,94 \pm 0,06$	0,80 – 0,97	$0,88 \pm 0,02$	0,85 – 0,94	$0,72 \pm 0,04$	0,70 – 0,77	$0,59 \pm 0,06$	0,54 – 0,63

Окончание таблицы 4.1

Признак	Локалитет							
	Восточные предгорья						Западные предгорья	
	г. Каменск-Уральский (N=167)		Окрестности станции Кунавино (N=41)		Окрестности поселка Белоярский (N=29)		Окрестности деревни Новый Бугалыш (N=189)	
	$M \pm m$	Min–Max	$M \pm m$	Min–Max	$M \pm m$	Min–Max	$M \pm m$	Min–Max
<i>L.cap./L.</i>	$0,37 \pm 0,02$	$0,32 - 0,40$	$0,39 \pm 0,04$	$0,32 - 0,41$	$0,38 \pm 0,06$	$0,32 - 0,40$	$0,33 \pm 0,02$	$0,29 - 0,35$
	$0,26 \pm 0,04$	$0,22 - 0,28$	$0,32 \pm 0,06$	$0,29 - 0,35$	$0,31 \pm 0,03$	$0,28 - 0,36$	$0,26 \pm 0,03$	$0,22 - 0,30$
	$0,30 \pm 0,05$	$0,22 - 0,40$	$0,36 \pm 0,06$	$0,29 - 0,41$	$0,36 \pm 0,04$	$0,28 - 0,40$	$0,29 \pm 0,05$	$0,22 - 0,35$
<i>Lt.a./L.a.</i>	$2,6 \pm 0,2$	$2,2 - 2,9$	$2,8 \pm 0,4$	$2,4 - 3,0$	$2,8 \pm 0,2$	$2,3 - 3,0$	$2,7 \pm 0,1$	$2,3 - 2,9$
	$1,5 \pm 0,1$	$1,1 - 1,7$	$1,6 \pm 0,1$	$1,2 - 1,8$	$1,7 \pm 0,1$	$1,4 - 1,8$	$1,7 \pm 0,3$	$1,3 - 1,9$
	$2,1 \pm 0,2$	$1,1 - 2,9$	$2,3 \pm 0,4$	$1,2 - 3,0$	$2,4 \pm 0,3$	$1,4 - 3,0$	$2,3 \pm 0,4$	$1,3 - 2,9$
<i>G.</i>	$19,8 \pm 1,2$	$19 - 21$	$20,5 \pm 0,5$	$20 - 22$	$20,0 \pm 1,0$	$19 - 21$	$21,2 \pm 0,8$	$20 - 22$
	$20,0 \pm 1,1$	$19 - 20$	$20,0 \pm 0,5$	$20 - 21$	$19,5 \pm 0,5$	$18 - 20$	$21,0 \pm 0,5$	$19 - 23$
	$19,9 \pm 1,3$	$19 - 21$	$20,1 \pm 0,5$	$19 - 22$	$20,0 \pm 0,5$	$18 - 21$	$21,1 \pm 0,2$	$19 - 23$
<i>Sq.</i>	$42,6 \pm 1,7$	$40 - 44$	$43,0 \pm 1,2$	$40 - 45$	$42,0 \pm 1,9$	$39 - 44$	$43,1 \pm 1,0$	$40 - 44$
	$40,8 \pm 0,9$	$38 - 41$	$39,8 \pm 1,8$	$37 - 43$	$38,9 \pm 2,0$	$36 - 41$	$39,9 \pm 0,5$	$36 - 42$
	$41,5 \pm 1,5$	$38 - 44$	$40,9 \pm 1,7$	$37 - 45$	$40,6 \pm 2,0$	$36 - 44$	$42,1 \pm 1,6$	$36 - 44$
<i>Ventr.</i>	$24,1 \pm 0,2$	$23 - 25$	$25,7 \pm 0,1$	$23 - 26$	$26,1 \pm 0,5$	$25 - 27$	$27,6 \pm 0,3$	$26 - 28$
	$26,1 \pm 0,4$	$24 - 27$	$27,0 \pm 0,3$	$24 - 29$	$27,5 \pm 0,4$	$25 - 29$	$28,9 \pm 0,1$	$28 - 29$
	$25,0 \pm 0,4$	$23 - 27$	$26,8 \pm 0,3$	$23 - 29$	$26,8 \pm 0,6$	$25 - 29$	$28,0 \pm 0,5$	$26 - 29$
<i>P.f.</i>	$13,6 \pm 0,9$	$11 - 15$	$13,1 \pm 0,7$	$10 - 15$	$14,0 \pm 0,5$	$11 - 16$	$15,9 \pm 0,4$	$12 - 16$
	$13,0 \pm 0,5$	$10 - 14$	$12,0 \pm 0,5$	$9 - 13$	$11,1 \pm 0,9$	$9 - 13$	$16,4 \pm 0,6$	$12 - 17$
	$13,1 \pm 1,2$	$10 - 15$	$12,2 \pm 0,8$	$9 - 15$	$12,8 \pm 1,1$	$9 - 16$	$16,1 \pm 0,7$	$12 - 17$

Примечание. Верхний ряд – самцы, средний ряд – самки, нижний ряд – выборка в целом

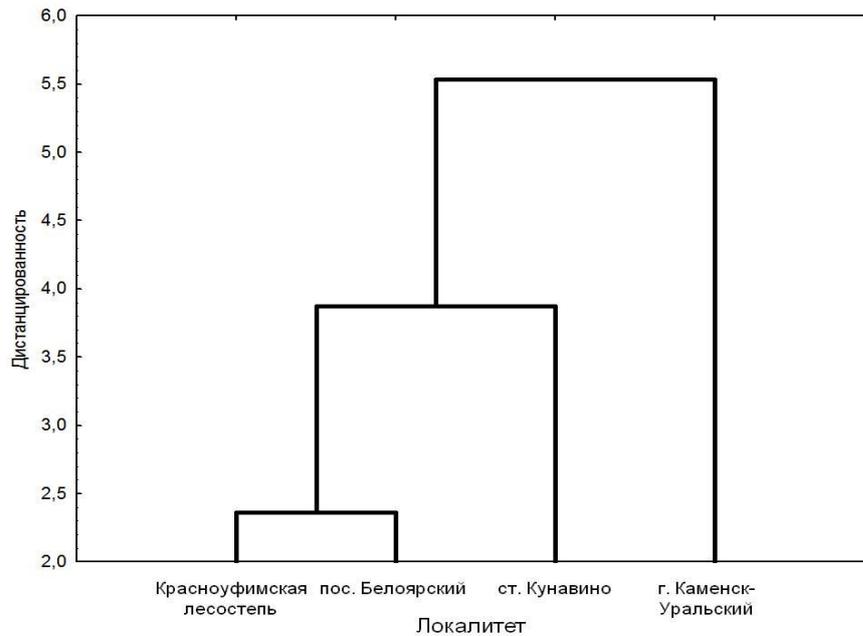


Рисунок 4.1 – Дистанцированность уральских популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* по совокупности морфометрических признаков

Абсолютная длина неповрежденного хвоста *L.cd.* варьируется в широких пределах. Для западной популяции характерны более длиннохвостые представители, в то время как в городской и пригородной популяции отмечали короткохвостых животных. Достоверных половых различий в относительной длине хвоста не отмечено.

Большие значения абсолютной и относительной длины головы отмечены у рептилий восточных предгорий. При этом для самцов характерно большее значение индекса $L.cap./L.$ в сравнении с самками, ($F(2,931) = 28,12; p < 0,0001$) что может быть связано с более активным образом жизни и территориальным поведением взрослых самцов.

Размер анального щитка крупнее у представителей популяций г. Каменска-Уральского и Каменского района. При этом средние значения анального индекса ($Lt.a./L.a.$) в изучаемых популяциях сходны. Анальный щиток самцов заметно расширен, что определяется соответствующей внутренней топографией копулятивного аппарата.

Таким образом, анализ морфометрических показателей, приведенных в таблице 4.1, позволяет выделить специфику рептилий восточных предгорий.

Приведенная на рисунке 4.1 оценка дистанционированности по данному комплексу признаков свидетельствует о наибольшей дифференциации городской и западной популяций.

Перечень ключевых морфометрических признаков позволяет провести сравнительный морфометрический анализ популяций прыткой ящерицы в разных частях видового ареала (рисунок 4.2), что может быть полезным для оценки степени межпопуляционной дистанционированности рептилий. Сопоставление данных показателей для популяций *L. agilis* юга Свердловской области с литературными данными для других частей ареала [Бердибаева, 1989 ; Khromov, Korneichuk, 1998 ; Завьялов, Табачишин, Шляхтин, 2000 ; Симонов, 2008] указывает на разную степень их дистанционированности и близость популяций макросклонов Среднего Урала и юга Западной Сибири.

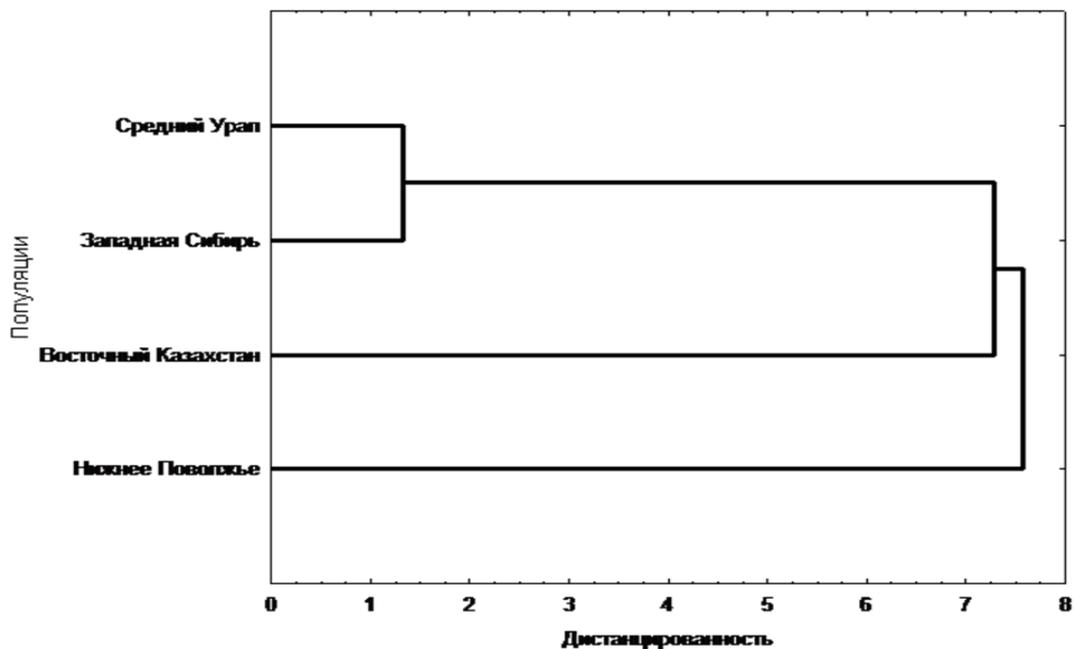


Рисунок 4.2 – Дистанционированность популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в разных частях ареала по морфометрическим признакам:

Средний Урал – юг Свердловской области (данные автора),

Западная Сибирь – юг Новосибирской области [Симонов, 2008],

Восточный Казахстан [Бердибаева, 1989 ; Khromov, Korneichuk, 1998],

Нижнее Поволжье [Завьялов, Табачишин, Шляхтин, 2000]

Наряду с традиционным комплексом морфометрических параметров, ключевое диагностическое значение в описании внутривидовых групп имеет совокупность меристических признаков. Она отражает особенности фоллидоза прыткой ящерицы и их географическую изменчивость [Ройтберг, 1985а, 1985б, 1987, 1989, 1991]. В этом отношении также существует несколько унифицированных параметров, значения которых приведены в таблице 4.1.

Число горловых чешуй *G.* не обнаруживает достоверных различий на западном и восточном склоне и указывает на достаточно узкий диапазон вариабельности: от 19 до 23 для представителей восточных и западной популяции соответственно.

Показатель числа чешуй вокруг середины тела *Sq.* для ящериц юга Свердловской области в целом типичен для подвидового диагноза *L. a. exigua*. Достоверных отличий рептилий западных и восточных предгорий по этому признаку также не отмечено. В то же время, для большинства самцов характерно большее значение данного признака, чем для самок ($F(3,674) = 36,09; p = 0,0004$). Подобная тенденция отмечается и в монографическом описании [Даревский и др., 1976].

Число поперечных рядов брюшных щитков *Ventr.* увеличивается в направлении от западных предгорий к восточным ($F(2,842) = 20,36; p = 0,0001$). Также, в сравнении с популяциями Нижнего Поволжья [Завьялов, Табачишин, Шляхтин, 2000], ящерицы Свердловской области также характеризуются более высоким значением этого признака. Также полученные и литературные данные [Даревский и др., 1976] указывают на различия показателей между представителями разных полов: *Ventr.* у самок больше, чем у самцов ($F(2,383) = 16,31; p = 0,001$).

Число бедренных пор *P.f.* уменьшается с запада на восток ($F(2,235) = 31,88; p = 0,0001$). Тенденция уменьшения числа пор в восточном направлении также отмечена на видовом уровне [Даревский и др., 1976]. Кроме того, меньшее число бедренных пор для представителей популяций восточного склона может быть связано с гидротермическими различиями западных и восточных предгорий.

Подобная связь числа пор с климатическими условиями описана для подвида *L. a. grusinica* [Rahmel, Rykena, 1996].

Комбинация задненосовых и скуловых щитков (задненосовая формула *Na./Lor.*) традиционно применяется в качестве одного из ключевых подвидовых признаков [Валецкий, 1981], а также для межпопуляционных сравнений [Peters, 1959, 1960 ; Даревский и др., 1976 ; Яблоков, Ларина, 1985 ; Корнейчук, Чирикова, 2005]. Ее варианты приведены в таблице 4.2.

Таблица 4.2 – Встречаемость комбинаций задненосовой формулы у взрослых представителей изучаемых популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis*

Локалитет	Встречаемость вариантов задненосовой формулы, %*			N
	2/0	2/1	2/2	
г. Каменск-Уральский	$8,3 \pm 1,1$	$19,3 \pm 1,4$	$72,4 \pm 2,0$	167
	$11,7 \pm 0,9$	$3,2 \pm 0,6$	$85,1 \pm 3,3$	
	$8,8 \pm 0,9$	$6,9 \pm 0,7$	$84,3 \pm 2,8$	
Окрестности станции Кунавино	$13,9 \pm 2,6$	$5,9 \pm 0,4$	$80,2 \pm 2,1$	41
	$5,3 \pm 1,8$	$17,7 \pm 1,6$	$77,0 \pm 3,9$	
	$7,9 \pm 2,1$	$12,8 \pm 0,9$	$79,3 \pm 2,4$	
Окрестности поселка Белоярский	$1,2 \pm 0,7$	$16,3 \pm 1,6$	$82,5 \pm 4,0$	29
	$2,0 \pm 0,0$	$3,7 \pm 1,1$	$94,3 \pm 3,4$	
	$1,4 \pm 0,3$	$8,7 \pm 2,0$	$89,9 \pm 3,7$	
Окрестности деревни Новый Бугалыш	$10,8 \pm 1,4$	$43,6 \pm 3,1$	$45,6 \pm 2,0$	189
	$6,7 \pm 1,0$	$49,1 \pm 0,7$	$44,2 \pm 1,6$	
	$7,0 \pm 1,1$	$45,9 \pm 2,4$	$47,1 \pm 1,9$	
Примечание.* – $M \pm m$. Верхний ряд – самцы, средний ряд – самки, нижний ряд – выборка в целом.				

Для представителей уральских популяций чаще всего характерна комбинация 2/2, в особенности, на восточном склоне. Этот вариант описан как типичный для восточного подвида *L. a. exigua* [Даревский и др., 1976 ; Банников, Даревский, Ищенко, 1977 ; Bishoff, 1984]. В популяции западных предгорий доля

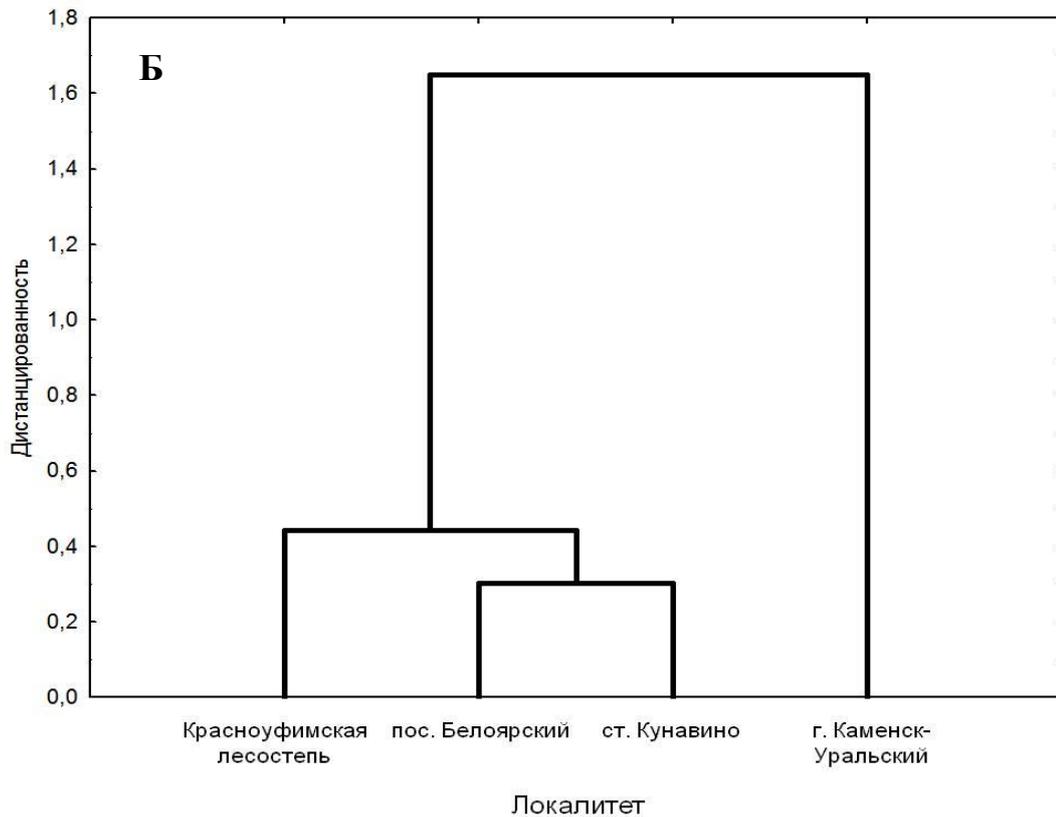
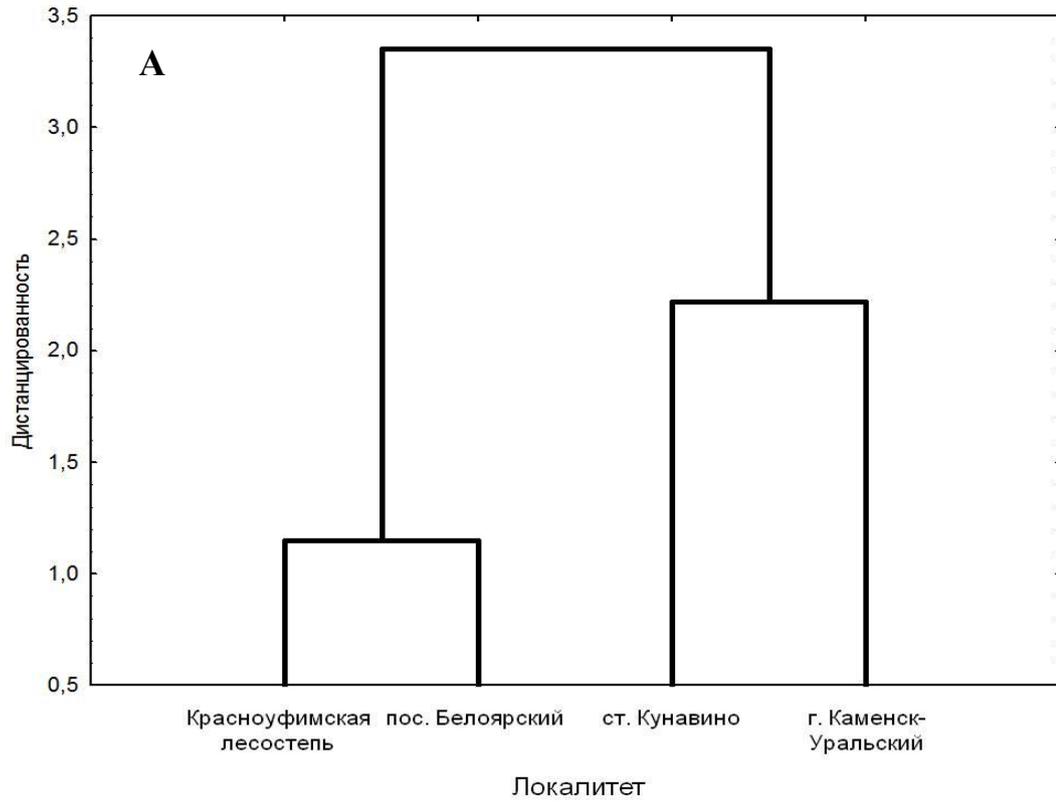
двух преобладающих вариантов (2/2 и 2/1) сопоставима. Достоверных половых различий по этому признаку не выявлено.

Анализ особенностей щиткования пилеуса, описанный в методах исследования, позволил провести детальное описание его вариантов (рисунок 3.2). На основании этих данных выделены спектры и определены частоты отдельных вариантов. Сравнение спектров проведено при помощи модифицированного индекса Мориситы (таблица 4.3), а также проведения кластерного анализа для оценки дистанционности данных групп по встречаемости и качественным характеристикам фолидоза (рисунок 4.3). Результаты сравнительного анализа указывают на наибольшее сходство спектров для представителей городской и пригородной популяций. Наименьшее сходство наблюдается в «крайних» локалитетах – в городской и западной популяции.

Таблица 4.3 – Перекрывание спектров фолидоза в северных уральских популяциях прыткой ящерицы *Lacerta agilis* по модифицированному индексу Мориситы

Локалитет	г. Каменск-Уральский	Окрестности станции Кунавино	Окрестности поселка Белоярский	Окрестности деревни Новый Бугальш
г. Каменск-Уральский	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\			
Окрестности станции Кунавино	0,79	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\		
Окрестности поселка Белоярский	0,61	0,72	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\	
Окрестности деревни Новый Бугальш	0,42	0,64	0,59	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\

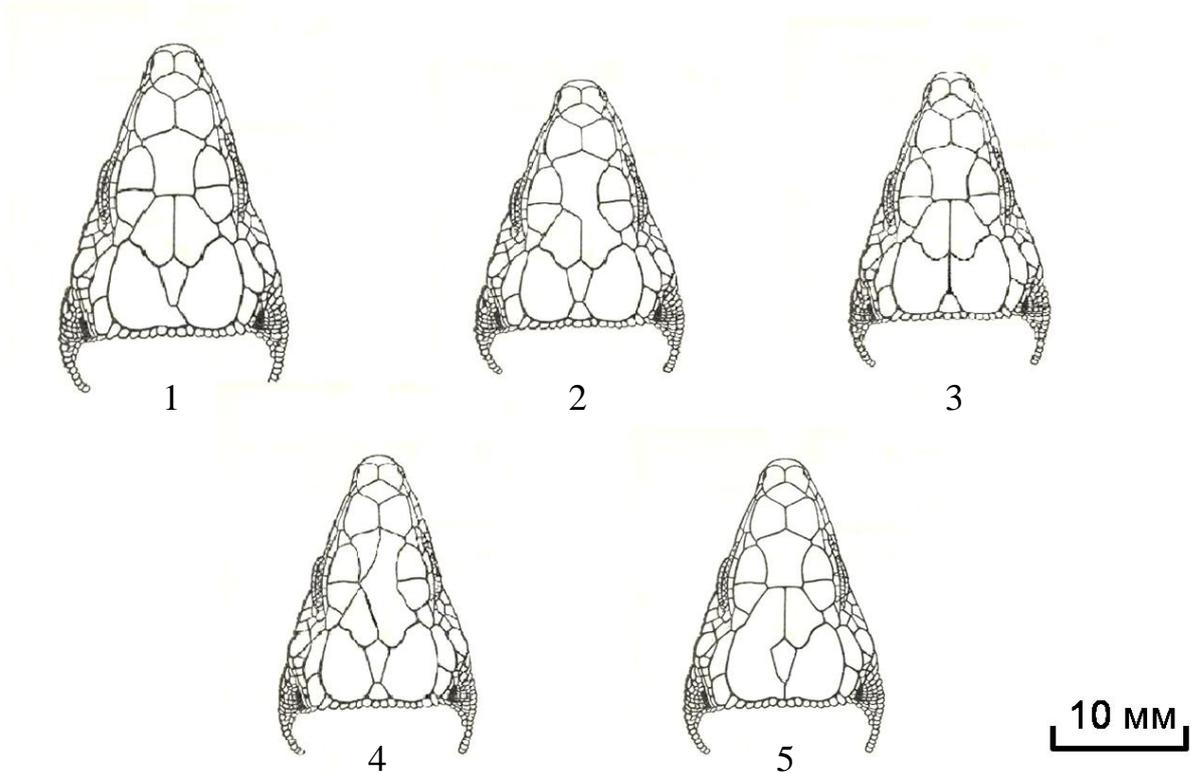
Применение кластерного анализа с учетом количественных и качественных характеристик указывает на большее сходство западной и белоярской популяций в отличие от внутривидовых групп в черте города и окрестностях станции Кунавино.



А – количественные характеристики; Б – качественные характеристики

Рисунок 4.3 – Дистанцированность уральских популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* по спектрам вариантов фолидоза

Помимо вариантов щиткования, указанных на вышеописанной схеме (рисунок 3.2), также отмечены единичные формы, отличные от других. Данные вариации показаны на рисунке 4.4.



1 – слияние левого *parietale* и *occipitale*; 2 – слияние *frontale* и правого *frontoparietale*; 3 – редукция *interparietale*; 4 – деление *frontale* и частичное слияние с *frontoparietale*; 5 – слияние *frontoparietale* с *parietale* и редукция *occipitale*

Рисунок 4.4 – Единичные формы фолидоза прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в западных и восточных предгорьях Среднего Урала

Для данных форм характерно слияние смежных щитков, дробление или редукция щитков и их комбинации, в результате которых проявляется асимметрия в щитковании пилеуса. Отмечено 7 случаев встречаемости этих форм. Чаще всего они встречались единично, за исключением варианта слияния *frontale* и правого *frontoparietale*, который отмечали трижды. В большинстве случаев носителями этих вариантов были взрослые самцы городской популяции (5 ♂), в меньшей степени – самки западной популяции (2 ♀). Встречаемость данных вариантов

составила 2,97 и 1,05 % для представителей городской и западной популяции соответственно. В других локалитетах данных вариантов не обнаружено. При проведении дальнейших исследований возможно расширение спектра подобных форм.

Таким образом, при детальном анализе, спектр вариантов фолидоза оказывается шире и сложнее, чем описание классической задненосовой формулы. Даже на малых частях ареала, в масштабе одной экологической популяции можно выделить достаточно большое разнообразие форм (рисунки 3.2, 4.4). Сравнительный анализ спектров с учетом единичных случаев дает основание говорить о дистанцированности *L. agilis* г. Каменска-Уральского от других изучаемых групп. В целом, разнообразие вариаций фолидоза, включая единичные, в уральских популяциях прыткой ящерицы выражено в разной степени и в пределах одной популяции оказывается достаточно большим.

При анализе изменчивости признаков фолидоза целесообразно выделить два противоположных тренда [Ройтберг, 1985а]: увеличение числа щитков за счет их расщепления (результат полимеризации) и уменьшение за счет слияния и/или редукции (следствие олигомеризации). В целом для уральских популяций *L. agilis* характерно значимое преобладание олигомеризующих вариантов (69,3 %) над полимеризующими (30,7 %). Однако литературные данные по этому вопросу [Ройтберг, 1987, 1991 ; Корнейчук, Чирикова, 2005 ; Константинов, Булдова, 2016 ; Идрисова, 2017] указывают на более частую встречаемость полимеризующих вариантов в качестве устойчивой закономерности. При этом феномен полимеризации щитков описывается как атавистический [Ройтберг, 1987], в то время как олигомеризующие варианты представляют собой новообразования. Олигомеризация гомологичных структур, проявляясь в замещении мелких однородных элементов более крупными, считается одной из общих тенденций в морфологической эволюции [Догель, 1954 ; Brown, 1965]. При сравнении примитивных и более продвинутых форм на уровне вида или вышестоящих таксонов подобные закономерности отмечали неоднократно [Даревский, 1967 ; Черлин, 1983 ; Еремченко, Щербак, 1986]. Следствием олигомеризации

и стабилизации принято считать и типичную для прыткой ящерицы топографию щитков образующую правильную мозаичную структуру [Ройтберг, 1991].

Отдельного рассмотрения требует совокупность признаков, объединяющая особенности прижизненной окраски и рисунка покровов тела прыткой ящерицы. С одной стороны, эти параметры изучаются уже несколько десятилетий, и накоплен большой материал, который позволяет выделить спектр фенотипов в качестве маркеров для рассмотрения генотипического состава популяций и подвидов [Стрельцов, 1978 ; Яблоков, Ларина, 1985 ; Пикулик, Бахарев, Косов, 1988 ; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. С другой стороны, неоднозначность и частое перекрывание значений многих терминов при описании этих признаков в литературе диктует необходимость обращения к немногочисленным методологическим работам [Баранов, 1984 ; Котенко, Свириденко, 2010] с целью определения ключевых понятий для диагностики. Так, в часто используемое понятие «окраска» нередко вкладывают содержание, включающее совокупность признаков окраски и рисунка в целом [Баранов, Валецкий, Яблоков, 1976]. Иногда понятия «окраска» и «рисунок» приводятся как синонимы, без принципиальных различий [Даревский и др., 1976]. При проведении сравнительного анализа внутривидовых групп по данным параметрам более целесообразным является разделение этих двух терминов, а в случае необходимости использования интегрального термина – введение понятия «расцветка», что означает сочетание окраски и рисунка [Котенко, Свириденко, 2010]. Для описания общего характера рисунка *L. agilis* в данной работе используются понятия: «линия» для обозначения узкой полосы и «полоса» – для широкой, согласно наиболее часто применяемой терминологии [Даревский и др., 1976 ; Банников, Даревский, Ищенко, 1977 ; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004].

Обозначения вариантов окраски приведены в соответствии с типологией А. С. Бондарцева [Бондарцев, 1954], также опубликованные в методической работе Т. И. Котенко, Е. Ю. Свириденко [Котенко, Свириденко, 2010]:

1. *Vir (viridis)* – зеленый разных оттенков и насыщенности, желто-зеленый;
2. *Caе-vir (caerulescenti-viridis)* – голубовато-зеленый и зеленовато-серый;

3. *Bru (brunneus)* – коричневый и бурый разных оттенков и насыщенности, а также бежевый и песчаный;

4. *Bru-vir* – коричнево-зеленый, пограничные варианты между бурыми, коричневыми и зелеными тонами;

5. *Fla-vir (flavo-virens, viridulo-flavus)* – желто-зеленый, зеленовато-желтый;

6. *Rub (rubellus, rubescens)* – красноватый, в том числе красновато-бурый, красновато-коричневый, ржаво-коричневый;

7. *Pal (pallidus)* – бледный, беловатый, палевый; отличный от желтых и зеленых тонов.

Результаты, полученные в ходе анализа окраски половозрелых животных в уральских популяциях, приведены в таблице 4.4 и указывают на выраженный половой диморфизм: преобладание зеленой окраски дорзальной стороны тела среди взрослых самцов (в особенности, в восточных предгорьях) и коричневой у взрослых самок (особенно на западном склоне).

Таблица 4.4 – Варианты окраски тела половозрелых особей прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в локалитетах западных и восточных предгорий Среднего Урала

Локалитет	Встречаемость вариаций окраски тела, %*								N
	Дорзальная сторона				Вентральная сторона				
	<i>Vir</i>	<i>Bru</i>	<i>Rub</i>	<i>Bru-Vir</i>	<i>Vir</i>	<i>Cae-vir</i>	<i>Fla-vir</i>	<i>Pal</i>	
1	59,1 ± 3,7	4,9 ± 0,8	3,6 ± 1,0	32,4 ± 8,4	72,4 ± 5,8	12,8 ± 1,1	8,7 ± 0,9	6,1 ± 1,0	167
	11,6 ± 5,0	68,2 ± 4,5	6,2 ± 0,4	14,0 ± 5,9	19,7 ± 6,0	1,2 ± 0,0	75,0 ± 4,7	4,1 ± 0,8	
2	60,7 ± 6,1	1,2 ± 0,1	3,0 ± 0,9	35,1 ± 7,6	80,9 ± 6,7	8,8 ± 1,6	10,3 ± 2,1	–	41
	0,5 ± 0,1	77,9 ± 5,6	7,3 ± 2,2	14,3 ± 1,0	21,0 ± 3,9	2,0 ± 0,3	69,8 ± 4,9	7,2 ± 0,6	
3	90,1 ± 4,0	1,0 ± 0,0	–	8,9 ± 0,3	88,4 ± 9,0	11,0 ± 3,1	0,6 ± 0,0	–	29
	2,1 ± 1,0	93,1 ± 0,9	–	4,8 ± 0,4	5,6 ± 1,0	–	84,0 ± 6,8	10,4 ± 2,0	
4	51,7 ± 8,4	18,0 ± 1,1	1,7 ± 0,5	28,6 ± 3,3	60,9 ± 3,0	22,6 ± 4,0	15,0 ± 0,9	1,5 ± 0,2	189
	9,0 ± 1,0	91,5 ± 6,0	–	0,5 ± 0,1	4,4 ± 1,0	1,0 ± 0,0	88,6 ± 3,5	6,0 ± 0,5	

Примечание. Локалитет: 1 – г. Каменск-Уральский, 2 – окрестности станции Кунавино, 3 – окрестности поселка Белоярский, 4 – окрестности деревни Новый Бугалыш; * – $M \pm m$. Числитель – самцы, знаменатель – самки.

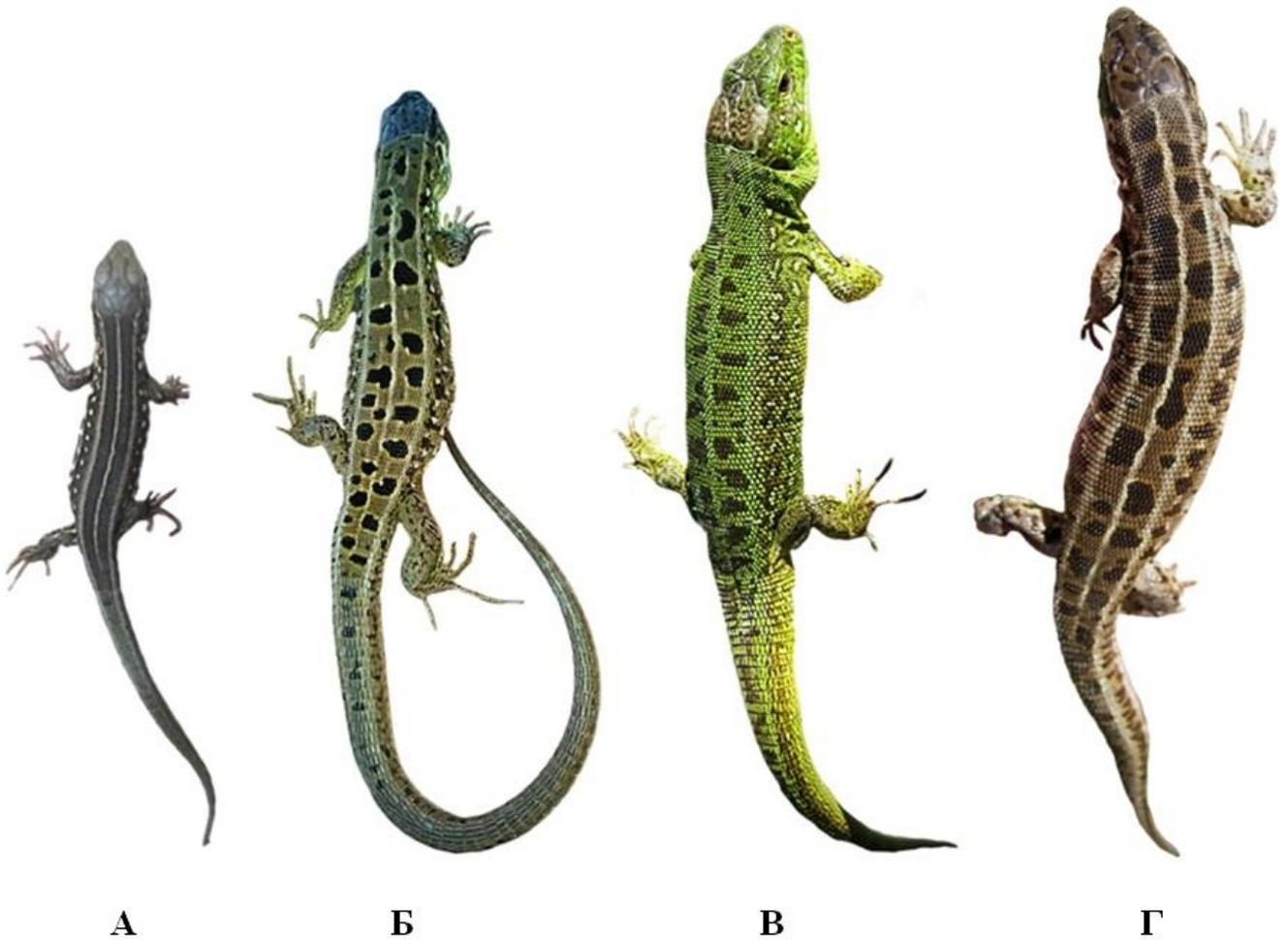
Вентральная сторона тела самцов восточных предгорий чаще светло-зеленая, иногда голубовато-зеленая, реже желто-зеленая. На западном склоне последний вариант встречается чаще. Для самок западной популяции более характерна желтоватая, реже бледная (серовато-белая) окраска вентральной стороны в сравнении с восточными популяциями.

Понятие «дорзальная сторона» в данном контексте приведено в широком смысле и включает спину и бока тела, тон окраски которых совпадает. Пилеус чаще всего окрашен сходно с тоном спины, реже имеет более темную окраску и «пестроту» за счет наличия темных пятен разного размера. «Вентральная сторона» включает нижнюю плоскость головы, грудь и брюхо. Для ее окраски также характерна однородность. Верхние и нижние стороны конечностей чаще всего окрашены сходно с общим тоном дорзальной и вентральной стороны тела соответственно. Окраска хвоста часто более темная за счет слияния элементов рисунка, в особенности у особей с формой *viridis*.

Данные полевых наблюдений позволяют говорить о выраженной сезонной изменчивости окраски, характерной для взрослых самцов. Изменчивость эта неоднократно отмечена в литературе [Баранов, Валецкий, Яблоков, 1976 ; Баранов, 1981 ; Khromov, Korneichuk, 1998 ; Чирикова, Корнейчук, 2000] и сопряжена с ритмами репродуктивной активности и выраженностью территориального поведения. Так, в начале июня для крупных территориальных самцов характерна ярко-зеленая окраска дорзальной и вентральной стороны тела (в последнем случае иногда присутствует голубой оттенок). Начиная с первой половины июля, доля такой окраски снижается, чаще встречаются коричнево-зеленые варианты. В конце июля – августе встречаемость зеленых самцов еще больше сокращается вплоть до единичных находок. Более мелкие самцы на протяжении всего активного периода имеют окраску, сходную с таковой у самок (отмечены коричневые и коричнево-зеленые варианты). В подобных случаях сезонная изменчивость практически не выражена.

В таблице 4.4 приведена встречаемость вариантов окраски для взрослых особей. Окраска неполовозрелых животных напоминает окраску большинства

взрослых самок. Типичные сочетания окраски и рисунка прыткой ящерицы в изучаемых популяциях представлены на рисунке 4.5.



А – сеголеток; Б – молодой самец; В – взрослый самец в период спаривания;
Г – взрослая самка

Рисунок 4.5 – Типичные варианты расцветки прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в северных популяциях Уральской горной страны

Изучение элементов рисунка взрослых животных свидетельствует о наличии у всех особей классического рисунка типа *exigua* (рисунок 4.5) в котором присутствует светлая дорзальная медиальная линия, латеральнее которой находятся паравертебральные полосы, а также две светлые маргинальные линии. Для паравертебральных полос характерно наличие крупных, реже мелких, темных пятен. В целом, пятнистость спины более выражена в популяциях восточных

предгорий. На боках тела у всех особей присутствуют выраженные ряды «глазков» разного размера с темной окантовкой. Вентральная сторона тела чаще не имеет рисунка в виде пятен, реже редкопятнистая.

Оценка дистанционированности уральских популяций по совокупности элементов расцветки показана на рисунке 4.6. Учитывая описанный в литературе размах изменчивости расцветки прыткой ящерицы в разных внутривидовых группах [Баранов, 1973, 1978 ; Стрельцов, 1978 ; Свириденко, Кукушкин, 2005 ; Котенко, Свириденко, 2010 ; Антипов, Доронин, 2018], для уральских популяций по этому комплексу наблюдается значительное сходство вариаций, соответствующих форме *typica exigua*.

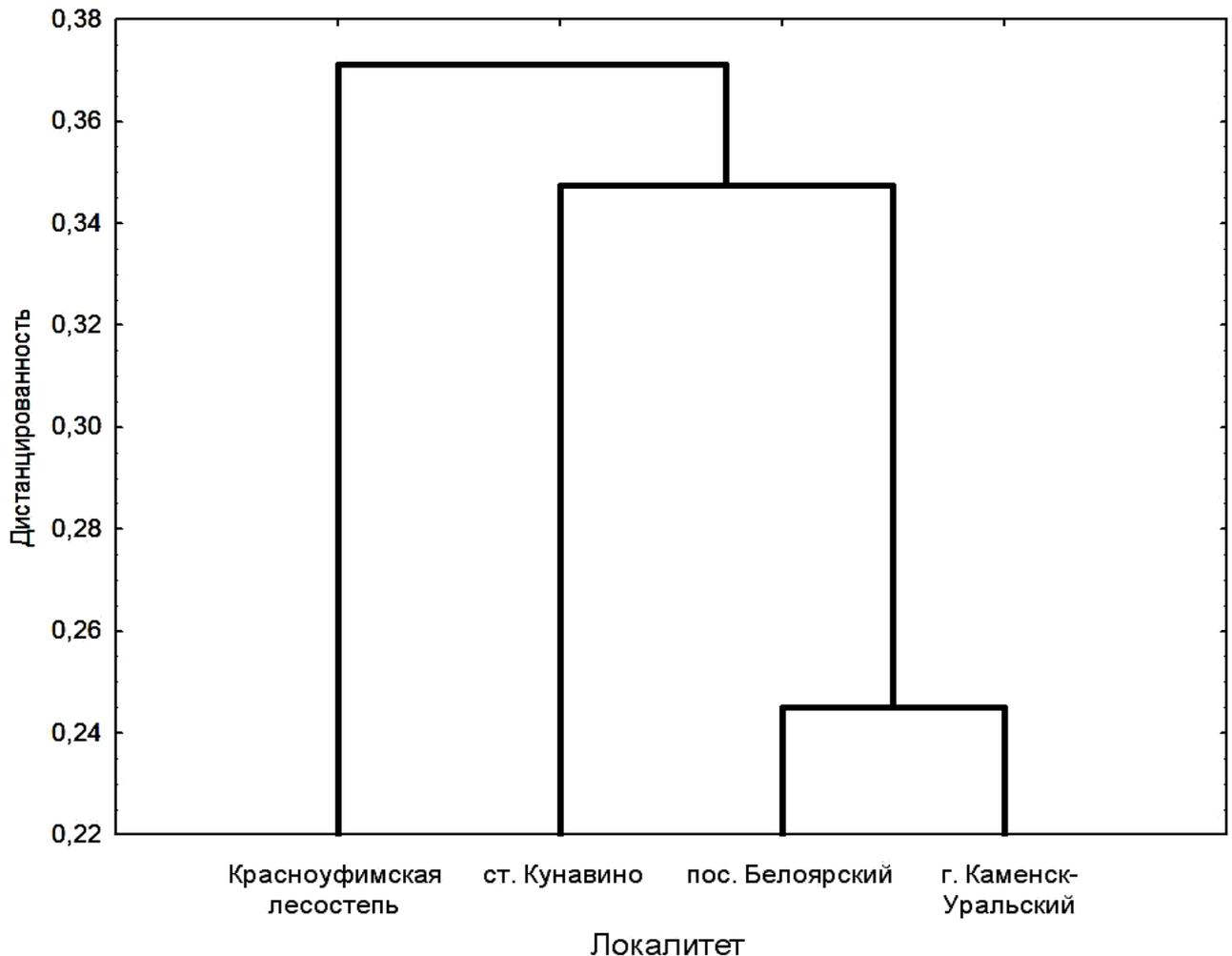


Рисунок 4.6 – Дистанционированность уральских популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* по комплексу признаков расцветки

Поскольку в локальных группировках *L. agilis* повышается вероятность инбридинга и выщепления рецессивных аллелей [Olsson, Gullberg, Tegelstrom, 1996 ; Strijbosch, Verhoeven, 1997], в дальнейшем в уральских популяциях могут быть найдены носители других типов расцветки, расширяющие спектр ее вариантов. Известно, что общая фенотипическая изменчивость неразрывно связана с уровнем генотипического разнообразия популяций. При этом на периферии ареала наблюдаемый уровень изменчивости возрастает на фоне снижения этого разнообразия [Жданова, 2003].

Таким образом, морфологическая характеристика уральских популяций прыткой ящерицы по комплексу признаков с одной стороны указывает на большое разнообразие одних совокупностей (например, особенности фолидоза), а с другой – на относительно небольшой спектр иных (расцветка). Этот феномен можно рассматривать как пример неоднозначности проявления морфооблика групп. Нельзя однозначно предсказать, как будет выглядеть дефинитивная форма наблюдаемого варианта, поскольку это результат формообразования в целом и его регуляторных механизмов в частности [Turing, 1952 ; Sheth et al., 2012]. Поэтому целесообразно говорить о спектре вариантов: потенциальном и реализованном. На конечное соотношение этих спектров накладывают отпечаток условия среды. Особенности внешней среды отражаются не только на совокупности наблюдаемых морфологических признаков, но и на ключевых морфофизиологических параметрах, описание которых приведено ниже.

4.2 Морфофизиологические особенности

Определенное целью и задачами изучение северных популяций прыткой ящерицы Урала диктует необходимость в анализе основных морфофизиологических показателей у животных данных групп для сравнения физиологического состояния индивидуума. В приведенных характеристиках местообитаний прыткой ящерицы (см. главу 2) указаны проявления антропогенного фактора. Вследствие этих явлений, модификация условий

обитания организма может быть причиной смещения его энергетического баланса, что в свою очередь вызывает соответствующие морфофункциональные изменения в организме [Шварц, Смирнов, Добринский, 1968 ; Шварц, 1980]. В свете представлений об экологических механизмах эволюционного процесса [Шварц, 1980] метод морфофизиологических индикаторов позволяет отследить ход адаптации животных к локальным условиям. Показатели морфофизиологических индексов сердца и печени, а также общей упитанности позволяют сравнивать физиологическое состояние прыткой ящерицы в северной части ареала с учетом локальных особенностей среды, в том числе проявлений антропогенного прессинга.

Результаты сравнения морфофизиологического индекса сердца (Cor , %) показали его увеличение ($F(3,251) = 16,81$; $p = 0,001$) от западного склона к восточному (рисунок 4.7). Для представителей западной популяции характерно наименьшее значение индекса сердца, для городской – наибольшее, в особенности, для самцов ($F(2,423) = 28,44$; $p = 0,0001$).

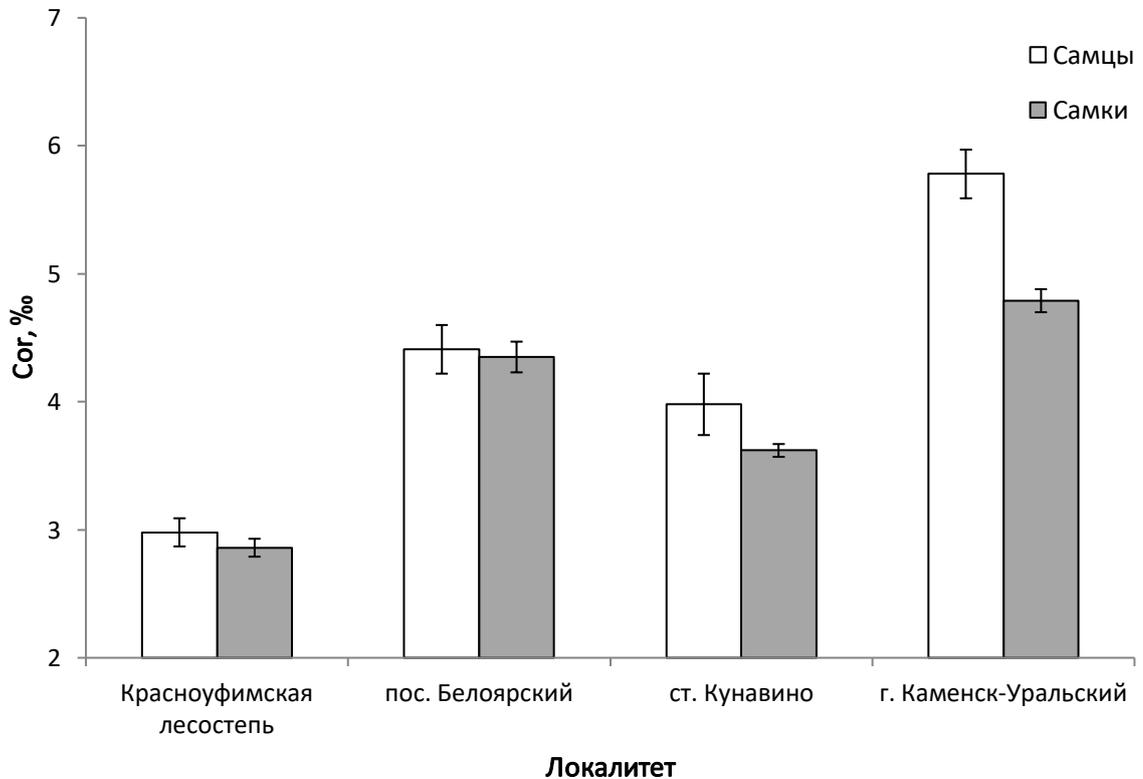


Рисунок 4.7 – Индексы сердца самцов и самок прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в северных уральских популяциях

Согласно литературным данным, меньшие значения индекса сердца обычно соответствуют близким к оптимуму условиям и незначительному влиянию антропогенных нагрузок [Шварц, 1980 ; Мисюра, 1989]. При более выраженном действии этих стрессоров происходит увеличение массы органа, вероятно обусловленное компенсаторной гипертрофией миокарда. При этом общая интенсивность метаболизма также может увеличиваться, играя адаптивную роль и вторично вызывая физиологическое увеличение массы органа.

Также одним из ключевых параметров, отражающих экофизиологическое состояние животных, служит индекс печени (*Нер.*, ‰) [Шварц, Смирнов, Добринский, 1968]. Данный показатель меняется в сторону уменьшения ($F(3,191) = 12,36; p=0,01$) в направлении от западных предгорий к восточным (рисунок 4.8). При этом наименьшие значения характерны для популяции, обитающей в черте города.

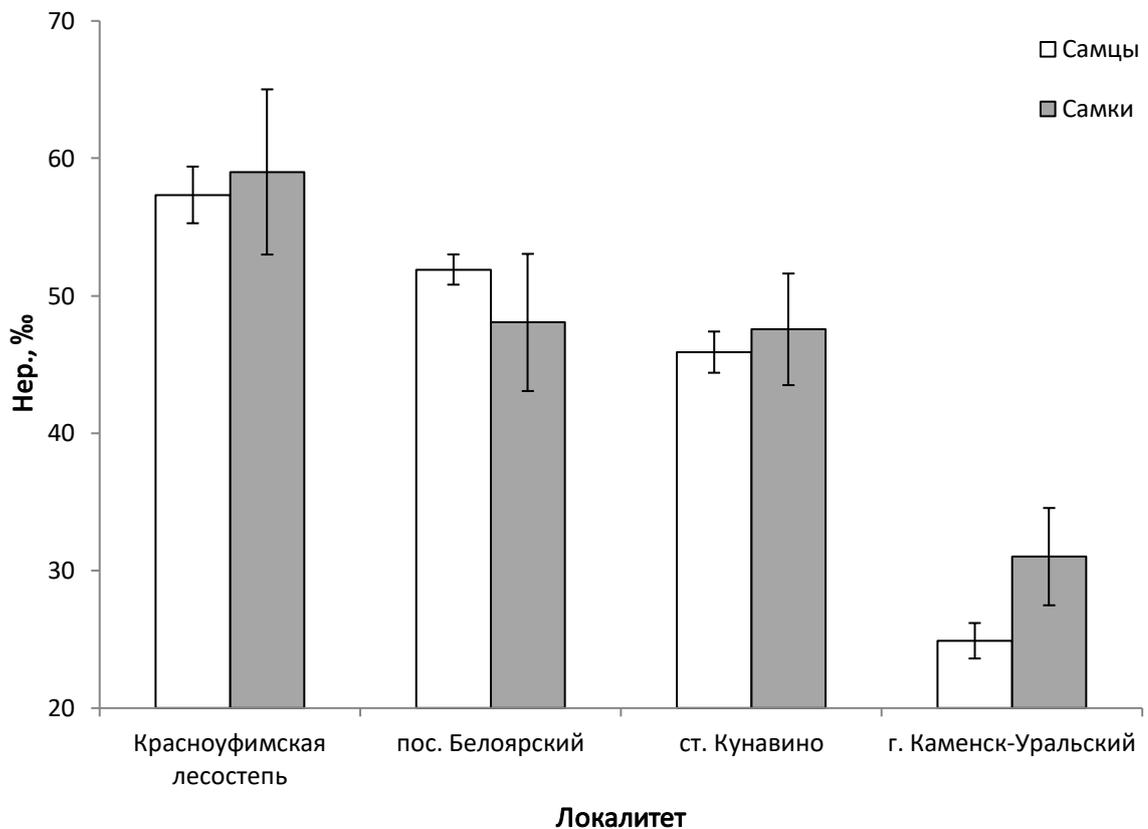


Рисунок 4.8 – Индексы печени самцов и самок прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в северных уральских популяциях

Известно, что масса печени в значительной мере зависит от интенсивности накопления и/или расходования гликогена и жиров [Аврамова, 1978]. Аккумулированного гликогена в печени хватает на непродолжительный период адаптации к стрессорам. При более длительном их действии начинают расходоваться жиры, что означает снижение массы печени. Кроме того, для самок характерна более высокая изменчивость по этому показателю ($F(3,293) = 20,12$; $p = 0,035$). Показано [Баранов, Валецкий, Яблоков, 1976], что подобный феномен может быть обусловлен различиями репродуктивного состояния самок в одной популяции, в частности, разной степенью развития яиц в половых путях.

Таким образом, низкие значения индекса печени у представителей городской популяции, вероятно, обусловлены значительными затратами энергии в условиях выраженного действия стрессоров (прежде всего, в форме рекреационной нагрузки на местообитание), как следствие, интенсивным расходом энергоемких веществ (жиров и углеводов), определяя повышенную функциональную активность печени.

Сравнить общую интенсивность обмена веществ у ящериц изучаемых популяций позволяет показатель упитанности (P/L), отражающий соотношение массы и размеров тела. По данному показателю представители городской популяции имеют более низкие значения ($F(2,981) = 26,34$; $p < 0,00001$) в сравнении с другими (рисунок 4.9). Несмотря на более крупные размеры тела *L. agilis* в черте г. Каменска-Уральского (таблица 4.1), показатель упитанности в городской популяции заметно ниже, чем в других. Размах вариабельности этого показателя для самок превышает таковой у самцов, что, скорее всего, связано с изменчивостью массы тела самок на разных стадиях репродуктивного цикла. Поскольку важность индекса упитанности состоит в его связи с уровнем метаболизма [Шварц, Смирнов, Добринский, 1968 ; Мисюра, 1989], можно заключить, что для представителей популяции в черте города в значительной степени характерна более высокая скорость обмена веществ. Данный феномен также можно рассматривать как результат действия стрессоров, вызывающих повышение затрат энергии и увеличение скорости метаболизма.

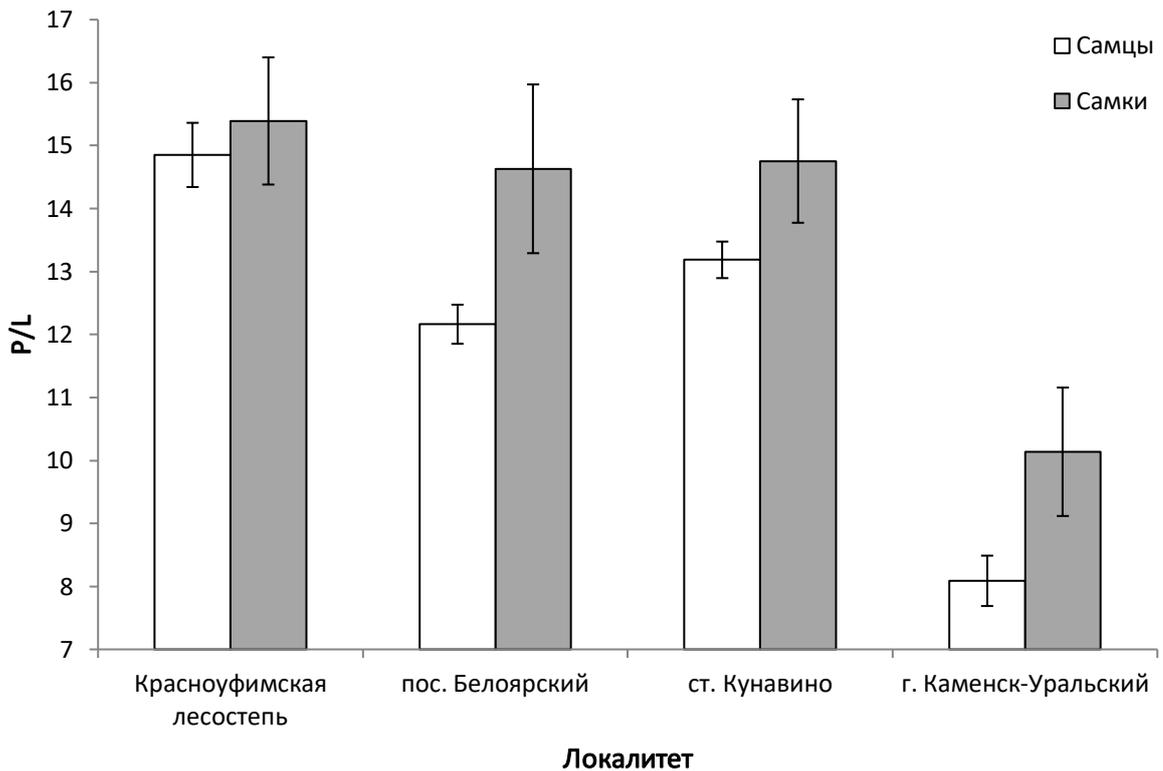


Рисунок 4.9 – Индексы упитанности самцов и самок прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в северных уральских популяциях

С точки зрения адаптивных возможностей прыткой ящерицы, ценность представляют физиологические адаптации организма, связанные со способностью повышать уровень обмена веществ в соответствии с экологическими механизмами поддержания жизни [Шварц, 1980] в условиях стресса.

Таким образом, морфофизиологические модификации в организме прыткой ящерицы выражены в разной степени, внося вклад в процесс физиологической адаптации. Изменения показателей жизненно важных органов позволяют организму выдерживать энергетический баланс в более пессимальных условиях. Индивидуумы, способные выдерживать этот баланс и переносить дополнительные энергозатраты адаптивного характера, получают преимущество в выживании и продолжении рода, поддерживая устойчивость популяции. Помимо описанных особенностей, в ходе и результате взаимодействия с комплексом внешних условий формируется совокупность характеристик прыткой ящерицы на популяционном уровне, о которых идет речь далее.

4.3 Численность, биомасса и плотность популяций

Установление численности объекта изучения выступает одной из первостепенных задач популяционно-экологического исследования, определяемого целью и задачами данной работы. Фактически численность популяций прыткой ящерицы есть результат проявления ключевых параметров, проявляющихся на популяционном уровне – размножения, смертности, территориального распределения, возможных миграций и внутривидовых отношений на фоне действия совокупности экологических факторов.

В работах по герпетофауне Уральского региона [Большаков, Вершинин, 2005 ; Вершинин, Большаков, 2007 ; Вершинин, 2007] отражены многолетние сведения о распространении и биологических особенностях прыткой ящерицы в районе исследований; накоплен большой объем материала о популяционных характеристиках этого вида на примере других частей ареала (в особенности, южных и западных). В то же время, сводные данные о численности и плотности северных уральских популяций практически отсутствуют, за исключением качественной оценки природоохранного статуса *L. agilis* как редкого вида для Среднего Урала [Красная книга..., 1996].

Численность и плотность популяций, а также биомасса прыткой ящерицы в пределах изучаемых локалитетов приведены в таблице 4.5. Наибольшая численность характерна для популяции в западных предгорьях ($F(3,244) = 58,21$; $p < 0,00001$). Сопоставимый размер характерен для городской популяции. В других локалитетах численность рептилий значительно ниже, что может быть связано с микроклиматическими параметрами, характером растительности, почвы и/или рельефа, в том числе в результате действия антропогенных факторов, и, как следствие, меньшей площадью станций, подходящих для обитания рептилий. Площадь заселенной части локалитетов увеличивается в ряду: окрестности станции Кунавино → окрестности поселка Белоярский → г. Каменск-Уральский → окрестности деревни Новый Бугалыш.

Таблица 4.5 – Численность, плотность популяций и биомасса прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в локалитетах восточных и западных предгорий Среднего Урала

Локалитет	Площадь, га*	Численность популяции*	Плотность, особей/га*	Биомасса, кг/га*	N
1	2	3	4	5	6
г. Каменск-Уральский	$\frac{9,2}{6,9}$	1396,6±91,2	$\frac{152,0 \pm 10,3}{202,4 \pm 23,2}$	2,14±0,15	184
Окрестности станции Кунавино	$\frac{12,5}{5,3}$	476,8±48,0	$\frac{38,1 \pm 4,3}{90,0 \pm 10,1}$	0,65±0,07	58
Окрестности поселка Белоярский	$\frac{17,6}{6,7}$	713,4±102,5	$\frac{40,5 \pm 9,8}{106,5 \pm 20,3}$	0,67±0,16	37
Окрестности деревни Новый Бугалыш	$\frac{23,1}{14,5}$	1467,0±39,6	$\frac{63,5 \pm 9,7}{101,2 \pm 8,3}$	1,21±0,18	219
Примечание.* – Столбец 2: числитель – общая площадь локалитета, знаменатель – площадь заселенной части локалитета. Столбец 3–5: M±m. Столбец 4: числитель – средняя плотность популяции, знаменатель – экологическая плотность популяции.					

Помимо определения усредненной численности *L. agilis*, совокупность данных, полученных на протяжении четырех сезонов, позволяет описать динамику численности популяций (рисунок 4.10). Характер изменения численности популяций в разных локалитетах сходен: встречаемость рептилий возрастает на протяжении большей части активного периода, в особенности в конце июля – начале августа, когда рост численности происходит за счет выхода сеголетков. В конце августа – начале сентября с началом ухода на зимовку численность активных особей резко снижается, к концу сентября рептилии встречаются очень редко.

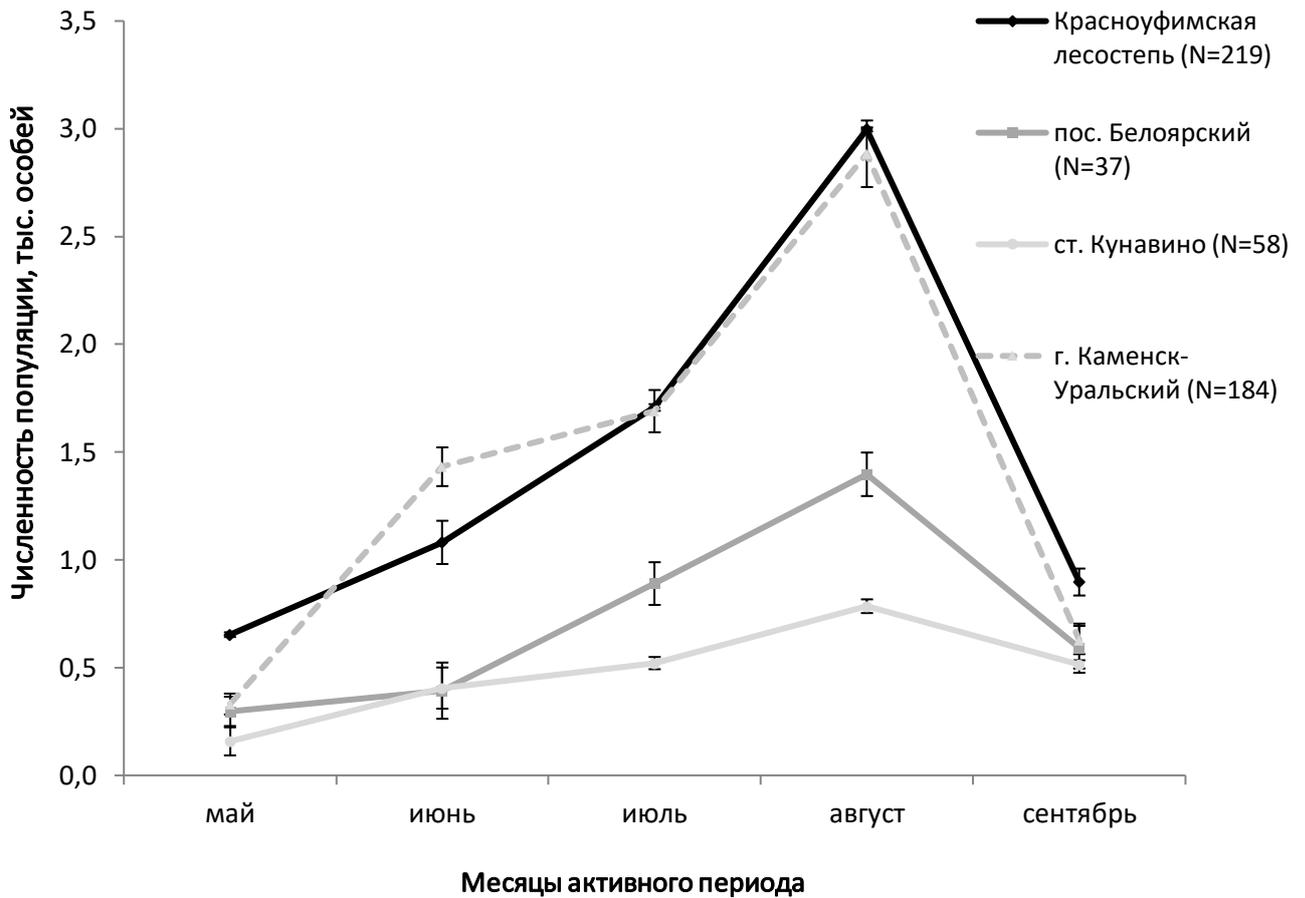


Рисунок 4.10 – Динамика численности уральских популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на протяжении активного периода

Экологическая плотность населения прыткой ящерицы (таблица 4.5) во всех изучаемых популяциях превышает среднюю плотность (до 2,6 раз), что служит характеристикой мозаичного распределения индивидуумов. Сравнение популяций по средней и экологической плотности указывает на значительное преобладание этих показателей для городской популяции ($F(2,914) = 67,70; p \ll 0,0001$). Данный случай можно рассматривать в качестве примера высокой локальной плотности на территории небольшой площади. Остепненные склоны поймы р. Исеть представляют собой подходящую основу местообитания рептилий, включая открытые, хорошо прогреваемые участки в сочетании с кустарниковыми зарослями, которые используются в качестве мест для убежищ и добывания пищи. Фрагментация ландшафта в черте города выражена достаточно сильно и, вероятно, накладывает отпечаток на формирование поселения высокой плотности.

На периферии данной территории находок ящериц не отмечено. Кроме того, городская популяция характеризуется существенным преобладанием над другими по удельной биомассе, значение которой сопоставимо с таковым для некоторых частей ареала [Гаранин, 1977], где прыткая ящерица служит типичным примером массового вида. На основании этих данных можно сделать вывод о важности прыткой ящерицы как компонента сообществ городской черты.

Исследования показывают, что в настоящее время совокупность периферических группировок прыткой ящерицы на изучаемых территориях можно рассматривать в качестве неравновесной метапопуляционной системы, в составе которой экологические популяции разной величины изолированы друг от друга в силу мозаичного распределения рептилий и взаимного расположения подходящих станций. Данная метапопуляционная система проявляет ряд особенностей, характерных для внутривидовых групп с высоким риском исчезновения [Harrison, 1994 ; Hanski, 1999]: пространственное разделение локальных групп без выраженных градиентов, небольшие размеры местообитаний, малая численность некоторых популяций.

Помимо ключевых количественных характеристик популяций в целом, не меньший интерес представляют особенности пространственного распределения животных в пределах станций, поскольку они служат наблюдаемым результатом использования подходящего жизненного пространства. Описание данных характеристик северных популяций прыткой ящерицы приведено ниже.

4.4 Территориальная структура

В изучении популяционной организации политипического вида (такого, как *L. agilis*) ключевым аспектом является характеристика пространственного распределения индивидуумов и их группировок, а также обзора основных факторов, определяющих выражение территориальной структуры популяций [Розанов, Яблоков, Подмарев, 1977 ; Яблоков, Баранов, Розанов, 1981]. В данном разделе приведены результаты исследования, позволяющие описать характер

распределения рептилий в пределах рассматриваемых локалитетов как один из важнейших аспектов популяционной структуры.

Вышеописанные методы, помимо определения биомассы, численности и плотности населения, позволяют анализировать перемещения прыткой ящерицы, что необходимо для определения средних радиусов репродуктивной активности с последующим применением этих показателей для описания территориальной структуры популяций. Данные показатели приведены на рисунке 4.11.

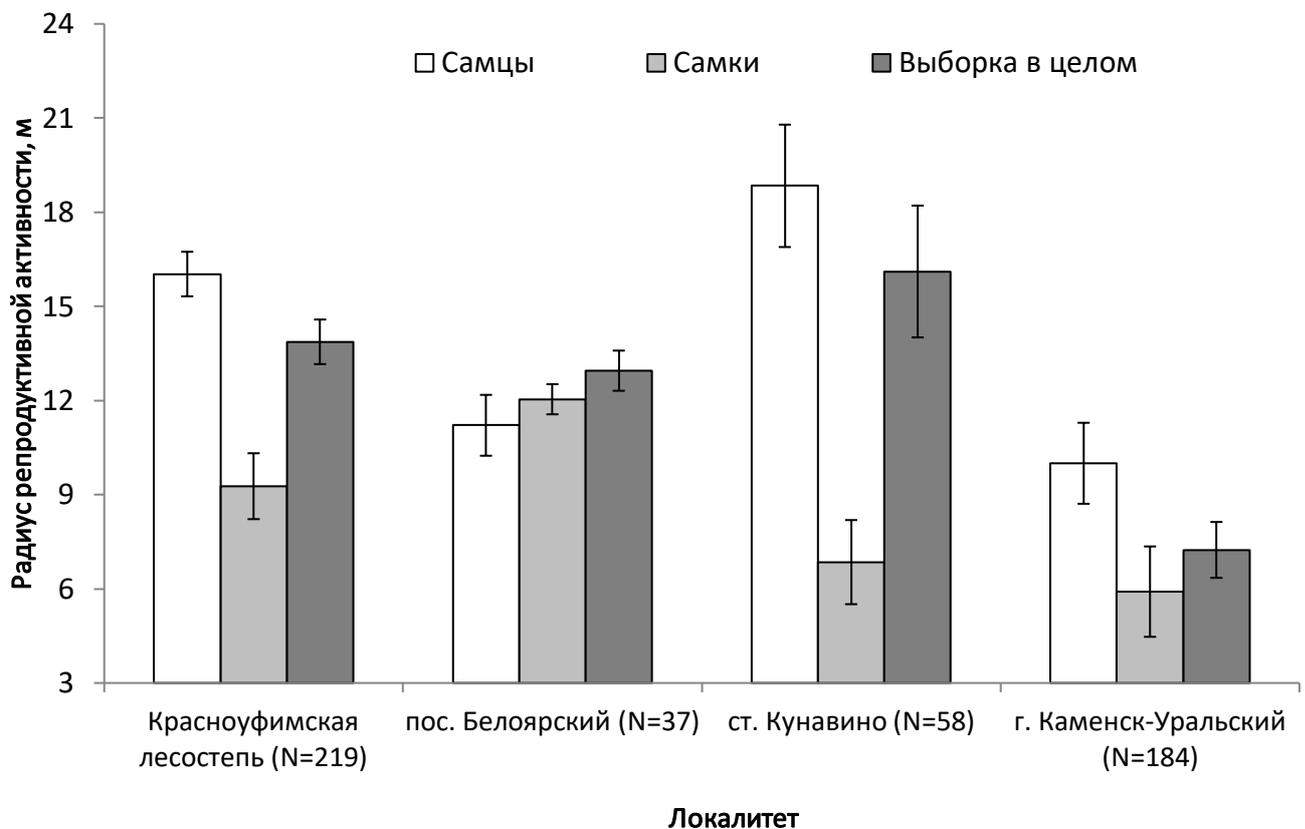


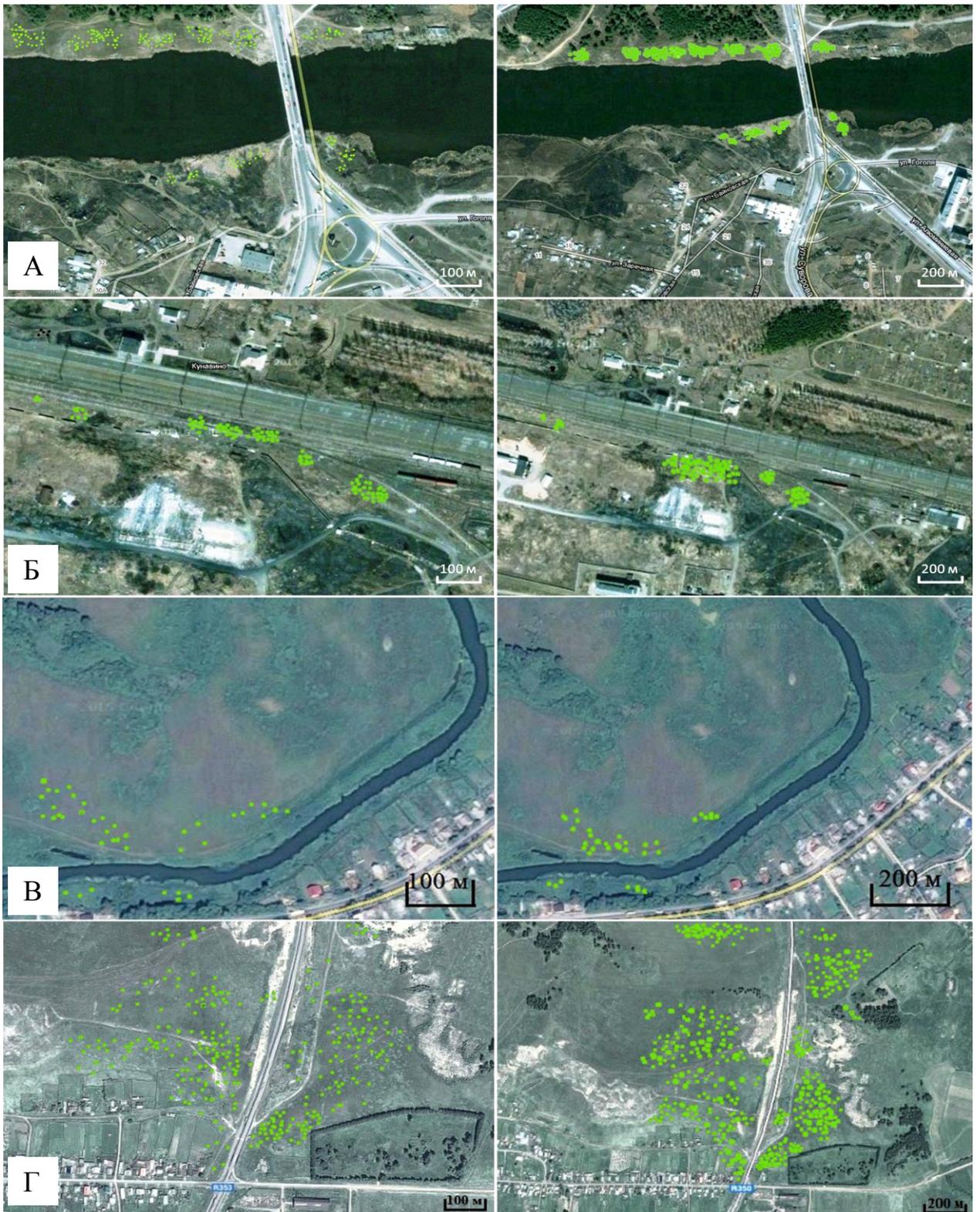
Рисунок 4.11 – Радиусы репродуктивной активности прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в популяциях западных и восточных предгорий Среднего Урала

Радиусы репродуктивной активности индивидуумов, как в восточных, так и в западных предгорьях оказываются достаточно небольшими, особенно в городской популяции. Большинство половозрелых особей встречается не далее 6–15 м от места их первичного мечения в возрастном состоянии сеголетков. Небольшие радиусы репродуктивной активности указывают на малые размеры ареалов,

занимаемые элементарными и экологическими популяциями, а также на возможность изоляции локальных групп, что особенно ярко проявляется на фоне неоднородности среды: в условиях урбанизации и высокой степени фрагментации ландшафта. В данном случае интенсивность генетического обмена между ними со временем должна стремиться к нулю. Именно из этих соображений изучаемые «локалитетные» группировки прыткой ящерицы рассматриваются в качестве самостоятельных популяций, каждая из которых в течение длительного времени (большого числа поколений) способна поддерживать генетическую структуру.

Результаты изучения локализации и перемещений рептилий позволяют проиллюстрировать мозаичность пространственного распределения прыткой ящерицы в разном масштабе (рисунок 4.12). Во всех локалитетах дисперсия индивидуумов превышает среднее расстояние между ними ($\sigma^2/\bar{m} > 1$) и увеличивается в ряду: г. Каменск-Уральский → окрестности поселка Белоярский → окрестности станции Кунавино → окрестности деревни Новый Бугалыш. Агрегированный (пятнистый) тип пространственного распределения также отмечен для других частей видового ареала [Тертышников, 1976 ; Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в ; Завьялов, Табачишин, Шляхтин, 2000]. Малые группы особей относительно друг друга также распределяются мозаично. Характер пространственной структуры популяций определяется сочетанием экзогенных и эндогенных факторов.

Экзогенные (средовые) факторы проявляются в локальной специфике местообитаний при близком рассмотрении: характере растительности, малых формах рельефа, степени фрагментации территорий. Совокупность полученных результатов свидетельствует о том, что взаимное расположение элементарных популяций (малых групп особей) прыткой ящерицы определяет агрегированный характер пространственного распределения в пределах экологических популяций. Размеры элементарных популяций могут варьироваться: они зависят от площади участков обитания индивидуумов с одной стороны и определяются численностью и плотностью экологической популяции с другой.



А – г. Каменск-Уральский, Б – окрестности станции Кунавино, В – окрестности поселка Белоярский, Г – окрестности деревни Новый Бугалыш. Индивидуальные участки обозначены зелеными точками

Рисунок 4.12 – Мозаичное пространственное распределение прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в локалитетах восточных (А – В) и западных (Г) предгорий Среднего Урала

Если принять элементарную популяцию в качестве единицы локального поселения прыткой ящерицы, то при уменьшении масштаба элементарные популяции должны объединяться в более крупные совокупности с выраженными центрами плотности. Эти центры плотности могут оказаться в определенной степени изолированными друг от друга. Здесь ключевые роли могут играть площадь локалитета, степень фрагментации ландшафта, наличие связующих «коридоров». Показано [Хабибуллин, 2011], что изоляция малых групп индивидуумов особенно заметно проявляется в более фрагментированном ландшафте, то есть в условиях выраженной урбанизации.

Таким образом, на небольшом сплошном участке подвидового ареала можно выделить пространственные группировки нескольких иерархических уровней, которые проявляются при изменении масштаба графического отображения. Поэтому для более полного описания территориальной структуры популяций учет иерархичности внутривидовых групп и изменений масштаба должен быть необходимым.

Эндогенные факторы, определяющие пространственную структуру популяций, проявляются в особенностях образа жизни рептилий. Поскольку прыткая ящерица ведет в большей степени оседлый образ жизни, для представителей этого вида характерен интенсивный тип использования жизненного пространства. Это проявляется в формировании индивидуальных участков, используемых взрослыми особями в течение нескольких лет. Понятия «индивидуальный участок» и «участок обитания» здесь приводятся как синонимы и применяются в широком смысле: в состав индивидуального участка входит как охраняемая территория, так и перекрываемые зоны [Шилов, 1977]. Индивидуальный участок ограничен крайними точками более или менее частой встречаемости индивидуума [Реймерс, 1990]. Размер участка обитания неразрывно связан с особенностями внешней среды, отмеченными ранее: площадь локалитета, обеспеченность пищей, наличие прогреваемых мест для терморегуляции, зарослей мелких кустарников, подходящих почв для рытья нор. Средняя площадь участков обитания прыткой ящерицы увеличивается от восточных предгорий

к западным в ряду: г. Каменск-Уральский ($16,4 \pm 8,9 \text{ м}^2$, пределы $8,7\text{--}26,3 \text{ м}^2$) → окрестности станции Кунавино ($20,8 \pm 9,3 \text{ м}^2$, пределы $11,2\text{--}31,5 \text{ м}^2$) → окрестности поселка Белоярский ($44,6 \pm 18,5 \text{ м}^2$, пределы $29,4\text{--}68,0 \text{ м}^2$) → окрестности деревни Новый Бугалыш ($90,7 \pm 28,7 \text{ м}^2$, пределы $22,4\text{--}119,6 \text{ м}^2$).

Площади участков обитания взрослых самцов во всех изучаемых популяциях значимо ($F(3,218) = 32,09$; $p < 0,01$) превышают таковые для взрослых самок. В связи с привязанностью к индивидуальным участкам для взрослых особей прыткой ящерицы характерно территориальное поведение, направленное на удержание участка обитания и снижение конкуренции за ресурсы. На примере городской популяции оно особенно выражено. При повышенной плотности населения на фоне небольшой площади локалитета участки обитания, в том числе охраняемые территории самцов часто перекрываются, и нередко можно наблюдать агрессивное поведение взрослых самцов по отношению друг к другу при пограничных конфликтах. В то же время охраняемая территория самца часто перекрывается с индивидуальными участками нескольких взрослых самок, по отношению к которым агрессия самца практически не проявляется. Сеголетки и полувзрослые особи, не проявляющие территориального поведения, чаще всего встречаются на заселенной взрослыми животными территории, точнее, на перекрываемых зонах участков обитания. Агрессивное поведение взрослых ящериц по отношению к неполовозрелым проявляется достаточно редко. В этом смысле перекрываемые зоны участков обитания можно рассматривать как «контактные». Так наблюдается дифференцированное проявление территориальности [Шилов, 1967], способствующее более эффективному использованию жизненного пространства и его увеличению за счет расселения молоди. В то же время агрессия взрослых особей может быть одним из стрессовых механизмов регуляции численности и экологической плотности [Шилов, 1984]. На примере живородящей ящерицы показано [Massot, 1992], что характер расселения молодых животных на свободные территории зависит от плотности популяции.

Привязанность прыткой ящерицы к индивидуальным участкам также может проявляться в форме хоминга, выраженность которого зависит от степени удаления от участка обитания. Показано [Strijbosch, Rooy, Voesenek, 1983], что частота возвращений особи на свой индивидуальный участок обратно пропорциональна расстоянию до него.

Таким образом, в пределах изучаемых популяций *L. agilis* систему отношений индивидуумов на фоне их пространственного распределения можно описать как совокупность индивидуальных участков с охраняемыми территориями и перекрывающимися зонами контактов. Мозаичное распределение служит формой проявления пространственной дифференциации, в то время как взаимоотношения особей – функциональной интеграции на поведенческом уровне. Биологический смысл этих противоположно направленных процессов заключается в оптимизации уровня конкуренции наряду с достаточной контактностью, обеспечивающей целостность и устойчивость надорганизменной системы [Алее, 1931]. Сочетанное проявление дифференциации и интеграции дает основание использовать понятие «пространственно-этологическая структура популяции» [Шилов, 1977].

Популяционную организацию подобного рода принято считать результатом прогрессивной эволюции для широкоареальных политипических видов [Ивантер, 2017], таких как *L. agilis*. Усложненная пространственно-этологическая структура с одной стороны должна обеспечивать адаптивную устойчивость и функциональную лабильность, а с другой – необходимый уровень микроэволюционной активности, способность к изменениям адаптивного рода и возможность расселения. Специфика пространственного распределения животных играет определяющую роль при освоении новых местообитаний, а также для существования популяций прыткой ящерицы в долгосрочной перспективе.

Существование популяции прыткой ящерицы с относительно высокой плотностью и численностью на небольшой территории в черте города подтверждает данные по другим группам животных [Thomas et al., 2001] о том, что для длительного существования и сохранения популяций увеличение емкости

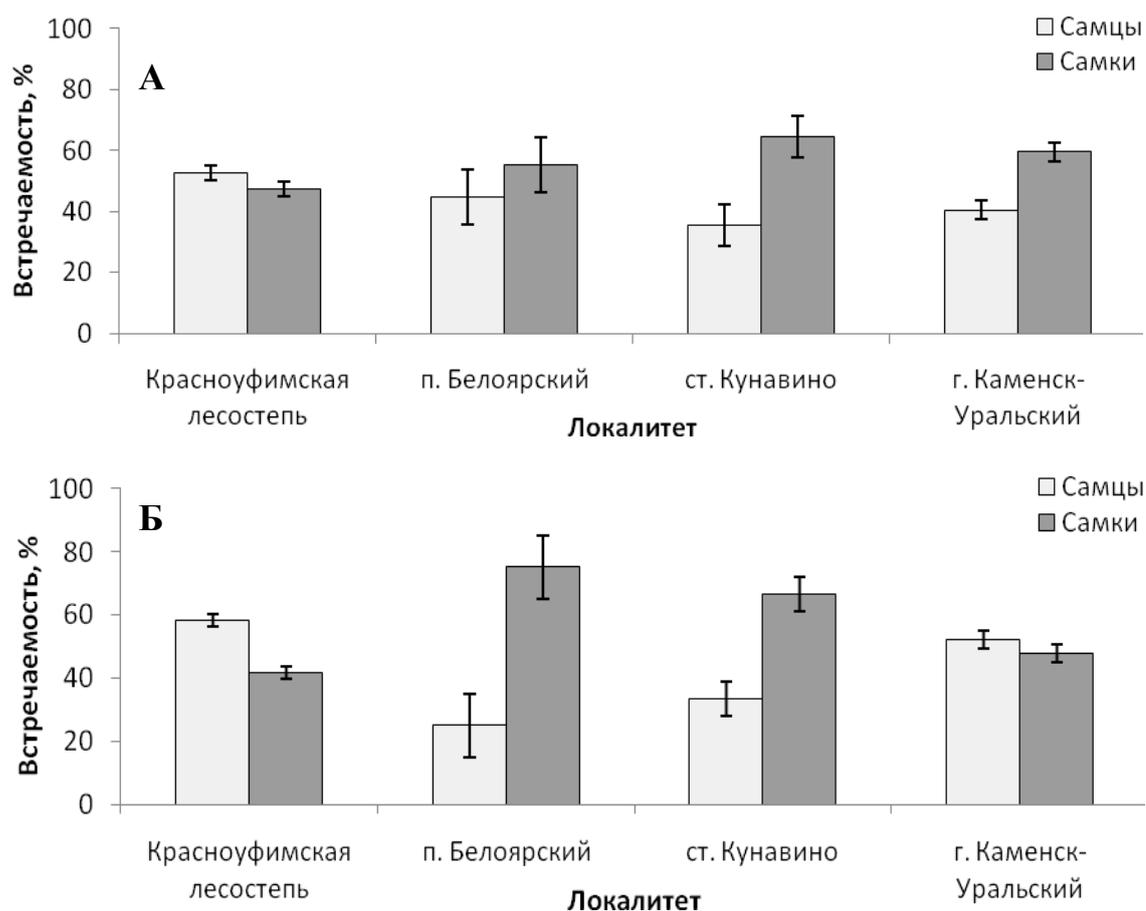
среды будет более перспективным по сравнению с увеличением количества местообитаний или их соединением друг с другом. С другой стороны, на примере живородящей ящерицы экспериментально показано [Lecomte et al., 2004], что жизнеспособность метапопуляционной системы можно повысить за счет выравнивания размера популяций и образования связующих «коридоров» для обеспечения генетического обмена в системе.

Приведенное на рисунке 4.12 картирование пространственного распределения животных, прежде всего, дает представление о локализации всех зарегистрированных особей без учета их деления на группы по размерам тела, возрастному состоянию или половому признаку. Между тем, соотношение разных полов, размерных и возрастных групп может в значительной степени определять динамику численности, особенности пространственной структуры, которые описаны выше, а также накладывать отпечаток на репродуктивные характеристики популяции. Регистрация рептилий разных размерных и возрастных групп на протяжении четырех сезонов позволяет отследить изменения размеров тела животных. Данные вопросы требуют отдельного рассмотрения.

4.5 Соотношение полов и размерная структура

Результаты учета рептилий в западных и восточных предгорьях на протяжении трех сезонов 2011–2014 гг. позволяют описать соотношение представителей разных полов в изучаемых популяциях (рисунок 4.13).

Среди взрослых животных западной и белоярской популяции соотношение самцов и самок приближается к равным долям. В других популяциях самки встречаются чаще ($\chi^2 = 6,81$; $p = 0,015$). У полувзрослых особей в западных предгорьях проявляется преобладание самцов ($\chi^2 = 4,53$; $p = 0,005$), а в восточных – преобладание самок ($\chi^2 = 3,68$; $p = 0,020$) за исключением городской популяции.



А – взрослые особи, Б – полувзрослые особи

Рисунок 4.13 – Соотношение полов в северных уральских популяциях прыткой ящерицы *Lacerta agilis*

По сводным литературным данным, соотношение полов в разных популяциях прыткой ящерицы сходно и должно стремиться к паритетному [Щепотьев, 1948 ; Прыткая ящерица, 1976], как для взрослых, так и для неполовозрелых животных. В то же время в северных популяциях, а также в техногенно трансформированных и селитебных ландшафтах отмечено увеличение доли самок [Куранова, 1998 ; Гассо, 2002 ; Хайрутдинов, 2009]. Преобладание самок должно быть стратегически выгодно для популяции, поскольку это увеличивает или, по крайней мере, сохраняет ее репродуктивный потенциал. В свою очередь снижение доли взрослых самок может со временем привести к вымиранию популяции. Следует отметить, что доля активных животных, которых можно зарегистрировать, неразрывно связана с их репродуктивным статусом, сезоном и объемом выборки [Коросов, 2010]. Таким образом, соотношение числа

самок и самцов, регистрируемое при полевых учетах может быть случайной величиной, не отражающей реальное соотношение полов в локальной популяции [Коросов, 2015]. Среди потенциальных факторов, вносящих вклад в наблюдаемое соотношение полов, можно отметить высокую активность крупных взрослых самцов в сравнении с самками, и как следствие, их возможную пониженную выживаемость на восточном склоне. При этом для менее крупных, в том числе неполовозрелых самцов характерно более скрытное поведение, которое может способствовать их выживанию, тем самым повышая процент самцов, входящих в репродуктивное ядро [Olsson et al., 2010]. Таким образом, при описании соотношения полов необходимо учитывать возрастное состояние животных как один из определяющих факторов.

Согласно наиболее распространенным сведениям, в начале активного периода в популяциях *L. agilis* выделяют нескольких групп, отличных по размерам тела и биологическому возрасту [Даниелян и др., 1976 ; Булахова, Куранова, Савельев, 2007]. Одна из таких групп представлена годовиками (*subadultus-1*) – особями, пережившими одну зимовку. Вторая группа состоит из неполовозрелых двухгодовиков (*subadultus-2*), перезимовавших дважды. Третья группа – взрослые животные (*adultus*), пережившие более двух зимовок. К концу периода активности помимо перечисленных групп выделяются сеголетки (*juvenis*). При этом отмечается неоднозначность разделения второй и третьей возрастных групп, поскольку для разных популяций характерна изменчивость размеров тела по достижении половой зрелости. Например, по сводным данным А. С. Баранова с соавторами [Баранов, Валецкий, Яблоков, 1976] усредненный диапазон длины тела (*L.*) половозрелых рептилий в лесостепных популяциях составляет 61–80 мм для самцов и 55–76 мм для самок. В подобных случаях на меру этой изменчивости может существенно влиять разница в размерах взрослых животных разного календарного возраста. Тем не менее, достаточно широко распространено представление структуры популяций в виде размерных классов [Коли, 1979 ; Пианка, 1981 ; Vigon, 1989], на основании которого можно выделять разные группы, подчеркивая гетерогенность популяции. Кроме того, показано

[Песков, Малюк, Петренко, 2013], что рептилии разного возраста хорошо дифференцируются по размерам и пропорциям тела, что позволяет с высокой вероятностью (96–100 %) определять биологический возраст индивидуумов и по этим данным анализировать возрастную структуру популяций.

В процессе описания размерной структуры изучаемых популяций прыткой ящерицы выделены размерные классы рептилий и определен характер их разнообразия в популяциях с применением показателя размерной гетерогенности, согласно формуле: $\Delta = \frac{1}{\sum P_i^2}$, где P_i – доля особей i -го размерного класса. Анализ значений этого показателя позволяет оценить реакцию популяции на совокупное действие внешних факторов [Коли, 1979].

Графическое отображение размерной структуры популяций прыткой ящерицы на основании полученных результатов приведено на рисунке 4.14.

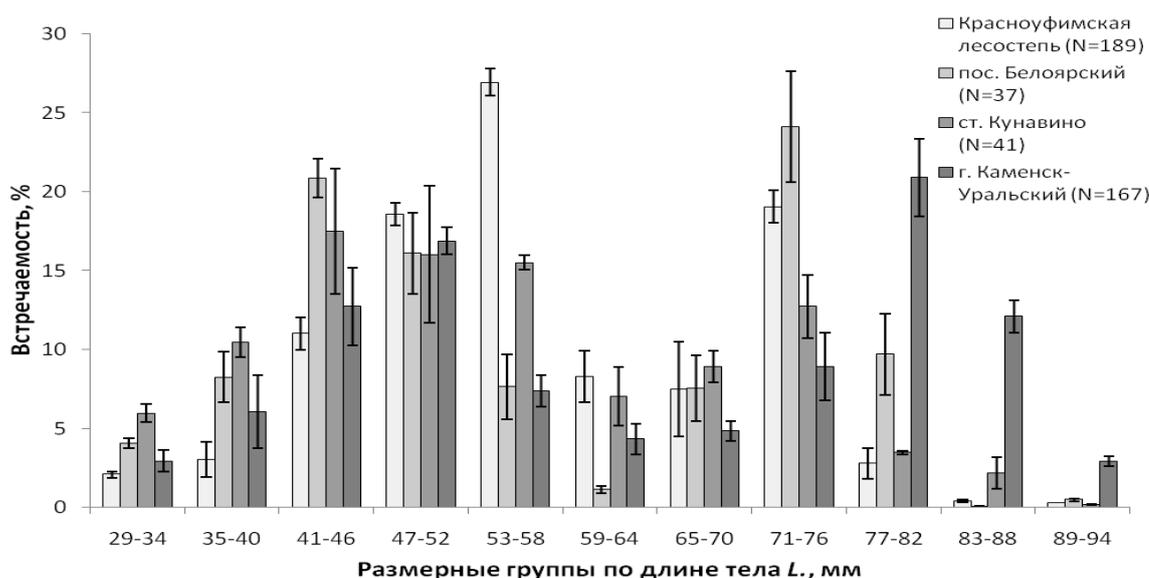


Рисунок 4.14 – Встречаемость размерных групп прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в локалитетах западных и восточных предгорий Среднего Урала

Проявляется преобладание двух групп: неполовозрелых особей, имеющих длину тела 41–58 мм и взрослых рептилий с длиной 70–88 мм. Как отмечено ранее, более крупные представители характерны для городской популяции. Меньшие средние значения длины тела характерны для сеголетков западной популяции; при этом абсолютный минимум отмечен в городской популяции.

Анализ показателя гетерогенности указывает на большее разнообразие размерных категорий в городской популяции *L. agilis* восточных предгорий ($F(3,264) = 39,51; p < 0,001$) в сравнении с другими (таблица 4.6). Данный индекс, фактически, служит количественным отражением размаха изменчивости по размерным классам.

Таблица 4.6 – Показатели размерной гетерогенности в северных уральских популяциях прыткой ящерицы *Lacerta agilis*

Локалитет	Индекс размерной гетерогенности (Δ)*	N
г. Каменск-Уральский	$9,01 \pm 0,12$	184
	$8,84 \pm 0,16$	
	$7,98 \pm 0,15$	
Окрестности станции Кунавино	$7,91 \pm 0,88$	58
	$5,35 \pm 0,49$	
	$7,83 \pm 0,99$	
Окрестности поселка Белоярский	$6,97 \pm 0,41$	37
	$5,92 \pm 0,94$	
	$6,36 \pm 1,24$	
Окрестности деревни Новый Бугалыш	$5,81 \pm 0,15$	219
	$6,11 \pm 0,39$	
	$5,07 \pm 0,09$	
Примечание.*– $M \pm m$. Верхний ряд – самцы, средний ряд – самки, нижний ряд – выборка в целом.		

Некоторые авторы [Пианка, 1981 ; Солбриг О., Солбриг Д., 1982] рассматривают повышенный уровень гетерогенности как проявление стабильности популяции. Исходя из этих соображений, длительное существование городской популяции *L. agilis* на восточном склоне в определенной степени можно считать результатом этого разнообразия на фоне действия стрессовых факторов. Также размерная гетерогенность может служить одним из проявлений повышенной изменчивости периферических популяций.

Таким образом, результаты указывают на сходство общего характера размерной структуры популяций западного и восточного склона. Повышенная

частота встречаемости молодых животных может быть связана с сезонным увеличением численности сеголетков и их интенсивным ростом в конце активного периода. После первой зимовки молодые животные по мере роста распределяются по нескольким смежным размерным классам. В то же время, рост взрослых животных существенно замедляется, и к наступлению половой зрелости они остаются в достигнутом размерном классе. Также взрослые особи бывают гораздо более заметны и чаще обнаруживаются. Эти факторы, вероятно, приводят к образованию второй вершины частотного распределения.

Для подтверждения данных гипотез необходимым условием служит определение динамики роста животных разных возрастных групп, что позволяет сделать анализ повторной встречаемости рептилий с замерами длины тела и определением индексов абсолютного и относительного прироста [Мина, Клевезаль, 1976]. Значения этих параметров представлены в таблице 4.7.

Таблица 4.7 – Годовые изменения показателей длины тела в виде абсолютного и относительного приростов в разных возрастных группах прыткой ящерицы *Lacerta agilis* северных уральских популяций

Локалитет	Абсолютный прирост $\Delta L.$, мм*	Относительный прирост $\Delta L./L.$, %*	N
г. Каменск-Уральский	$29,48 \pm 2,06^*$	$77,21 \pm 2,01$	184
	$14,94 \pm 1,27$	$42,88 \pm 1,40$	
	$15,28 \pm 1,04$	$19,37 \pm 3,01$	
Окрестности станции Кунавино	$18,16 \pm 1,71$	$71,41 \pm 2,59$	58
	$15,94 \pm 2,01$	$44,83 \pm 1,07$	
	$11,93 \pm 1,45$	$21,02 \pm 1,74$	
Окрестности поселка Белоярский	$20,91 \pm 4,94$	$70,26 \pm 9,24$	37
	$13,05 \pm 1,01$	$49,01 \pm 8,59$	
	$12,95 \pm 0,93$	$20,58 \pm 3,97$	
Окрестности деревни Новый Бугалыш	$24,07 \pm 0,61$	$69,35 \pm 4,61$	219
	$18,91 \pm 1,37$	$56,19 \pm 3,25$	
	$9,59 \pm 1,07$	$27,37 \pm 4,94$	
Примечание.* – $M \pm m$. Верхний ряд – сеголетки, средний ряд – полувзрослые, нижний ряд – взрослые особи.			

Динамика увеличения размеров тела для рептилий трех возрастных групп указывает на более высокую скорость роста сеголетков, которые за короткий период времени успевают «перейти» в более крупный размерный класс. Наибольший прирост наблюдается у сеголетков в городской популяции на восточном склоне – более 77 % ($F(2,511) = 36,28; p=0,01$). Сопоставление этих данных с сезонной динамикой численности прыткой ящерицы (рисунок 4.9) подтверждает предположение о формировании первой вершины частот (рисунок 4.14) за счет интенсивного увеличения численности и размеров тела неполовозрелых рептилий. Гипотеза образования второго пика подкрепляется данными, указывающими на снижение относительного прироста по достижении половой зрелости. Большинство половозрелых особей в городской популяции имеют более крупные размеры в сравнении с другими популяциями (рисунок 4.14), что означает более позднее наступление половой зрелости.

В динамике размеров тела молодых и взрослых представителей одного пола достоверных межпопуляционных отличий не обнаружено: характер роста самцов или самок в разных популяциях сходен. Известно, что скорость роста детерминирована как особенностями эмбрионального развития, так и комплексом внешних факторов: особенности рельефа, гидротермический режим, метеоусловия сезона [Булахова, Куранова, Савельев, 2007]. Эти факторы являются определяющими в проявлении фенологической специфики популяций. Более подробно этот вопрос будет рассмотрен в следующей главе.

5 Ритмы активности и трофическая ниша прыткой ящерицы в уральских популяциях

В этой главе рассматривается ряд особенностей образа жизни прыткой ящерицы изучаемых локалитетов (суточная и сезонная ритмика), а также приводятся сведения об экологии питания и спектре консументов. Главная цель научного поиска, накопления и анализа информации в данных сферах должна быть направлена на более полное изучение функциональной роли северных популяций этого вида в наземных экосистемах.

5.1 Суточная и сезонная активность

Описание особенностей жизнедеятельности животных в местных условиях не обходится без привлечения сведений о ритмах их активности в связи с динамикой действия определяющего температурного фактора. Способность рептилий эффективно использовать тепловую энергию внешних источников для поддержания определенной скорости метаболизма известна давно. Также накоплено много данных о дискретной и непрерывной разнице температур внутренней среды организма и внешнего окружения, что позволяет считать пойкилотермность прыткой ящерицы достаточно условной [Слоним, 1971, 1984 ; Антипчук и др., 1976]. Совокупность полученных и литературных данных о термических условиях среды, динамике ректальной температуры тела рептилий и формах их поведения позволяет провести анализ суточной и сезонной активности животных в северных популяциях. Описание форм терморегулирующего поведения ящериц приводится по методическим работам [Черлин, Музыченко, 1988 ; Черлин, 2010, 2012].

Общее представление о взаимосвязи внешних термоусловий и внутренней температуры рептилий могут составить полученные показатели температуры внешней среды (приземного воздуха T и войлочного горизонта почвы T_S), относительной влажности воздуха φ и температуры тела *L. agilis* T_R (таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Ключевые показатели микроклимата местообитаний и температура тела во время наибольшей активности прыткой ящерицы *Lacerta agilis* уральских популяций

Локалитет	$T, ^\circ\text{C}^*$	$T_s, ^\circ\text{C}^*$	$\varphi, \%^*$	$T_R, ^\circ\text{C}^*$	r^*	N
г. Каменск-Уральский	$26,8 \pm 8,3$	$26,3 \pm 4,3$	$57,4 \pm 8,9$	$29,4 \pm 8,6$	$0,82 \pm 0,18$	116
	26	27	59	28		
	$12,5 \pm 39,8$	$15,8 \pm 38,1$	$18,7 \pm 86,2$	$24,9 \pm 38,0$		
Окрестности станции Кунавино	$24,9 \pm 9,4$	$22,2 \pm 5,4$	$60,7 \pm 6,4$	$26,8 \pm 8,3$	$0,73 \pm 0,09$	35
	24	26	56	27		
	$13,1 \pm 34,7$	$14,0 \pm 34,0$	$27,8 \pm 79,5$	$22,0 \pm 37,8$		
Окрестности поселка Белоярский	$21,4 \pm 4,9$	$23,9 \pm 6,0$	$64,1 \pm 4,5$	$27,6 \pm 5,9$	$0,69 \pm 0,08$	31
	24	26	58	29		
	$11,9 \pm 36,4$	$19,3 \pm 42,5$	$23,0 \pm 82,9$	$20,8 \pm 35,1$		
Окрестности деревни Новый Бугалыш	$27,1 \pm 6,3$	$28,0 \pm 4,6$	$43,7 \pm 7,9$	$31,8 \pm 9,4$	$0,76 \pm 0,13$	158
	26	28	51	31		
	$12,6 \pm 44,0$	$18,9 \pm 45,9$	$21,1 \pm 78,0$	$22,3 \pm 37,4$		
Примечание. * – Верхний ряд – $M \pm m$, средний ряд – мода, округленная до целого, нижний ряд – Min–Max, r – коэффициент корреляции Пирсона между ректальной температурой, температурой приземного воздуха и подстильно-войлочного горизонта почвы.						

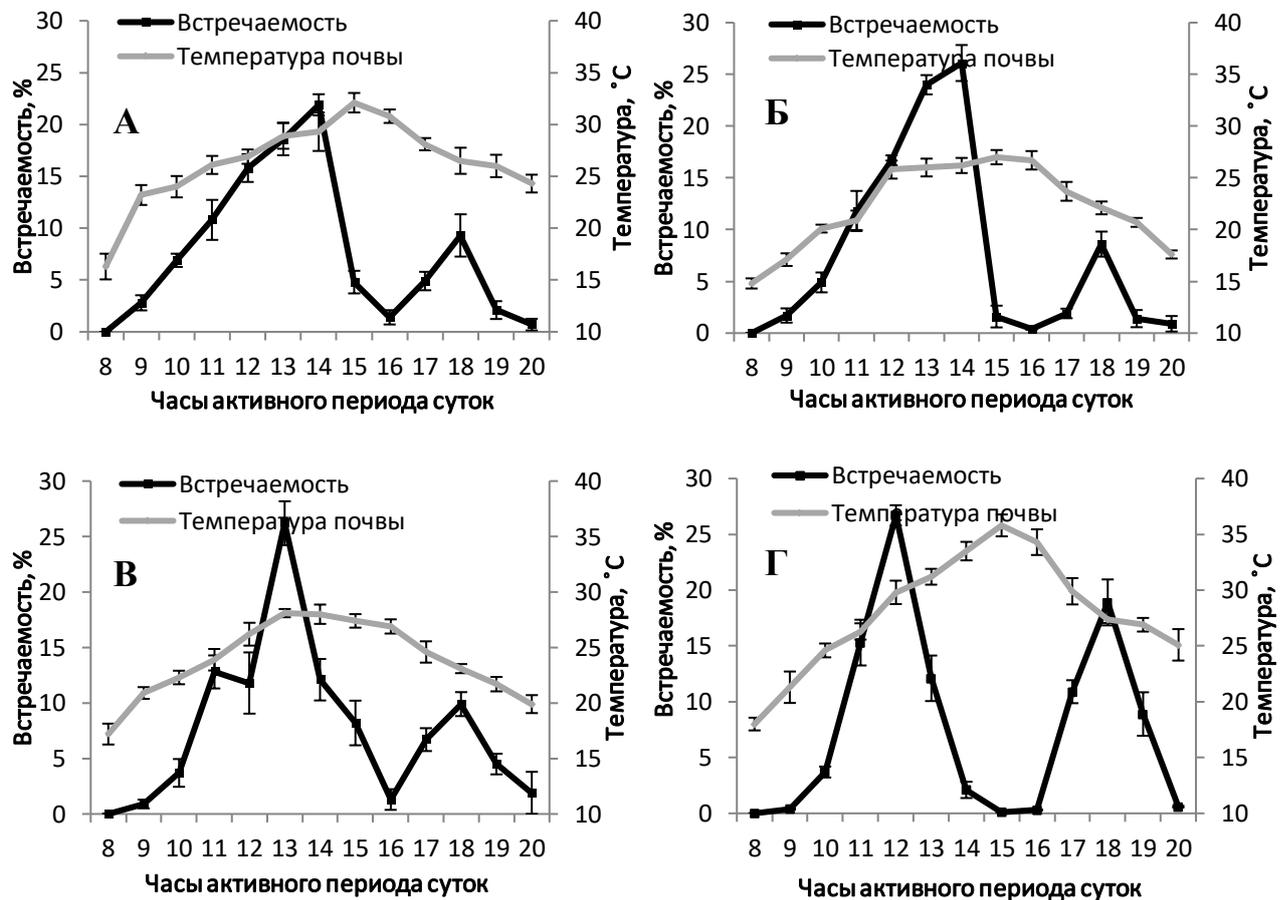
Можно отметить определенные различия ректальной и внешней температуры в пределах $2-5^\circ\text{C}$. В то же время, использование коэффициента корреляции Пирсона (r) указывает на достоверную связь ($p \ll 0,01$) температуры тела и внешней среды.

В приведенной совокупности можно выделить показатели внутренней температуры в выражении термобиологического минимума и максимума. Они составляют $20,8^\circ\text{C}$ и $38,0^\circ\text{C}$ соответственно. Значения моды, входящие в размах внутренних температур можно рассматривать как «предпочитаемую» температуру, отражающую физиологический оптимум в местных условиях [Кропачев, 2013, 2014 ; Литвинов, 2014].

Температура тела прыткой ящерицы, помимо прямой корреляции с термопараметрами внешней среды, может определяться и другими сопряженными факторами. Так, на примере популяции прыткой ящерицы Пермского края показана степень влияния солнечной радиации, а именно видимого спектра и

ультрафиолетового излучения на показатели внутренней температуры [Четанов, 2011]. При этом отмечается значительное влияние солнечного излучения на температуру тела ящериц в северных широтах, где интенсивность этого излучения относительно низкая.

Для более детального описания температурных показателей среды, а также связанной с ними суточной и сезонной ритмики животных необходимо отслеживать ключевые параметры с течением времени и регистрировать формы поведения животных, направленных на активную терморегуляцию. Динамика активности рептилий на фоне суточных изменений температуры подстильно-войлочного горизонта представлена на рисунке 5.1.



А – г. Каменск-Уральский, Б – окрестности станции Кунавино,

В – окрестности поселка Белоярский, Г – окрестности деревни Новый Бугалыш

Рисунок 5.1 – Суточная активность прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на фоне динамики температуры подстильно-войлочного горизонта почвы в западных и восточных предгорьях Среднего Урала

Прыткая ящерица – типичный дневной вид, наиболее активный при температурах тела, близких к значениям физиологического оптимума или несколько выше их. Большая часть животных выходит из укрытий в период с 9 до 10.30 часов при относительно низкой внешней температуре подстилочного горизонта почвы (16,2–18,9 °С). При этом показатели температуры тела рептилий находятся в пределах 23,0–25,8 °С. Данную фазу активности часто определяют как первое нагревание [Черлин, 2012 ; Литвинов и др., 2014]. Поведение рептилий в этот интервал времени характеризуется ритмичными малоамплитудными движениями конечностей и головы. Вероятно, так проявляется преимущественное использование эндогенных источников тепла, благодаря работе скелетных мышц при пониженной внешней температуре. С повышением температуры почвы активность и встречаемость рептилий возрастает, при превышении 28–31 °С – резко снижается: наступает период дневного отдыха, когда ящерицы обычно не покидают свои укрытия. Среднее время дневного отдыха составляет 2,76 часов. Практически всегда выражен второй пик активности в вечерние часы при температуре воздуха 24,8–27,3 °С. Ректальная температура тела в эту фазу активности находится в пределах физиологического оптимума (таблица 5.1). На протяжении активного периода суток, в том числе во время добывания пищи и в репродуктивный период, у прыткой ящерицы зарегистрированы формы термостабилизирующего и термонеutralного поведения, направленные на поддержание оптимума температуры тела путем ее циклических повышений и снижений либо удержания на относительно стабильном уровне. Первая форма поведения животных (термостабилизирующее) проявляется в быстрых циклических перемещениях с занятием открытых, хорошо прогреваемых, или, напротив, более затененных и прохладных участков субстрата в пределах индивидуальной территории. Таким образом, наблюдается «балансирование» между локальными участками с контрастной температурой. Вторым вариантом поведения (термонеutralное) выражается в наблюдаемой активности животных вблизи укрытий с относительно стабильным температурным режимом – нор, расщелин скальных выходов, низко расположенных пустот в стволах деревьев, зарослях мелких кустарников.

Таким образом, с одной стороны, температура тела прыткой ящерицы может варьироваться в широких пределах, а с другой – показывать определенную стабильность с течением времени [Вершинин, 2007 ; Галицын, 2014a]. Температурный фактор, в значительной мере определяя общий характер суточной ритмики прыткой ящерицы, также играет ключевую роль в формировании адаптивных механизмов терморегуляции на поведенческом уровне.

Помимо суточной активности, метеоусловия среды вообще и температурный режим в частности играют определяющую роль в динамике активности на протяжении сезона года [Вершинин, 2007 ; Черлин, 2010]. Согласно результатам хронологического учета, первые ящерицы выходят из зимних укрытий на поверхность 27–29 апреля в западных предгорьях и 13–15 мая в восточных. Первые весенние регистрации рептилий касаются крупных половозрелых животных. Вторая «волна» выхода из зимовки начинается 18–20 мая на западном склоне и 19–22 мая на восточном. Она большей частью представлена полувзрослыми особями. Начало периода регистрации молодых ящериц относится к 28–30 мая на западном склоне и 30 мая – 01 июня на восточном. С начала июня (02–03 июня в западных предгорьях и 02–04 июня в восточных) по начало июля (03–04 июля на западном склоне и 04–06 июля на восточном) наблюдается выраженное территориально-репродуктивное поведение ящериц, в связи с чем их встречаемость и активность существенно возрастает. Чаще всего рептилии встречаются в конце июля – начале августа (29–31 июля на западном склоне и 30 июля – 02 августа в восточных предгорьях), в том числе за счет увеличения доли сеголетков после выхода из яиц. Первая половина августа характеризуется сходной активностью животных всех возрастных групп на западном и восточном склоне, в то время как в середине и второй половине месяца встречаемость половозрелых рептилий резко снижается и к последней неделе августа практически сходит на нет, когда взрослые животные уходят на зимовку. Более молодые рептилии, главным образом сеголетки, встречаются вплоть до 05–06 сентября на восточном склоне и 08–09 сентября на западном склоне. Максимальная продолжительность активного периода прыткой ящерицы

в западных и восточных предгорьях Среднего Урала составляет 136 и 117 календарных дней соответственно.

Таким образом, фенологические особенности прыткой ящерицы в значительной степени определяют характер динамики численности их популяций, которая описана выше (рисунок 4.9). Динамика встречаемости рептилий на фоне ландшафтной, климатической и метеорологической специфики среды играет ключевую роль при оценке размеров популяций [Strijbosch, 2008]. Общий характер сезонной ритмики для прыткой ящерицы уральских популяций подтверждает тенденцию, описанную на видовом уровне, а также для других частей ареала [Прыткая ящерица, 1976 ; Завьялов, Табачишин, Шляхтин, 2000]. Продолжительность активного периода для рептилий восточных предгорий значимо ниже, чем в западных ($F(3,941) = 22,28; p = 0,002$), что может быть сопряжено с возрастанием континентальности климата с запада на восток [Алисов, Берлин, Михель, 1954 ; Дьяченко, 1997] и, следовательно, более пессимальными условиями для прыткой ящерицы на восточном макросклоне.

Помимо ритмов активности, одним из выражений роли северных популяций прыткой ящерицы в сообществах выступают пищевые взаимоотношения, которые рассматриваются ниже.

5.2 Спектр питания

Характеристика разнообразия трофической составляющей широко применяется в описании ключевых функций групп организмов в экосистемах, поскольку широта спектра питания может отражать меру экологической пластичности в меняющихся условиях [Пианка, 1981 ; Одум, 1986]. К настоящему времени накоплено достаточно много данных, описывающих трофическую нишу прыткой ящерицы, в особенности для западных частей ареала. В монографическом описании вида [Прыткая ящерица..., 1976] обобщены данные по пищевым спектрам, сезонной и многолетней динамике диеты и другим аспектам питания. Отмечен широкий спектр пищевых объектов, качественный и количественный

состав которых определяется совокупностью факторов. В то же время, для уральских популяций *L. agilis* подобных сведений не так много – чаще они включены в общие фаунистические работы [Большаков, Вершинин, 2005 ; Вершинин, 2007], что определяет необходимость обобщения сведений о питании рептилий на примере изучаемых популяций.

В трофической составляющей экологической ниши прыткой ящерицы в западных и восточных предгорьях отмечены представители трех типов беспозвоночных животных: артроподы, аннелиды и моллюски. Среди артропод, которые составляют основу питания, найдены представители 27 семейств 9 отрядов насекомых, 1 отряда многоножек и 2 отрядов паукообразных [Галицын, 2014б]. Таксономическое разнообразие до ранга семейств, встречаемость в пищеварительном тракте и внешней среде, а также биомасса кормовых объектов прыткой ящерицы отражены в таблице 5.2.

Анализ пищевых спектров проявляет абсолютное доминирование насекомых как основы питания прыткой ящерицы в изучаемых популяциях, что типично и для смежных частей ареала [Шляхтин, Табачишин, Завьялов, 2006]. Насекомые встречаются во внешней среде и в желудке рептилий на протяжении всего периода активности *L. agilis*. Среди групп насекомых преобладают представители жесткокрылых и прямокрылых, другие семейства встречаются реже. Также заметную роль в питании могут играть лацертиды, в том числе представители своего вида (особенно в городской популяции). Отмечено, что в популяциях высокой плотности возрастающая частота контактов между особями увеличивает вероятность каннибализма [Шилов, 1998]. Так проявляется регуляция численности и экологической плотности на поведенческом уровне.

По форме подвижности пищевых объектов «ядро» диеты рептилий в западных предгорьях составляют бегающие и прыгающие формы (суммарно 57,6%), среди которых важную роль играют пауки, жуужелицы и прямокрылые. В диете прыткой ящерицы восточных предгорий чаще встречаются прыгающие и летающие формы (суммарно 61,8 %) – жалящие перепончатокрылые, двукрылые, прямокрылые, активные виды жесткокрылых.

Таблица 5.2 – Разнообразие пищевых объектов прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на западном и восточном макросклоне Среднего Урала

Группа пищевых объектов	Количество экземпляров				Биомасса в пищеварительном тракте	
	Во внешней среде		В пищеварительном тракте		Абс., мг	%
	Абс.*	%*	Абс.*	%*		
Западный макросклон						
Arthropoda	745	90,9	579	91,8	640,6	77,1
Arachnida	28	3,4	45	7,1	84,4	10,2
Aranei	17	2,1	41	6,5	76,5	9,2
Araneidae	11	1,3	18	2,9	39,0	4,7
Thomisidae	3	0,4	16	2,5	24,7	3,0
Lycosidae	3	0,4	7	1,1	12,8	1,5
Acaromorpha						
Ixodidae	11	1,3	4	0,6	7,9	1,0
Myriapoda						
Diplopoda	1	0,1	3	0,5	5,1	0,6
Hexapoda	716	87,4	531	84,2	551,1	66,3
Odonata	37	4,5	14	2,2	36,1	4,3
Coenagrionidae	24	2,9	9	1,4	15,4	1,9
Orthoptera	104	12,7	56	8,9	42,1	5,1
Acrididae	97	11,8	51	8,1	28,1	3,4
Gryllidae	7	0,9	5	0,8	14,0	1,7
Homoptera	50	6,1	19	3,0	27,7	3,3
Aphididae	31	3,8	11	1,7	10,9	1,3
Cicadidae	19	2,3	8	1,3	16,8	2,0
Heteroptera	60	7,3	49	7,1	48,7	5,9
Pentatomidae	48	5,9	31	4,9	27,4	3,3
Miridae	12	1,5	18	2,9	21,3	2,6
Coleoptera	312	38,1	267	41,3	217,0	26,1
Carabidae	47	5,7	104	16,5	34,8	4,2
Scarabaeidae	27	3,3	10	1,6	21,0	2,5
Sylphidae	19	2,3	27	4,3	19,1	2,3
Staphylinidae	7	0,9	12	1,9	16,5	2,0
Elateridae	21	2,6	19	3,0	19,7	2,4
Cantharidae	13	1,6	5	0,8	11,0	1,3
Coccinellidae	34	4,2	11	1,7	18,1	2,2
Lagriidae	22	2,7	9	1,4	9,8	1,2
Cerambycidae	49	6,0	31	4,9	30,8	3,7
Chrysomelidae	41	5,0	29	4,6	24,5	2,9
Curculionidae	32	3,9	10	1,6	11,7	1,4
Neuroptera	14	1,7	3	0,5	8,9	1,1

Продолжение таблицы 5.2

Группа пищевых объектов	Количество экземпляров				Биомасса в пищеварительном тракте	
	Во внешней среде		В пищеварительном тракте		Абс., мг	%
	Абс.*	%*	Абс.*	%*		
Западный макросклон						
Hymenoptera	50	6,1	47	7,4	68,3	8,2
Tenthredinidae	9	1,1	19	3,0	18,3	2,2
Vespidae	15	1,8	8	1,3	21,1	2,5
Apidae	19	2,3	7	1,1	14,9	1,8
Formicidae	7	0,9	13	2,1	14,0	1,7
Lepidoptera	43	5,3	31	4,9	39,0	4,7
Lycaenidae	19	2,3	8	1,3	13,3	1,6
Nymphalidae	24	2,9	17	2,7	19,0	2,3
Diptera	46	5,6	45	7,1	63,3	7,6
Tabanidae	19	2,3	28	4,4	40,9	4,9
Syrphidae	27	3,3	17	2,7	22,4	2,7
Annelida						
Oligochaeta						
Lumbricidae	6	0,7	7	1,1	35,1	4,2
Mollusca						
Gastropoda						
Pulmonata						
Limacidae	9	1,1	4	0,6	41,3	5,0
Chordata	59	7,2	24	3,8	55,7	6,7
Reptilia						
Squamata	47	5,7	24	3,8	55,7	6,7
Lacertidae	38	4,6	24	3,8	55,7	6,7
Растительность	–	–	9	1,4	19,2	2,3
Камни	–	–	8	1,3	38,7	4,7
Всего	819	100	631	100	830,6	100
Восточный макросклон						
Arthropoda	1730	96,4	493	90,6	684,4	81,4
Arachnida	31	1,7	10	1,8	30,7	3,7
Aranei	31	1,7	10	1,8	30,7	3,7
Araneidae	10	0,6	5	0,9	15,7	1,9
Thomisidae	14	0,8	1	0,2	4,1	0,5
Lycosidae	7	0,4	4	0,7	10,9	1,3
Hexapoda	834	46,5	483	88,8	653,7	77,8
Odonata	47	2,6	29	5,3	35,1	4,2
Coenagrionidae	18	1,0	29	5,3	35,1	4,2
Orthoptera	48	2,7	94	17,3	120,9	14,4
Acrididae	42	2,3	94	17,3	120,9	14,4
Homoptera	63	3,5	28	5,1	31,5	3,7

Окончание таблицы 5.2

Группа пищевых объектов	Количество экземпляров				Биомасса в пищеварительном тракте	
	Во внешней среде		В пищеварительном тракте			
	Абс.*	%*	Абс.*	%*	Абс., мг	%
Восточный макросклон						
Aphididae	34	1,9	8	1,5	10,5	1,2
Cicadidae	29	1,6	20	3,7	21,0	2,5
Heteroptera	55	3,1	29	5,3	30,4	3,6
Pentatomidae	38	2,1	29	5,3	30,4	3,6
Coleoptera	355	19,8	208	38,2	258	30,7
Carabidae	34	1,9	11	2,0	35,1	4,2
Scarabaeidae	28	1,6	18	3,3	22,9	2,7
Sylphidae	9	0,5	21	3,9	20,1	2,4
Elateridae	37	2,1	14	2,6	19,5	2,3
Coccinellidae	44	2,5	20	3,7	31,0	3,7
Lagriidae	14	0,8	12	2,2	11,0	1,3
Cerambycidae	54	3,0	31	5,7	45,8	5,5
Chrysomelidae	61	3,4	43	7,9	42,9	5,1
Curculionidae	74	4,1	38	7,0	29,7	3,5
Hymenoptera	116	6,5	39	7,2	69,8	8,3
Tenthredinidae	34	1,9	12	2,2	19,4	2,3
Vespidae	11	0,6	3	0,6	18,0	2,1
Apidae	49	2,7	15	2,8	22,4	2,7
Formicidae	22	1,2	9	1,7	10,0	1,2
Lepidoptera	51	2,8	14	2,6	49,4	5,9
Pieridae	32	1,8	6	1,1	20,4	2,4
Nymphalidae	19	1,1	8	1,5	29,0	3,5
Diptera	99	5,5	42	7,7	58,6	7,0
Tabanidae	68	3,8	25	4,6	37,5	4,5
Syrphidae	31	1,7	17	3,1	21,1	2,5
Chordata						
Reptilia						
Squamata	65	3,6	51	9,4	97,8	11,6
Lacertidae	59	3,3	51	9,4	97,8	11,6
Растительность	–	–	4	0,7	10,3	1,2
Камни	–	–	5	0,9	47,8	5,7
Всего	1795	100	544	100	840,3	100
* Примечание – Абс. – абсолютные значения, % – относительные значения в процентах от числа объектов.						

Основную часть кормовых объектов ящерицы хватают непосредственно с поверхности почвы, скальной породы или с низкорослой травянистой

растительности, реже добывают пищу в кустарниковых зарослях на высоте 20–80 см от поверхности почвы. Таким образом, по пространственной группировке основу питания составляют представители филлобия и герпетобия (суммарно 81,9 и 79,6 % в западных и восточных предгорьях соответственно). По трофическому уровню наблюдается доминирование фитофагов (36,9–53,4 %) и зоофагов (44,2–50,6 %) как в западных, так и в восточных предгорьях. В ряде случаев в пищевом комке обнаружены растительные остатки (чаще фрагменты листьев и семена), скорее всего, попавшие с животной пищей, а также мелкие частицы почвы и камни, вероятно, играющие роль гастролитов либо также попавшие в пищеварительный тракт случайно.

В большинстве случаев частота встречаемости определенных групп кормовых животных в пищеварительном тракте прыткой ящерицы прямо пропорциональна встречаемости их во внешней среде. Однако для некоторых групп эта закономерность не наблюдается. Так, в пище *L. agilis* на западном склоне характерна повышенная встречаемость пауков и жуужелиц. У животных восточных предгорий наблюдается сходная тенденция для саранчовых, листоедов и молодых представителей своего вида. В то же время, некоторые группы потенциальных пищевых объектов, наряду с заметной встречаемостью во внешней среде, не идентифицированы в диете прыткой ящерицы. Это наводит на мысль о возможной избирательности рептилий в питании. Проявление избирательности заключается не только и не столько в таксономическом плане, сколько в предпочтительности пищевых объектов определенного размерного класса. Наблюдения за пищевым поведением прыткой ящерицы показали, что в пище взрослых особей западного и восточного склона наиболее часто встречаются животные размером 13–17 мм и 24–28 мм соответственно. Помимо прочего, выбор добычи определенных размеров может быть обусловлен длиной тела и относительным размером головы и челюстей хищника (таблица 4.1).

Спектр питания прыткой ящерицы в западной популяции несколько шире, чем в восточных за счет присутствия в диете клещей, сетчатокрылых, наземных моллюсков и дождевых червей. Анализ дистанцированности спектров питания

с учетом таксономического разнообразия также позволяет выделить некоторую специфику питания прыткой ящерицы в западных предгорьях (рисунок 5.2).

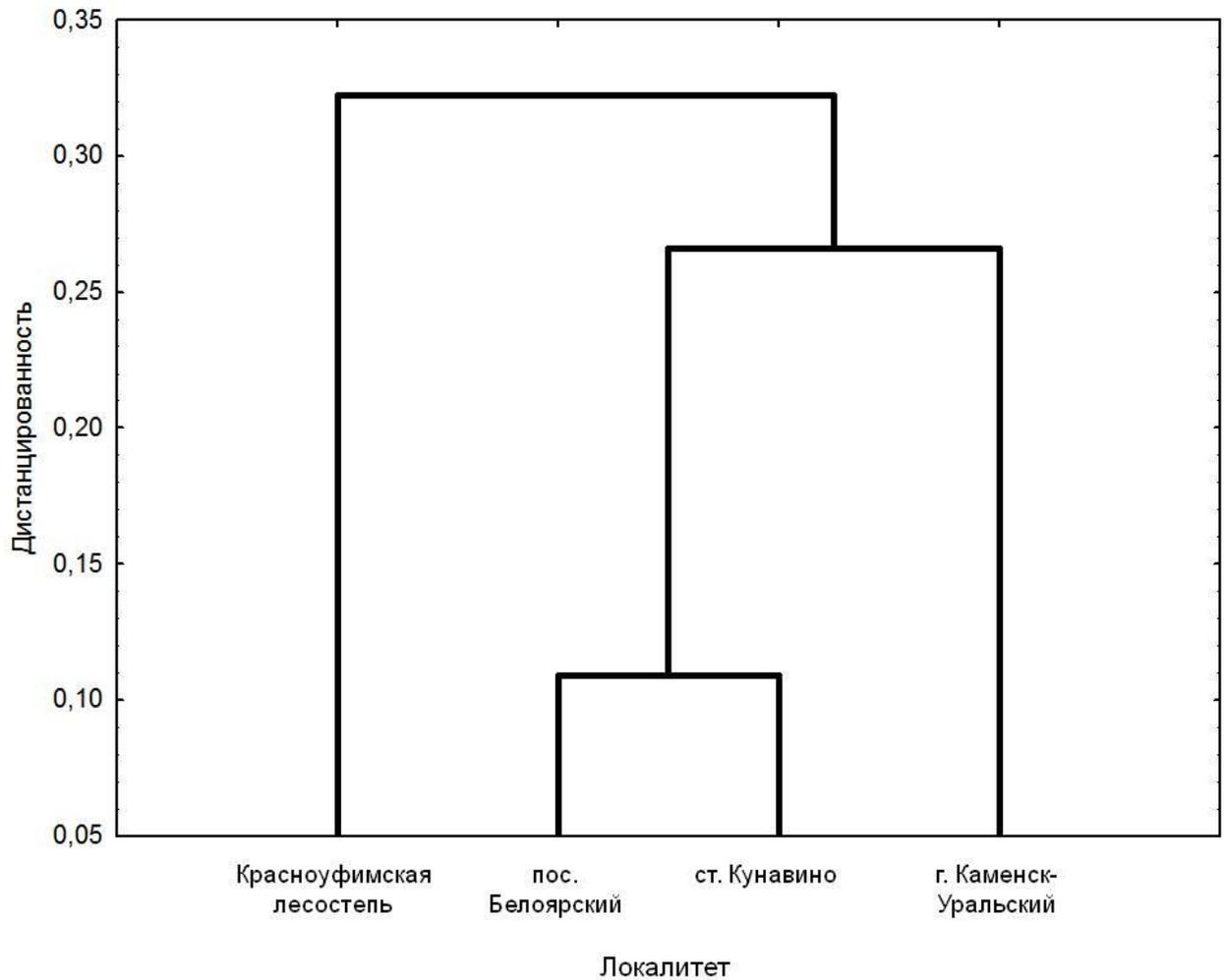


Рисунок 5.2 – Дистанцированность уральских популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* по спектрам питания

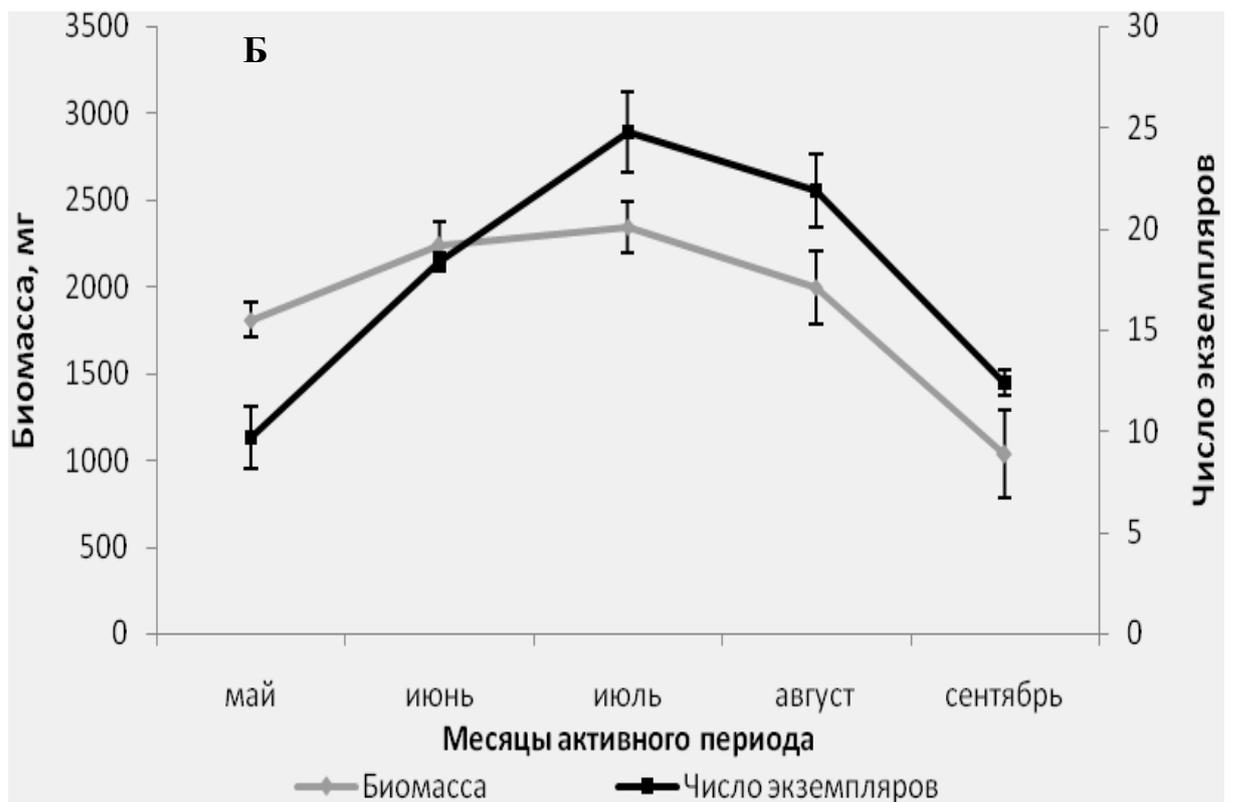
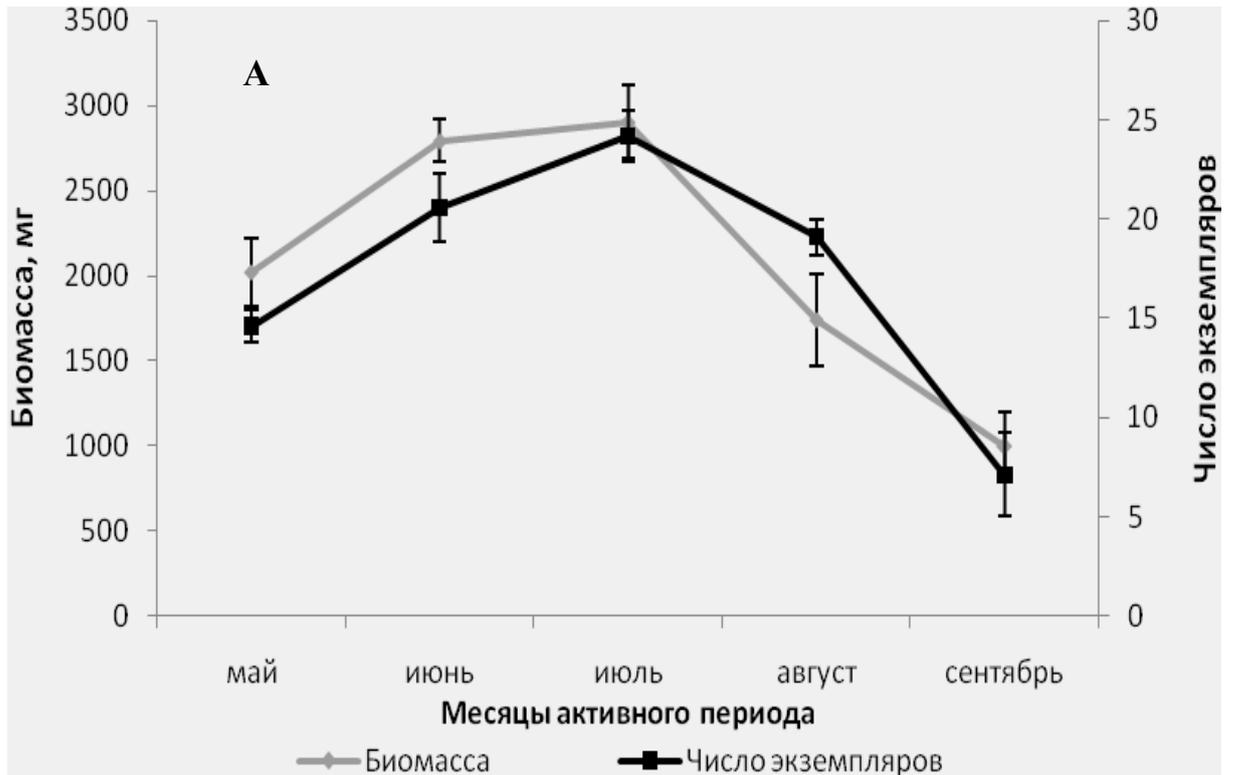
Тем не менее, в отношении большинства групп пищевых объектов, спектры питания взрослых рептилий на западном и восточном склонах достаточно сходны (таблица 5.3). Степень их перекрытия составляет 79,3 %. Известно, что чем ниже таксономический ранг кормовых объектов, тем меньше степень перекрытия их потребителей [Кузьмин, 1992]. Исходя из этой тенденции, перекрытие спектров питания оценивали на уровне семейств. При этом на видовом уровне индекс перекрытия может быть гораздо меньшим, что является возможным

следствием как особенностей трофической составляющей в местообитаниях, так и возможной селективности при добывании пищи.

Таблица 5.3 – Перекрывание спектров питания прыткой ящерицы *Lacerta agilis* по модифицированному индексу Мориситы

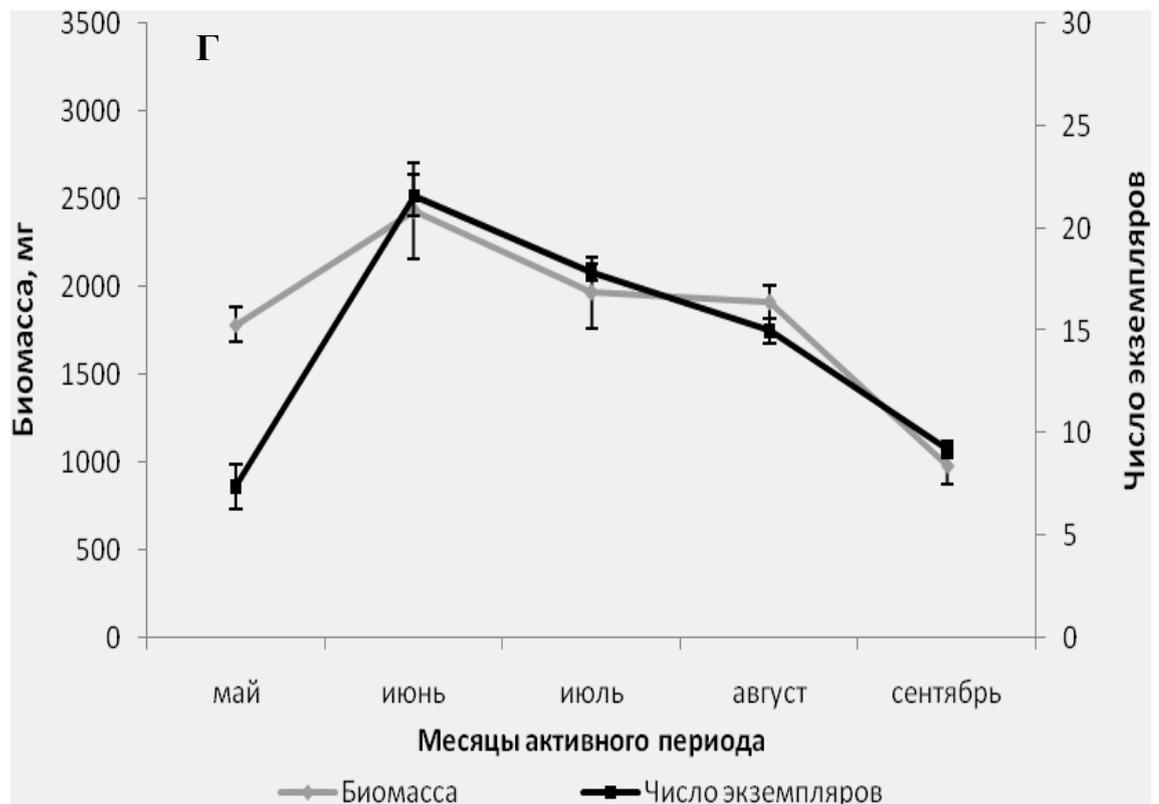
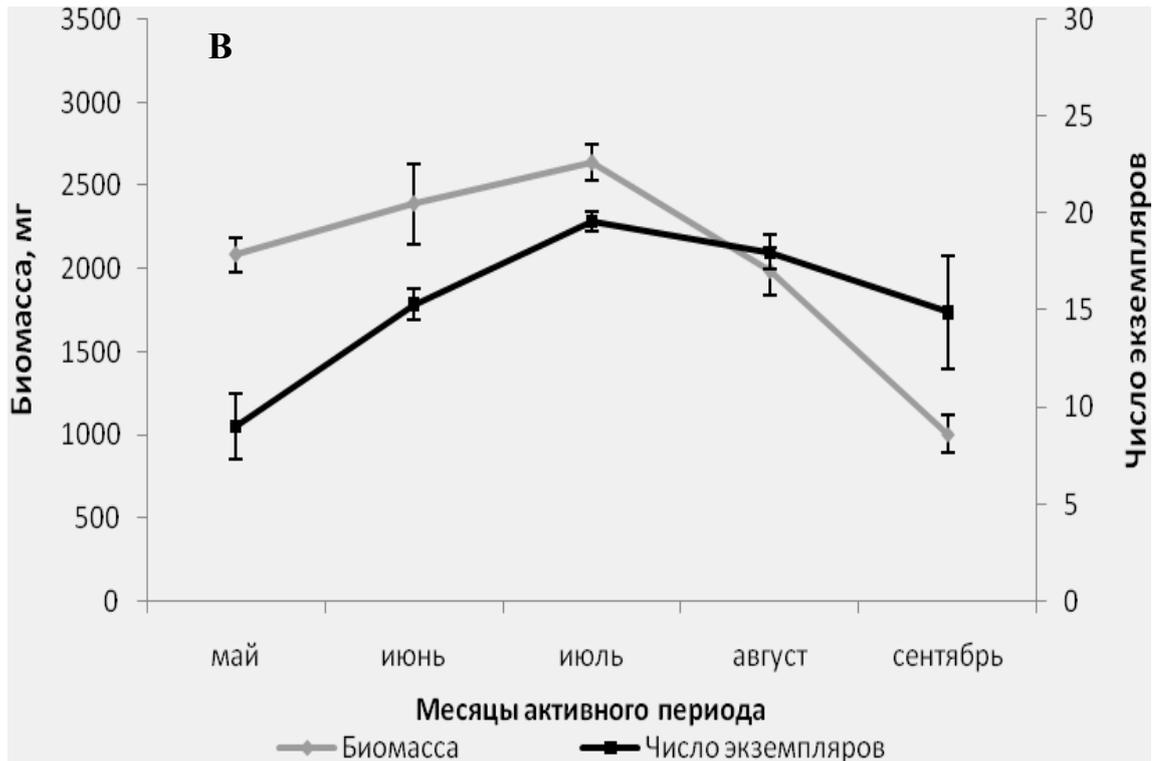
Локалитет	г. Каменск-Уральский	Окрестности станции Кунавино	Окрестности поселка Белоярский	Окрестности деревни Новый Бугалыш
г. Каменск-Уральский	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\			
Окрестности станции Кунавино	0,91	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\		
Окрестности поселка Белоярский	0,84	0,72	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\	
Окрестности деревни Новый Бугалыш	0,79	0,64	0,78	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\

Помимо оценки спектров питания, немаловажным является определение суточной диеты прыткой ящерицы. Данную величину позволяет оценить учет биомассы и числа кормовых объектов в желудке рептилий. На протяжении сезона этот показатель может колебаться в широких пределах, что показано на рисунке 5.3. В первую очередь он сопряжен с вышеописанным характером суточной и сезонной ритмики прыткой ящерицы, а также с пространственно-временными особенностями жизненного цикла пищевых объектов. Несмотря на индивидуальную вариабельность, сезонная динамика диеты подчиняется определенной общей закономерности, неразрывно связанной с метеоусловиями в течение сезона.



А – городская популяция (г. Каменск-Уральский), Б – пригородная популяция (окрестности станции Кунавино)

Рисунок 5.3, А–Б – Динамика диеты прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в городской и пригородной популяциях



В – белоярская популяция (окрестности поселка Белоярский), Г – западная популяция (окрестности деревни Новый Бугалыш)

Рисунок 5.3, В–Г – Динамика диеты прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в белоярской и западной популяциях

Так, наибольшая масса наблюдается во второй половине июня (на западном склоне – 2,43 г) и в конце июня – начале июля (на восточном склоне – 2,91 г). В данный период, после спаривания, животные наиболее активно и регулярно питаются, запасая энергию для компенсации ее расхода при зимовке и в репродуктивный период. Часто совокупность внешних условий (температура воздуха и почвы, влажность, доля солнечного ультрафиолетового излучения) в это время также благоприятна для наиболее полного извлечения энергии при утилизации пищи. С момента выхода из зимних убежищ по конец мая, а также с начала августа по сентябрь ящерицы питаются неравномерно, величина диеты при этом заметно ниже (в среднем, на западном и восточном склоне 1,62 и 1,95 г соответственно). Сравнительный анализ диеты самцов и самок не обнаруживает существенных различий в массе, однако, трофическая составляющая для самцов (особенно в западных предгорьях) более разнообразна: сетчатокрылые, моллюски и дождевые черви обнаружены именно в составе их диеты. Отмечено, что степень активности и агрессивности крупных самцов значительно выше, чем самок (см. главу 4). При этом самцы расходуют значительное количество энергии и более склонны нападать на представителей своего вида и пола, а также на крупную добычу.

Таким образом, можно отметить общее сходство трофической составляющей экологической ниши прыткой ящерицы в западных и восточных предгорьях. Доминирующую роль в питании играют жестkokрылые и прямokрылые. Величина суточной диеты прыткой ящерицы на восточном склоне выше, чем на западном. Учет данных показателей в совокупности с анализом пищевых спектров должен быть необходимым для более полных представлений об экологии питания прыткой ящерицы как активного хищника, в частности о роли рептилий в регуляции численности беспозвоночных в местообитаниях.

5.3 Хищники

В продолжение вопроса о трофической нише рептилий, целесообразно рассмотреть спектр хищников. Отмеченные находки позволяют составить

перечень видов, в питании которых прыткая ящерица может играть заметную роль. В местообитаниях рептилий отмечено 17 видов хищников – представителей рептилий, птиц и млекопитающих. Их перечень приведен в таблице 5.4.

Таблица 5.4 – Отмеченные потребители прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в восточных и западных предгорьях Среднего Урала

Вид хищника	Локалитет			
	г. Каменск-Уральский	Окрестности станции Кунавино	Окрестности поселка Белоярский	Окрестности деревни Новый Бугальш
<i>Lacerta agilis</i>	+	+	+	+
<i>Natrix natrix</i>	+	+	+	+
<i>Vipera berus</i>	–	–	–	+
<i>Milvus migrans</i>	+	+	+	+
<i>Buteo buteo</i>	+	+	–	+
<i>Larus canus</i>	+	–	+	–
<i>Larus ridibudus</i>	+	+	+	+
<i>Larus minutus</i>	+	–	–	+
<i>Pica pica</i>	+	+	+	+
<i>Corvus monedula</i>	+	+	+	+
<i>Corvus frugilegus</i>	+	+	+	+
<i>Corvus cornix</i>	+	+	+	+
<i>Corvus corax</i>	+	–	+	+
<i>Erinaceus concolor</i>	+	+	+	–
<i>Canis familiaris</i>	+	+	+	+
<i>Vulpes vulpes</i>	+	+	–	+
<i>Felis catus</i>	+	+	+	+
Всего: 17	16	13	13	15
Примечание. «+» – вид зарегистрирован; «–» – вид не зарегистрирован				

По видовому разнообразию преобладают птицы – представители ястребиных, чаек и врановых (всего 10 видов). Среди рептилий в качестве хищников отмечены обыкновенный уж, обыкновенная гадюка и крупные представители своего вида. Среди млекопитающих наиболее часто в местообитаниях встречались домашние

собаки и кошки, в особенности на территории обитания городской популяции восточных предгорий, где отмечено наибольшее число видов хищников. Кроме того, не последнюю роль в хищническом прессе играет деятельность человека, направленная на отлов рептилий и особенно заметная в условиях урбанизации.

Одним из ключевых показателей биотической нагрузки, помимо числа видов хищников, может служить степень действия подобного прессинга на популяцию [Тертышников, 1993]. Подверженность нападению хищников служит классическим примером одного из ключевых биотических стрессоров. Адаптивным механизмом ящериц для уменьшения последствий подобного стресса является автотомия хвоста. В то же время, большинство литературных данных [Ballinger, 1973 ; Bellairs, Bryant, 1985 ; Lin, Qu, Ji, 2006 ; Cooper, Wilson, 2008 ; Cooper, Ferderick, 2010] свидетельствует о том, что автотомия и регенерация хвоста неразрывно связаны с повышенной уязвимостью перед угрозой нападения хищников, поскольку процесс регенерации сопровождается значительным расходом энергии в течение длительного времени. Описаны аномалии первичной и вторичной регенерации хвоста, которые проявляются в виде каудальной бифуркации [Strijbosch, 1999 ; Гордеев, 2017]. Таким образом, регенерация хвоста может способствовать снижению выживаемости [Medger, Verburgt, Bateman, 2008], а показатель доли рептилий с автотомированными и/или регенерированными хвостами может быть использован в качестве косвенного индикатора хищнического пресса [Тертышников и др., 1976 ; Тертышников, 1993]. В городской популяции прыткой ящерицы данный показатель имеет наибольшее значение (рисунок 5.4) и составляет 26,1 %, значительно превышая таковой в других группировках ($F(2,513) = 48,17; p \ll 0,00001$), что говорит о более выраженной хищнической нагрузке на урбанизированной территории. Кроме того, высокий процент особей с поврежденным хвостом может быть связан с регуляцией плотности населения на поведенческом уровне [Bateman, Fleming, 2009].

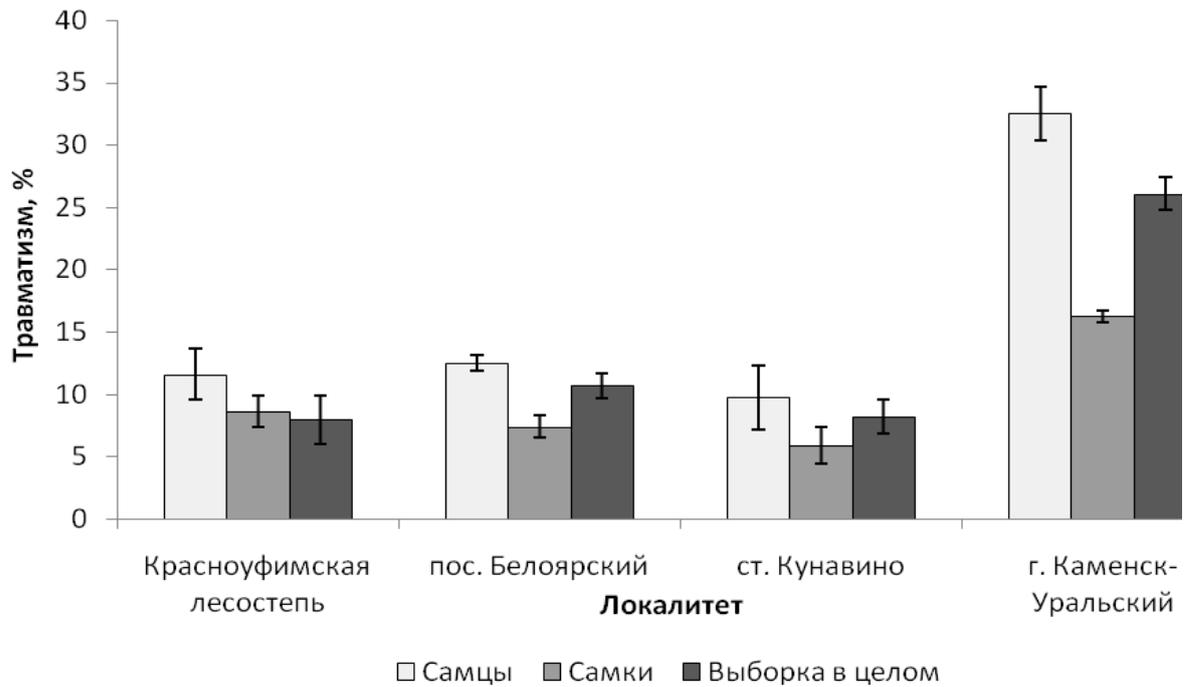


Рисунок 5.4 – Травматизм прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в северных уральских популяциях

Повышенный травматизм в городской популяции особенно свойственен взрослым самцам. Согласно литературным данным [Olsson, Shine, 1996 ; Olsson, Gullberg, Tegelstrom, 1996], у самцов скорость регенерации хвоста после его автотомии прямо пропорциональна интенсивности роста в целом, в то время как у самок подобная корреляция выражена значительно слабее. Несмотря на более крупные размеры взрослых самок в сравнении с самцами, скорость роста молодых самцов выше, чем самок [Булахова, Куранова, Савельев, 2007]. Таким образом, быстро растущие самцы должны испытывать большее влияние хищников, чем самки. Полученные результаты подтверждают эту тенденцию. Жизненно важные особенности поведения и физиологии, направленные на защиту от хищников (такие как автотомия и последующая регенерация хвоста) в сочетании с интенсивным ростом могут выступать в качестве одного из проявлений адаптивных механизмов для продолжения рода, поскольку более крупные самцы должны иметь больший репродуктивный успех [Olsson, Shine, 1996]. Некоторые особенности репродукции прыткой ящерицы в уральских популяциях рассматриваются в следующей главе.

6 Репродуктивные особенности и перспективы охраны периферических популяций прыткой ящерицы

6.1 Особенности репродукции

Совокупность процессов жизнедеятельности организма, направленных на размножение, служит необходимым условием существования надорганизменных систем во времени. Среди множества характеристик популяции репродуктивные возможности являются наиболее важными, поскольку именно они определяют динамику численности [Солбриг О., Солбриг Д., 1982]. Прогнозируемая динамика населения, в частности оценка риска вымирания в значительной мере обусловлены приростом популяции, что в свою очередь сильно зависит от плодовитости самок и выживаемости сеголетков. В то же время, пластичность репродуктивной стратегии следует рассматривать в качестве адаптивной возможности, которая может проявляться на популяционном уровне [Шмальгаузен, 1983]. В частности, варианты репродуктивной специфики яйцекладущих эктотермных животных как *r*-стратегов обычно канализированы в двух направлениях:

1. Увеличение числа яиц при уменьшении их размеров;
2. Укрупнение яиц на фоне снижения общей плодовитости.

При этом оба варианта часто можно наблюдать у представителей одного вида. Подобное проявление вариантов репродукции некоторые авторы именуют принципом «адаптивной игры в орлянку» («adaptive coin flipping») [Kaplan, Cooper, 1984]. Выбор в пользу конкретного варианта может быть обусловлен экологической спецификой популяции на фоне локальных условий среды. Биологический смысл «адаптивной игры в орлянку» заключается в оптимизации затрат энергии на процессы, связанные с размножением [MacArthur, Wilson, 1967 ; Pianka, 1970]. При этом вероятность успеха воспроизводства на популяционном уровне должна оставаться высокой [Шмальгаузен, 1983]. Кроме того, исходя из описанных представлений о репродуктивном ядре и потенциале популяций [Shine, 1988 ; Reeve, Fairbairn, 1999 ; Fairbairn, Blanckenhorn, Szekely, 2007],

в литературе неоднократно отмечали значимую связь размеров самок с их плодовитостью.

В результате анализа плодовитости и смежных показателей выявлены общие тенденции и определенная специфика популяций *L. agilis* западных и восточных предгорий. Описанное соотношение полов указывает на преобладание половозрелых самок в восточных предгорьях ($\chi^2 = 6,81$; $p = 0,015$), в том числе в городской популяции (рисунок 4.13). В качестве общей закономерности установлена отрицательная корреляция ($r = -0,432$) объема яйца и плодовитости самок ($F(2,380) = 11,04$; $p = 0,0017$). В то же время, по репродуктивным показателям самок в данных популяциях выявлены существенные различия. В частности, средний объем яйца прыткой ящерицы в западной популяции значимо меньше, чем в городской ($F(2,470) = 28,747$; $p = 0,00001$). При этом для плодовитости наблюдается противоположная тенденция (таблица 6.1).

Таблица 6.1 – Репродуктивные показатели самок прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в уральских популяциях

Локалитет	Число яиц в яйцеводах*	Объем яйца, см ³ *	Асимметрия, %*	Число яиц в кладке*	Число кладок/га*
1	2	3	4	5	6
г. Каменск-Уральский	$\frac{8,72 \pm 0,44}{6-12}$ 20	$\frac{0,63 \pm 0,04}{0,49-1,38}$ 20	$\frac{12,26 \pm 3,07}{0,0-50,0}$ 20	$\frac{8,54 \pm 0,74}{4-10}$ 62	$\frac{6,92 \pm 0,74}{3,94-10,48}$ 62
Окрестности станции Кунавино	$\frac{8,60 \pm 0,58}{6-11}$ 10	$\frac{0,29 \pm 0,06}{0,20-0,64}$ 10	$\frac{10,40 \pm 2,91}{0,0-33,3}$ 10	$\frac{8,40 \pm 0,38}{5-8}$ 34	$\frac{0,88 \pm 0,19}{0,31-2,84}$ 34
Окрестности поселка Белоярский	$\frac{9,23 \pm 0,94}{6-10}$ 10	$\frac{0,28 \pm 0,05}{0,31-0,76}$ 10	$\frac{10,90 \pm 3,03}{0,0-50,0}$ 10	$\frac{8,91 \pm 1,25}{4-9}$ 22	$\frac{1,22 \pm 0,28}{0,32-6,88}$ 22
Окрестности деревни Новый Бугалыш	$\frac{12,10 \pm 0,44}{9-15}$ 20	$\frac{0,20 \pm 0,04}{0,13-0,35}$ 20	$\frac{9,63 \pm 4,51}{0,0-40,0}$ 20	$\frac{11,43 \pm 1,25}{13-17}$ 110	$\frac{4,81 \pm 0,34}{2,10-8,35}$ 110
Примечание.* – Верхний ряд: $M \pm m$, средний ряд: Min–Max, нижний ряд: столбец 2–4 – число вскрытых самок; столбец 5–6 – число найденных кладок.					

Кроме того, средние размеры половозрелых самок в данных популяциях также различны. В популяциях *L. agilis* на восточном склоне длина тела самок больше, чем на западном ($F(2,158) = 98,434; p = 0,00001$).

Результаты анализа репродуктивных характеристик указывают на снижение плодовитости в направлении от западных предгорий к восточным. В городской популяции отмечена наименьшая плодовитость и наибольший объем яйца. Однако в других популяциях восточных предгорий при сопоставимой плодовитости средний объем яйца значительно меньше. Возможно, для более четкого отражения связи объема яйца и плодовитости нужны выборки большего объема. Однако, поскольку численность и плотность данных популяций существенно ниже городской и западной, вскрыто вдвое меньше беременных самок. В то же время, данные изолированные группировки могут обладать своей репродуктивной спецификой.

Для рептилий восточных предгорий отмечена положительная корреляция ($r = 0,484$) между размерами самки и объемом яйца ($F = 14,48; p = 0,0012$), в то время как в западной популяции западных такой связи не выявлено.

Наблюдается асимметрия яйцеводов по количеству яиц (до 50 % в популяциях восточных предгорий). Как в западных, так и в восточных предгорьях для большинства самок (до 68,2 %) характерно наличие большего числа яиц в правом яйцеводе (до 9), чем в левом (до 5). Достоверные межпопуляционные различия по этим параметрам не обнаружены.

В пределах подвида *L. a. exigua* описано увеличение размеров самок относительно самцов с увеличением градуса географической широты [Roitberg, 2007]. Подобные тренды увеличения размеров самок в северных популяциях могут служить адаптивной компенсацией снижения частоты размножения [Fitch, 1981 ; Cox, Skelly, John-Alder, 2003]. Поскольку размер тела взрослых особей является фенотипически изменчивым признаком у эктотермных животных [Jetz, Ashton, La Sorte, 2009], а скорость роста самцов и самок выражена по-разному [Булахова, Куранова, Савельев, 2007; Cox, John-Alder, 2007 ; Bonnet et al., 2011],

климатический фактор может напрямую влиять на характер полового диморфизма [Roitberg et al., 2013]. В настоящем исследовании более крупные размеры самок на восточном макросклоне, вероятно, обусловлены замедлением их полового созревания. В качестве ингибиторов полового созревания могут выступать как более пессимальные условия (экзогенный фактор), так и более выраженное агрессивное поведение как проявление регуляции плотности [Шилов, 1998] посредством отрицательной обратной связи (эндогенный фактор). Если самки в восточных предгорьях созревают позже, чем в западных, то к достижению половой зрелости они достигают более крупных размеров. Более пессимальные условия среды в восточных предгорьях также могут способствовать выживанию более крупных самок и формированию крупных яиц в городской популяции. Кроме того, показано [Lai-Gao, Guo-Hua, Xiang, 2010], что размер яйца рептилий характеризуется определенной степенью термопластичности. Более крупные яйца обладают большей удельной теплоемкостью, а соотношение их объема и площади поверхности обеспечивает меньшую потерю влаги. В то же время, формирование большого числа крупных яиц неизбежно сопряжено со значительным расходом энергии, восполнить которую организм будет не в состоянии. Поэтому увеличение объема яиц сопровождается компенсаторным снижением их числа. Поскольку размеры сеголетков, как правило, хорошо соответствуют размерам яиц [Roitberg et al., 2015], выживаемость новой генерации в восточных предгорьях должна обеспечиваться также за счет крупных сеголетков.

Сопоставление полученных сведений о размерах кладок прыткой ящерицы в изучаемых уральских популяциях со сводными монографическими данными [Баранов, Стрельцов, Тертышников, 1976] выявляет сходство городской популяции с другими популяциями лесостепной зоны, в то время как пригородная популяция (в окрестностях станции Кунавино) ближе к некоторым популяциям таежной зоны. Показано [Siliceo, Diaz, 2010], что кладки небольшого размера характерны для угрожаемых видов лацертидных ящериц с фрагментированными популяционными ареалами. Число яиц в кладках рептилий западной популяции

существенно выше и сравнимо с популяциями степной зоны юга России, для которых описана наибольшая плодовитость [Кидов и др., 2011].

Репродуктивные различия внутривидовых групп прыткой ящерицы также описаны в концепции отбора на плодовитость самок [Roitberg et al., 2015]. Отбор на плодовитость самок можно рассматривать как эквивалент полового отбора самцов [Fairbairn, Blanckenhorn, Szekely, 2007]. Так, в пределах западного подвида *L. a. agilis* отбор на плодовитость самок и половой диморфизм более выражены, чем в восточной линии *L. a. exigua*. Действие отбора на плодовитость сопровождается уменьшением размеров яиц и сеголетков *L. a. agilis*. В настоящем исследовании для западной популяции также характерна большая плодовитость в сравнении с восточными, однако половой диморфизм более выражен в восточных популяциях. В целом, в пределах восточного подвида *L. a. exigua* отмечена неоднозначность и разнонаправленность полового диморфизма [Roitberg, 2007]. Это может быть обусловлено обширным подвиновым ареалом, экологической разнородностью популяций и может отражать большую роль фенотипической изменчивости адаптивного рода. Поскольку действие отбора оценивается по размерам кладок [Roitberg et al., 2015] либо числу яиц в яйцеводах (настоящее исследование), в популяции западных предгорий отбор на плодовитость самок должен быть более выражен, чем в популяциях восточных предгорий.

Средняя плотность кладок в городской популяции заметно выше, чем в других ($F(3,810) = 36,192; p < 0,001$), что связано с высокой плотностью локальной популяции. Результаты хронологических наблюдений позволяют выделить календарные периоды откладки яиц. Самки откладывают яйца в период с 14–17 по 24–26 июня на западном склоне и с 22–30 июня по 3–4 июля на восточном склоне. При этом средняя продолжительность периода откладки яиц составляет 11 дней. Большинство кладок располагаются в норах на глубине 8–16 см и в основании ветвей мелких кустарников (чаще всего дрока красильного *Genista tinctoria*, ракитника русского *Chamaecytisus ruthenicus*). Реже кладки встречаются непосредственно в подстильно-войлочном горизонте почвы либо в небольших углублениях под крупными одиночными деревьями или скальными выступами.

Далеко не все кладки обнаружены в жизнеспособном состоянии: часть из них погибла в результате механических повреждений или разорения хищниками. Показатель доли таких кладок, который также может быть использован для косвенной оценки прессинга в популяциях, представлен на рисунке 6.1.

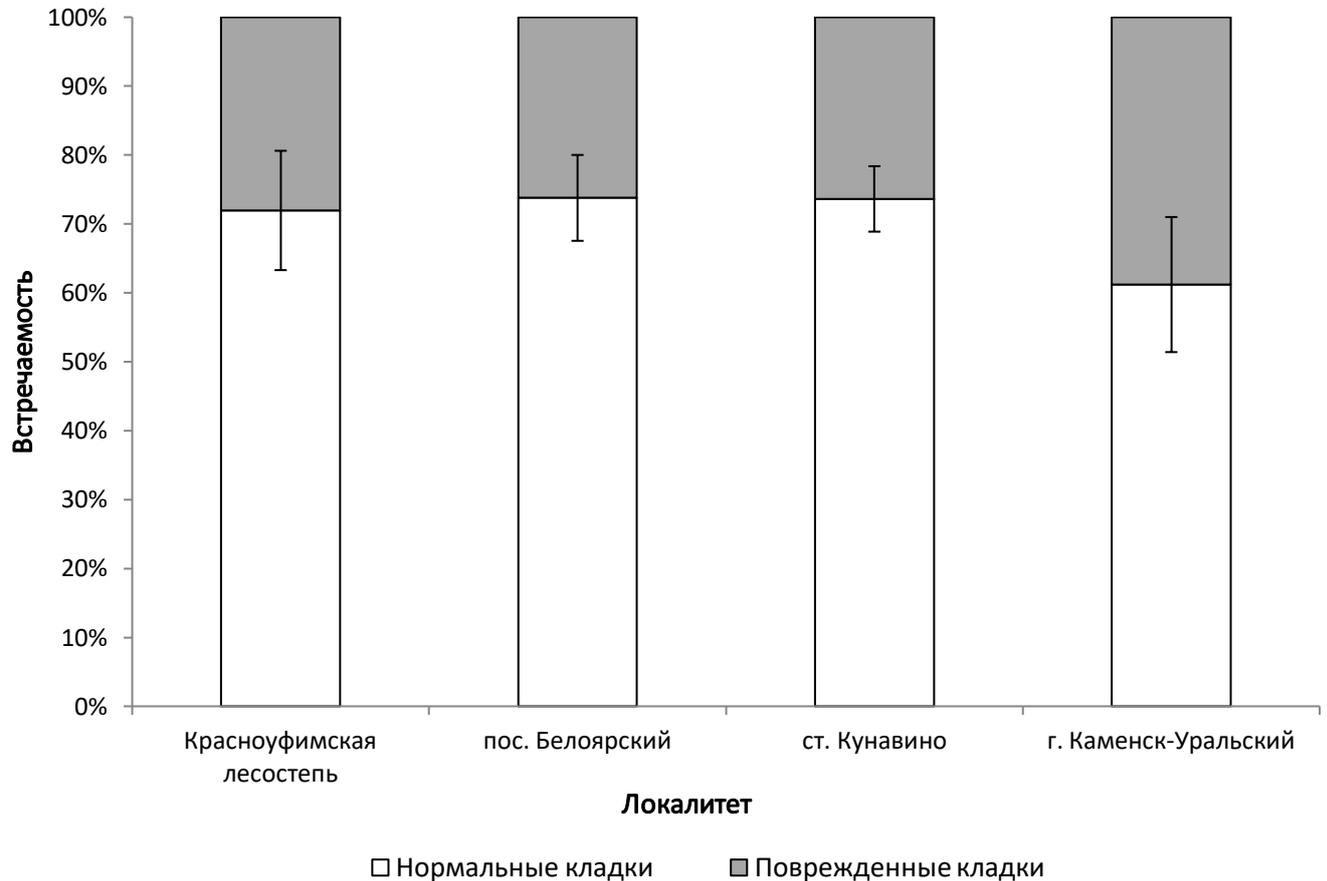


Рисунок 6.1 – Состояние кладок прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в локалитетах западных и восточных предгорий Среднего Урала

Встречаемость поврежденных кладок составляет 37,5 % на восточном склоне и 27,6 % на западном. Следовательно, определенная доля животных не выживает еще до выхода во внешнюю среду. В увеличении этой доли может отражаться действие стрессовых факторов, в частности для городской популяции.

Показатель сохранности яиц и процент выхода молоди особенно важен при оценке вклада плодовитости в прирост популяций. Так, на примере популяции прыткой ящерицы Центрального Предкавказья показано [Кидов, Матушкина,

2017], что при инкубации в лабораторных условиях средняя сохранность яиц составляет 39,4 %. В природных условиях на фоне совокупного действия факторов следует ожидать еще более низкие показатели. На увеличение или снижение процента гибели яиц неизбежно влияет климатическая и метеорологическая специфика репродуктивного сезона [Епланова, 2014].

Таким образом, при сопоставлении полученных тенденций с принципом «адаптивной игры в орлянку» можно отметить реализацию обоих направлений в репродуктивной стратегии рептилий: первый вариант с большей плодовитостью реализуется на западном склоне, в то время как второй вариант с большим объемом яйца – в городской популяции восточных предгорий. Репродуктивную пластичность подобного рода можно рассматривать как проявление адаптивных возможностей при сохранении высокой вероятности успешного воспроизводства на популяционном уровне.

6.2 Перспективы длительного существования и охраны

Экологическая специфика периферических популяций такова, что они постоянно находятся в стадии формирования адаптаций к совокупности факторов, лимитирующих их распространение и численность [Ивантер, 2017]. Анализ этих факторов для прыткой ящерицы Среднего Урала позволяет выделить ключевые моменты, определяющие судьбу изучаемых внутривидовых групп. Из описания населенных территорий (глава 2) и популяционной структуры (глава 4) можно сделать вывод: подходящие местообитания встречаются фрагментарно, пространственное распределение рептилий носит агрегированный характер, следовательно, периферические популяции в значительной степени изолированы друг от друга. Поэтому для прогноза существования популяций в долгосрочной перспективе можно применить теорию островной биогеографии [MacArthur, Wilson, 1967]. В данном контексте численность изолированной популяции определяется равновесием процессов иммиграции (роста численности) и вымирания (сокращения численности). Степень изоляции местообитания будет

определять интенсивность иммиграции, а площадь станции – величину популяции и интенсивность вымирания [Lomolino, 1999]. Для малочисленных изолированных популяций прыткой ящерицы с небольшими радиусами репродуктивной активности (см. главу 4) интенсивность вымирания, вероятно, будет преобладать над иммиграцией, а выражение антропогенной нагрузки имеет ключевое значение для длительного существования таких популяций.

Группировки прыткой ящерицы в окрестностях станции Кунавино и поселка Белоярский характеризуются низкой численностью и плотностью (глава 4), что типично для периферических популяций многих других видов [Maup, 1970 ; Назаров, 1991]. Малочисленность этих популяций ставит под угрозу их устойчивость и повышает риск исчезновения в результате действия таких факторов, как: неблагоприятные метеоусловия сезона, пресс хищников, эмиграционные потери, гибель под колесами транспорта, случайные колебания рождаемости и смертности. В то же время для городской популяции аналогичные показатели существенно выше при сравнительно небольшой площади занимаемой территории. В данном случае наблюдается высокая емкость среды, которая обеспечивает устойчивость популяции. Поэтому существование и численность городской популяции главным образом регулируются зависящими от плотности эндогенными факторами, действующими на физиологическом и поведенческом уровне. Популяция в западных предгорьях имеет наибольшую численность и размер ареала, поэтому она должна быть наиболее устойчива. Западная популяция находится в более благоприятных ландшафтно-географических условиях и вооружена эффективными механизмами популяционного гомеостаза, в результате чего поддерживается пространственно-этологическая и генетическая структура, а плотность популяции становится адекватной ресурсам среды. Учитывая способность вида к экспансии (глава 1), городская и западная популяции *L. agilis* являются примером существования относительно крупных внутривидовых групп на северной периферии видового ареала в связи с расселением [Ивантер, 2017].

Поскольку биотопическое распределение *L. agilis* приурочено к сложным местообитаниям с открытыми участками почвы, скальными выходами и

кустарниковыми зарослями (см. главу 2), наличие этого вида является косвенным свидетельством исторической смены сообществ в таких биотопах. Поскольку рептилии хорошо заметны и довольно легко наблюдаемы, прыткую ящерицу можно считать видом-индикатором для территорий с высоким уровнем биоразнообразия. Кроме того, потенциальные места обитания прыткой ящерицы довольно легко определить, что дает возможность напрямую их исследовать. Поскольку присутствие прыткой ящерицы в сообществах означает наличие специфических местообитаний, эта особенность делает *L. agilis* потенциальным «зонтиком» – видом, отобранным для сохранения биологического разнообразия на определенных территориях. Охрана «видов-зонтиков» должна способствовать сохранению многих других видов, входящих в сообщества определенной территории [Roberge, Angelstam, 2004]. Однако, есть два недостатка *L. agilis* как «вида-зонтика»: ограниченное распространение и низкая численность некоторых популяций. Показано [Fleishman, Murphy, Blair, 2001], что идеальный «вид-зонтик» не должен быть ни распространен повсеместно, ни слишком редок. Кроме того, сообщества, где присутствует «вид-зонтик», должны включать жизнеспособные популяции как «зонтика», так и других полезных видов [Roberge, Angelstam, 2004], что возможно при поддержании устойчивости популяций в стабильных условиях среды.

Вышесказанное подчеркивает важность периферических популяций *L. agilis* и целесообразность их охраны. Одной из важных задач в природоохранном деле служит внесение угрожаемых видов в Красные книги различного ранга. В настоящее время прыткая ящерица не включена в Красные книги России, Пермского края и Свердловской области. Однако, в Красной книге Среднего Урала [Красная книга..., 1996] этот вид присутствует в статусе III категории (редкий вид на периферии ареала). Очевидно, что в целом по России состояние вида не вызывает опасений и не требует особых мер охраны: во многих регионах нашей страны прыткая ящерица вполне обычна или многочисленна. В то же время сохранение отдельных популяций *L. agilis* на региональном уровне становится целесообразным. В масштабе экологических популяций в восточных

предгорьях: в черте г. Каменска-Уральского, окрестностях станции Кунавино и поселка Белоярский целесообразно включить прыткую ящерицу в Красную книгу Свердловской области в статусе III категории. Две последние популяции могут соответствовать II категории. В качестве основных лимитирующих факторов следует указать небольшие размеры населенных местообитаний, их использование для хозяйственной деятельности, увеличение рекреационной нагрузки, хищнический прессинг со стороны домашних животных, отлов человеком.

С одной стороны, можно утверждать, что периферические популяции краснокнижных видов в любом случае будут находиться на грани вымирания, а природоохранные усилия должны быть направлены на сохранение видов ближе к центру их ареалов. С другой стороны, показано [Lomolino, 1999], что периферические популяции могут быть подвержены риску вымирания не более чем центральные, а часто даже в меньшей степени. Кроме того, периферийные популяции часто обладают уникальным генофондом [Lesica, Allendorf, 1995], что делает их особенно ценными.

Разумеется, для сохранения периферических популяций в долгосрочной перспективе недостаточно включения вида в региональный Красный список. Статус охраняемого вида должен сочетаться с практическими методами управления и контроля уязвимых популяций прыткой ящерицы. Ниже приведены варианты управления в порядке увеличения предполагаемых экономических затрат.

1. Управление на уровне среды обитания. Создание новых участков лесостепного и степного характера, подходящих для рептилий. В случае необходимости (например, при малой численности исходной популяции) – проведение интродукции молоди на вновь созданные местообитания. Успешное управление средой требует создания «мозаики» мест обитания для их колонизации с течением времени.

2. Метод «управляемого старта» с искусственной инкубацией яиц. Яйца после откладки изымаются из среды для инкубации при оптимальных температурах. Альтернативный вариант: отлов и временное содержание беременных самок в неволе для получения кладок. Этот метод позволяет добиться

более раннего выхода молоди [Corbett, 1988], и сеголетки перед зимовкой достигают более крупных размеров, чем в природных условиях.

3. Метод «управляемого старта» [Caughley, Gunn, 1996] с изъятием кладок перед выходом сеголетков. В этом случае кладки изымаются непосредственно перед выходом сеголетков поздним летом или ранней осенью. Сеголетки содержатся и зимуют в неволе, а весной выпускаются в местообитания. Это позволяет значительно увеличить численность годовиков.

4. Разведение прыткой ящерицы в неволе и интродукция молоди [Caughley, Gunn, 1996]. Обычно в природных условиях *L. agilis* делает одну кладку за сезон, в то время как в лабораторных условиях за это же время можно получить две или даже три и выпустить в 2–3 раза больше сеголетков.

Сочетание средового (пункт 1) и демографического (пункты 2–4) управления дает хорошую возможность поддержания устойчивости популяций. Стратегия долгосрочной охраны на уровне среды обитания должна опираться на два принципа, направленных на создание и поддержание метапопуляционной системы, в которой популяции будут более устойчивы.

1. Создание сети ключевых станций для снижения степени изоляции.
2. Создание временных местообитаний между ключевыми станциями.

Хотя приведенные методы управления популяциями выглядят многообещающими, они все же имеют ряд недостатков и рисков при их реализации. Тем не менее, без принятия мер практического управления велика вероятность потери наиболее уязвимых периферических популяций в ближайшем будущем.

Заключение

В ходе настоящего исследования уточнено биотопическое распределение прыткой ящерицы на северной периферии ареала в пределах Уральской горной страны. Прыткая ящерица населяет типичные лесостепные участки с агроландшафтами на западном макросклоне Среднего Урала и изолированные станции с открытыми прогреваемыми участками и кустарниковыми зарослями на восточном. В локалитетах присутствуют признаки хозяйственной деятельности человека. Учитывая способность вида к расселению и формированию локальных группировок, в дальнейшем на Урале могут быть найдены другие внутривидовые группы, соответствующие рангу экологических или географических популяций.

Совокупность внутривидовых группировок *L. agilis* в северной периферии ареала на Урале можно рассматривать как неравновесную метапопуляционную систему, где экологические популяции разной величины изолированы друг от друга. Некоторые компоненты этой системы характеризуются высоким риском вымирания. Вероятность их исчезновения в значительной мере зависит от площади местообитаний и плодовитости.

Приведены лимитирующие факторы и рекомендации по управлению периферическими популяциями рептилий с целью снизить риск исчезновения наиболее уязвимых группировок в регионе. Состояние многих популяций прыткой ящерицы в пределах вида опасений не вызывает, однако в отношении некоторых северных популяций на Урале проявляется противоположная ситуация. Поэтому целесообразно включить вид в список региональной Красной книги, а также принять меры по сохранению периферических популяций.

В качестве перспектив дальнейшей разработки темы можно отметить проведение филогеографического исследования прыткой ящерицы на уровне географических и экологических популяций с применением молекулярно-генетических методов и подходов. Это даст возможность проанализировать генезис локальных внутривидовых групп в контексте исторического расселения рептилий и определить главные направления этого расселения. Также следует

провести более детальное изучение экологии размножения и индивидуального развития рептилий в природных и модельных условиях с целью апробации методов управления и контроля популяций.

По результатам исследования можно сделать следующие **выводы**:

1. Распределение прыткой ящерицы в северной части ареала на Урале обусловлено локальной спецификой ландшафтно-географических условий и фитоценозов, слагающих рельеф и микроклимат местообитаний.

2. Площадь заселенной части местообитаний и численность популяций увеличиваются от восточного макросклона Урала к западному в популяционном ряду: «пригородная» → «белоярская» → «городская» → «западная». На западном макросклоне совокупность условий среды более близка к экологическому оптимуму для прыткой ящерицы.

3. Пространственное распределение прыткой ящерицы в северных уральских популяциях носит мозаичный характер. Площадь индивидуальных участков увеличивается от восточных предгорий к западным в популяционном ряду: «городская» → «пригородная» → «белоярская» → «западная». Городская популяция служит примером локального поселения высокой численности, плотности и биомассы на северной периферии видového ареала.

4. Преобладание самок среди половозрелых рептилий увеличивается в направлении от западных предгорий к восточным, что обеспечивает сохранение репродуктивного потенциала популяций на северной периферии ареала.

5. Результаты анализа морфологических параметров прыткой ящерицы указывают на многообразие проявлений большинства признаков. Длина тела взрослых рептилий увеличивается от западных предгорий к восточным, что может быть обусловлено замедлением скорости полового созревания в более пессимальных условиях. Исследование признаков фolidоза показывает широкий спектр вариантов даже в пределах одной экологической популяции. По признакам расцветки наблюдается большее сходство вариантов.

6. Значения индекса сердца увеличиваются от западных предгорий к восточным в популяционном ряду: «западная» → «белоярская» →

«пригородная» → «городская», в то время как для индексов печени и упитанности характерна противоположная тенденция, что может служить примером морфофизиологических изменений в более пессимальных условиях восточного макросклона.

7. Суточная активность прыткой ящерицы в уральских популяциях имеет сходный характер. В то же время продолжительность активного периода увеличиваются от восточного склона к западному, поскольку в западных предгорьях условия среды в большей мере соответствуют экологическим предпочтениям вида.

8. Трофическая составляющая экологической ниши *L. agilis* в уральских популяциях обладает значительным сходством. Число видов хищников, частота травматизма и каннибализма увеличиваются от западного макросклона к восточному. Повышенный травматизм и каннибализм можно рассматривать как проявление регуляции плотности на поведенческом уровне.

9. Среди особенностей репродукции *L. agilis* отмечено увеличение размеров самок и объема яйца на фоне снижения плодовитости от западных предгорий к восточным, что является проявлением репродуктивной пластичности. Более крупные размеры самок и яиц служат адаптацией к пессимальным условиям восточных предгорий, в то время как высокая плодовитость наблюдается в более оптимальных условиях западных предгорий.

Список использованной литературы

1. Аврамова О. С. Пространственно-экологическая обусловленность репродукционных способностей полуводных амфибий / О. С. Аврамова // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов: тезисы докладов всесоюзного совещания. Днепропетровск, 26–28 октября 1978 г. – Днепропетровск, 1978. – С. 184–185.
2. Агроклиматический справочник по Свердловской области / Свердловская гидрометеорологическая обсерватория. – Л.: Гидрометеиздат, 1962. – 196 с.
3. Алисов Б. П. Курс климатологии : в 3 ч. / Б. П. Алисов, И. А. Берлин, В. М. Михель. – Л.: Гидрометеиздат, 1952–1954; 1954. – Ч. 3 : Климаты Земного шара. – 320 с.
4. Ананьева Н. Б. Земноводные и пресмыкающиеся / Н. Б. Ананьева, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, Н. Л. Орлов. – М.: АБФ, 1998. – 576 с. – (Энциклопедия природы России).
5. Ананьева Н. Б. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии / Н. Б. Ананьева, Х. Мунхбаяр, Н. Л. Орлов [и др.]. – М.: КМК, 1997. – 416 с. – (Позвоночные животные Монголии).
6. Антипов С. А. Окраска и рисунок прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) на территории Муромского заказника, Владимирская область / С. А. Антипов, И. В. Доронин // Особо охраняемые природные территории: современное состояние и перспективы развития : материалы Всероссийской юбилейной научно-практической конференции, посвященной 25-летию национального парка «Мещера». Пос. Уршельский, 05–06 октября 2017 г. – Владимир, 2018. – С. 85–89.
7. Антипчук Ю. П. Физиология и биохимия / Ю. П. Антипчук, Л. М. Смеловский, Л. Ф. Тертышников [и др.]. // Прыткая ящерица : монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 4. – С. 144–145.
8. Ануфриев В. М. Фауна Европейского Северо-Востока России : в 12 т. / В. М. Ануфриев, А. В. Бобрецов. – СПб. : Наука, 1993–2015; 1996. – Т. IV : Амфибии и рептилии. – 130 с.

9. Банников А. Г. Земноводные и пресмыкающиеся СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, А. М. Рустамов. – М.: Мысль, 1971. – 304 с. – (Справочники-определители географа и путешественника).

10. Банников А. Г. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко. – М. : Просвещение, 1977. – 414 с.

11. Баранов А. С. Выделение фенотипов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы) / А. С. Баранов // Физиологическая и популяционная экология животных : межвузовский научный сборник. – Саратов, 1978. – Вып. 5 (7). – С. 68.

12. Баранов А. С. Маркировка фенами разного масштаба внутривидовых группировок разного ранга / А. С. Баранов // Фенетика природных популяций : сборник научных трудов ; материалы всесоюзного совещания. Саратов, 1985. – М., 1988. – С. 170–177.

13. Баранов А. С. Особенности окраски прыткой ящерицы Европейской части СССР и Закавказья / А. С. Баранов // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов, представленных на Третью Всесоюзную герпетологическую конференцию. Ленинград, 01–03 февраля 1973 г. – Л., 1973. – С. 25.

14. Баранов А. С. Фенетический анализ внутривидовой структуры прыткой ящерицы / А. С. Баранов // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов, доложенных или представленных на Четвертую Всесоюзную герпетологическую конференцию. Ленинград, 01–03 февраля 1977 г. – Л., 1977. – С. 22.

15. Баранов А. С. Фенетический анализ структуры вида (на примере изучения окраски прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* L.): автореф. дис... канд. биол. наук : 03.00.08 / Баранов Александр Сергеевич. – Киев, 1984. – 27 с.

16. Баранов А. С. Феногеография и проблема структуры вида / А. С. Баранов // Вопросы герпетологии : материалы Седьмой Всесоюзной герпетологической конференции. – Киев, 26–29 сентября 1989 г. – Киев, 1989. – С. 21–22.

17. Баранов А. С. Феногеография и реконструкция истории вида / А. С. Баранов // Фенетика популяций : материалы Второго Всесоюзного совещания. Москва, 1979. – М., 1982. – С. 201–214.

18. Баранов А. С. Морфология / А. С. Баранов, А. В. Валецкий, А. В. Яблоков [и др.] // Прыткая ящерица : монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 3. – С. 96–141.

19. Баранов А. С. Численность и ее динамика / А. С. Баранов, А. В. Яблоков, А. В. Валецкий [и др.] // Прыткая ящерица : монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 14. – С. 303–321.

20. Басарукин А. М. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyseilingii* на острове Сахалин / А. М. Басарукин, Л. Я. Боркин // Труды / Зоологический институт АН СССР. – 1984. – Т. 124. – С. 12–54.

21. Большаков В. Н. Амфибии и рептилии Среднего Урала / В. Н. Большаков, В. Л. Вершинин. – Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2005. – 124 с.

22. Бондарцев А. С. Шкала цветов: пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях / А. С. Бондарцев. – М. : Изд-во Акад. наук СССР, 1954. – 28 с.

23. Бронштейн И. Н. Справочник по математике для инженеров и студентов вузов / И. Н. Бронштейн, К. А. Семендяев. – М. : Наука, 1964. – 608 с.

24. Булахова Н. А. Некоторые демографические характеристики популяций прыткой (*Lacerta agilis* L., 1758) и живородящей (*Zootoca vivipara* Jacq., 1787) ящериц (Lacertidae, Squamata, Reptilia) юго-востока Западной Сибири / Н. А. Булахова, В. Н. Куранова, С. В. Савельев // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2007. – № 1. – С. 50–66.

25. Валецкий А. В. Анализ структуры ареала вида популяционно-морфологическими методами (на примере прыткой ящерицы *Lacerta agilis*, Linnaeus, 1758) : автореф. дис... канд. биол. наук : 03.00.08 / Валецкий Алексей Викторович. – Свердловск, 1987. – 27 с.

26. Валецкий А. В. Географическая изменчивость признаков фolidоза прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) / А. В. Валецкий // Вопросы герпетологии :

авторефераты докладов Пятой Всесоюзной герпетологической конференции. Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г. – Л., 1981. — С. 26–27.

27. Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Среднего Урала: справочник-определитель / В. Л. Вершинин, В. Н. Большаков. – Екатеринбург : Изд-во «Сократ», 2007. – 128 с.

28. Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Урала / В. Л. Вершинин. – Екатеринбург : УрО РАН, 2007. – 170 с.

29. Виноградов Б. В. Основы ландшафтной экологии / Б. В. Виноградов. – М. : ГЕОС, 1998. – 418 с.

30. Воейков А. И. Климаты земного шара, в особенности России / А. И. Воейков // Избранные сочинения : в 4 т. / А. И. Воейков ; под ред. А. А. Григорьева. – М.-Л. : Изд-во Акад. Наук СССР, 1948–1957; 1948. – Т. 1. – 750 с.

31. Воронов Г. А. К фауне и экологии рептилий и амфибий Верхнеленя / Г. А. Воронов, В. В. Демидов // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов, представленных на Третью Всесоюзную герпетологическую конференцию. Ленинград, 01–03 февраля 1973 г. – Л., 1973. – С. 50–51.

32. Гагина Т. В. Пресмыкающиеся Восточной Сибири / Т. В. Гагина, В. Н. Скалон // Герпетология : сборник статей. – Ташкент : Наука, 1965. – 215 с.

33. Галицын Д. И. Некоторые аспекты термобиологии прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) Среднего Урала / Д. И. Галицын // Modern European Science – 2014 : Materials of the X International scientific and practical conference, June 30 – July 07, 2014. – Sheffield, 2014a. – Vol. 12 : Biological sciences. – С. 29–31.

34. Галицын Д. И. Территориальность и характер поселения прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) на трансформированных территориях Среднего Урала / Д. И. Галицын // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2013. – № 3. – С. 7–10.

35. Галицын Д. И. Экология питания прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) в популяциях Среднего Урала / Д. И. Галицын // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014б. – Т. 16, № 5 (1). – С. 413–417.

36. Галицын Д. И. Репродуктивные особенности самок прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) Уральской горной страны на северном пределе

распространения вида [Электронный ресурс] / Д. И. Галицын, В. Л. Вершинин // Принципы экологии. – 2018. – № 2 (27). – С. 19–28. – URL: <http://ecopri.ru/journal/article.php?id=6102> (дата обращения: 14.07.2018).

37. Гаранин В. И. Амфибии и рептилии в питании позвоночных / В. И. Гаранин // Природные ресурсы Волжско-Камского края : сборник статей. – Казань, 1976. – Вып. 4. – С. 86–111.

38. Гаранин В. И. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта / В. И. Гаранин // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов, доложенных или представленных на Четвертую Всесоюзную герпетологическую конференцию. Ленинград, 01–03 февраля 1977 г. – Л., 1977. – С. 63–64.

39. Гаранин В. И. О некоторых аспектах роли амфибий и рептилий в антропогенном ландшафте / В. И. Гаранин // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов Пятой Всесоюзной герпетологической конференции. Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г. – Л., 1981. – С. 35–36.

40. Гассо В. Я. Состояние фауны пресмыкающихся промышленной зоны металлургического и химического комплекса / В. Я. Гассо // Экологические и гидрометеорологические проблемы больших городов и промышленных зон : материалы Международной научной конференции. Санкт-Петербург, 15–17 октября 2002 г. – СПб., 2002. – С. 17.

41. Гордеев Д. А. Случаи неполной автотомии и нарушения регенерации хвоста разноцветной ящурки (*Eremias arguta* (Pallas, 1773)) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) в Волгоградской области / Д. А. Гордеев // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, вып. 1/2. – С. 3–9.

42. Городилова Ю. В. Эколого-морфологический анализ изменчивости малой лесной мыши и симпатрических видов грызунов на Урале : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Городилова Юлия Владимировна. – Екатеринбург, 2011. – 22 с.

43. Горчаковский П. Л. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П. Л. Горчаковский, Е. А. Шурова, М. С. Князев [и др.]; отв. ред. П. Л. Горчаковский. – М.: Наука, 1994. – 525 с.

44. Даниелян Ф. Д. Развитие и рост / Ф. Д. Даниелян, А. А. Симонян, А. В. Яблоков [и др.]. // Прыткая ящерица : монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 8. – С. 227–245.
45. Даревский И. С. К биологии прыткой ящерицы / И. С. Даревский // Природа. – 1946. – № 9. – С. 23.
46. Даревский И. С. Методы изучения рептилий в заповедниках / И. С. Даревский // Амфибии и рептилии заповедных территорий: сборник трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1987. – С. 25–32.
47. Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа. Систематика, экология, филогения полиморфных ящериц подрода *Archaeolacerta* / И. С. Даревский. – Л. : Наука, 1967. – 214 с.
48. Даревский И. С. Систематика и внутривидовая структура / И. С. Даревский, Н. Н. Щербак, Г. Петерс [и др.]. // Прыткая ящерица : монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 2. – С. 53–95.
49. Добрынин Б. Ф. Физическая география Западной Европы / Б. Ф. Добрынин. – М. : Учпедгиз, 1948. – 424 с.
50. Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных / В. А. Догель. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1954. – 369 с.
51. Дьяченко А. П. Флора листостебельных мхов Урала : в 2 ч. / А. П. Дьяченко. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 1997–1999; 1997. – Ч. 1 : История изучения. Конспект. Таксономический анализ. – 264 с.
52. Епланова Г. В. О различиях репродуктивных характеристик двух популяций прыткой ящерицы из Самарской области / Г. В. Епланова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 5 (1). – С. 421–423.
53. Еремченко В. М. Аблефаридные ящерицы фауны СССР и сопредельных стран / В. М. Еремченко, Н. Н. Щербак. – Фрунзе : Илим, 1986. – 171 с.
54. Жданова Н. П. Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных популяциях

на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.): автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.15 / Жданова Надежда Павловна. – М., 2003. – 23 с.

55. Завьялов Е. В. Морфологическая характеристика и особенности биологии двуполосой прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua*) на севере Нижнего Поволжья / Е. В. Завьялов, В. Г. Табачишин, Г. В. Шляхтин // Современная герпетология. – 2000. – Вып. 1. – С. 6–12.

56. Замалетдинов Р. И. Модификации метода прижизненного мечения амфибий и рептилий в популяционных исследованиях / Р. И. Замалетдинов, И. З. Хайрутдинов // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: сборник научных трудов / Самарский научный центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна. – Тольятти, 2006. – Вып. 9. – С. 66–72.

57. Иванов Н. Н. Ландшафтно-климатические зоны земного шара / Н. Н. Иванов. – М.-Л. : Изд-во Акад. Наук СССР, 1948. – 223 с.

58. Ивантер Э. В. К разработке экологической концепции периферических популяций / Э. В. Ивантер // Экология. – 2017. – №1. – С. 60–65.

59. Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида как форпосты микроэволюционного процесса / Э. В. Ивантер // Чарльз Дарвин и современная биология : труды международной научной конференции. Санкт-Петербург, 21–23 сентября 2009 г. – СПб., 2010. – С. 277–281.

60. Ивантер Э. В. Основы биометрии: введение в статистический анализ биологических явлений и процессов : учебное пособие / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во ПГУ, 1992. – 168 с.

61. Идрисова Л. А. Вариации фolidоза прыткой *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) и живородящей *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) ящериц в западной части Республики Татарстан / Л. А. Идрисова // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, вып. 1/2. – С. 28–35.

62. Ищенко В. Г. Прыткая ящерица / В. Г. Ищенко, Р. А. Юшков, Г. А. Воронов // Красная книга Среднего Урала. (Свердловская и Пермская области) : редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / под ред. В. Н. Большакова и П. Л. Горчаковского. – Екатеринбург, 1996. – С. 42.

63. Калябина-Хауф С. А. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08 / Калябина-Хауф Светлана Анатольевна. – СПб., 2003. – 24 с.

64. Калябина-Хауф С. А. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*) / С. А. Калябина-Хауф, Н. Б. Ананьева. – СПб., 2004. – 108 с. – (Труды ЗИН; т. 302).

65. Кидов А. А. Материалы к изучению репродуктивной биологии настоящих ящериц (Reptilia, Sauria, Squamata: Lacertidae) Кавказа / А. А. Кидов, А. Л. Тимошина, К. А. Матушкина [и др.] // Научные исследования в зоологических парках : сборник статей. – М., 2011. – Вып. 27. – С. 100–113.

66. Кидов А. А. Размножение прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) на Ставропольской возвышенности / А. А. Кидов, К. А. Матушкина // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2017. – Вып. 4. – С. 56–69.

67. Климатические данные городов по всему миру [Электронный ресурс] / Climate-Data.org / AM OP / Open Street Map contributors. – Электрон. дан. – [Б. м.], 2019. – URL: <https://ru.climate-data.org> (дата обращения: 30.04.2019).

68. Коли Г. Анализ популяций позвоночных животных / Г. Коли. – М. : Мир, 1979. – 364 с.

69. Константинов Е. Л. Изменчивость фolidоза нижней челюсти *Hemidactylus platyurus* (Schneider, 1792) на территории Лаоса и Камбоджи / Е. Л. Константинов, О. Ю. Булдова // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. – 2016. – Вып. 3. – С. 58–63.

70. Корнейчук В. П. О дискретных вариациях фolidоза прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831) в Казахстане / В. П. Корнейчук, М. А. Чирикова // Современная герпетология. – 2005. – Т. 3, вып. 4. – С. 60–70.

71. Коросов А. В. Технология системной экологии (с иллюстрациями) / А. В. Коросов // Теоретические проблемы экологии и эволюции : Шестые Люблинские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем»

с общей темой «Проблемы популяционной экологии». Тольятти, 06–10 апреля 2015 г. – Тольятти, 2015. – С. 174.

72. Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели) / А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского госуниверситета, 2010. – 264 с.

73. Котенко Т. И. Изменчивость окраски и рисунка прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae): методические аспекты / Т. И. Котенко, Е. Ю. Свириденко // Вестник зоологии. – 2010. – Т. 44, вып. 2. – С. 137–162.

74. Краснощеков Ю. Н. Полевая геоботаника с основами почвоведения: учебное пособие / Ю. Н. Краснощеков, Н. В. Пахарькова, Г. А. Сорокина. – Красноярск : Изд-во Красноярского гос. ун-та, 2004. – 117 с.

75. Крень А. К. Позвоночные животные заповедника «Лес на Ворскле» / А. К. Крень // Ученые записки ЛГУ. – 1939. – № 28, вып. 7. – С. 184–206.

76. Кропачев И. И. Некоторые особенности термобиологии ящурки Пржевальского *Eremias przewalskii* (Strauch, 1876) в Туве / И. И. Кропачев // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 5 (1). – С. 439–442.

77. Кропачев И. И. Термобиология пестрой круглоголовки Кулагина, *Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909 (Squamata : Agamidae) на северной границе ареала вида в Туве / И. И. Кропачев // Известия Самарского научного центра РАН. – 2013. – Т. 15, № 3 (7). – С. 2319–2327.

78. Кузьмин С. Л. Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты / С. Л. Кузьмин. – М. : Наука, 1992. – 167 с.

79. Куранова В. Н. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Куранова Валентина Николаевна. – Томск, 1998. – 23 с.

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

81. Литвинов Н. А. Терморегулирующее поведение рептилий / Н. А. Литвинов, Н. А. Четанов, С. В. Ганщук, М. В. Югов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 5 (1). – С. 436–438.

82. Лобачев В. С. Особенности герпетофауны Северного Приаралья / В. С. Лобачев, Ю. Д. Чугунов, И. Н. Чуканина // Вопросы герпетологии :

авторефераты докладов, представленных на Третью Всесоюзную герпетологическую конференцию. Ленинград, 01–03 февраля 1973 г. – Л., 1973. –С. 78–82.

83. Макунина А. А. Ландшафты Урала / А. А. Макунина. – М. : Изд-во МГУ, 1974. – 158 с.

84. Малоземов Ю. А. Краткий определитель беспозвоночных животных Среднего Урала / Ю. А. Малоземов, Л. А. Малоземова. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2005. – 277 с.

85. Матвеева И. О. Гумус разных типов почв Красноуфимской лесостепи / И. О. Матвеева // Экология: традиции и инновации : материалы конференции молодых ученых. Екатеринбург, 09–13 апреля 2012 г. – Екатеринбург, 2012. – С. 73–74.

86. Мина М. В. Рост животных. Анализ на уровне организма / М. В. Мина, Г. А. Клевезаль. – М. : Наука, 1976. – 291 с.

87. Миркин Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – Уфа : Логос, 2000. – 264 с.

88. Мисюра А. Н. Некоторые вопросы экотоксикологии бесхвостых амфибий и рептилий в техногенных районах / А. Н. Мисюра // Вопросы герпетологии : материалы Седьмой Всесоюзной герпетологической конференции. Киев, 26–29 сентября 1989 г. – Киев, 1989. –С. 166–167.

89. Назаров В. И. Учение о макроэволюции. На путях к новому синтезу / В. И. Назаров. – М. : Наука, 1991. – 287 с.

90. Наумов Н. П. Об эволюции биологических макросистем / Н. П. Наумов // Журнал общей биологии. – 1967. – Т. 28, № 6. – С. 635–643.

91. Наумов Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. – 2-е издание. – М. : Высшая школа, 1963. – 618 с.

92. Никольский А. М. Гады и рыбы по Брэму и другим источникам : в 5 т. / А. М. Никольский. – СПб. : Акц. о-во Брокгауз-Эфрон, 1902–1903; 1902. – 872 с. – (Библиотека естествознания; вып. 3).

93. Никольский А. М. Определитель пресмыкающихся и земноводных Российской Империи / А. М. Никольский. – Харьков : Русская типография и литография, 1907. – 182 с.

94. Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Российской Империи (Herpetologia Rossica) : доложено в заседании Физико-математического отделения 08 мая 1902 г. / А. М. Никольский. – Санкт-Петербург : типография Академии наук, 1905. – 518 с. – (Записки Академии наук по Физико-математическому отделению; Т. 17, № 1).

95. Никольский А. М. Пресмыкающиеся (Reptilia) / А. М. Никольский // Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Российской академии наук / под ред. Директора музея акад. Н. В. Насонова. – Петроград, 1915. – Т. I : Chelonia и Sauria. – С. 292–314.

96. Одум Ю. Экология : в 2 т. / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

97. Определитель насекомых Европейской части СССР : в 5 т. / под общ. ред. Г. Я. Бей-Биенко. – М.-Л. : Наука, 1964–1988; 1965. – Т. 2 : Жесткокрылые и веерокрылые. – 668 с. – (Определители по фауне СССР, изданные Зоологическим институтом АН СССР).

98. Параскив К. П. Пресмыкающиеся Казахстана / К. П. Параскив. – Алма-Ата : Изд-во Акад. наук КазССР, 1956. – 228 с.

99. Перелешин С. Д. Опыт биометрического анализа понятия «подвид» (*subspecies*). К вопросу о взаимоотношениях *Lacerta agilis* и *L. a. exigua* Eichw. / С. Д. Перелешин // Русский зоологический журнал – 1928. – Т. 8, вып. 1. – С. 37–70.

100. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 288 с.

101. Песков В. Н. Линейные размеры тела и биологический возраст амфибий и рептилий на примере *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) и *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) / В. Н. Песков, А. Ю. Малюк, Н. А. Петренко // Вестник Тамбовского университета. Серия : Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, вып. 6. – С. 3055–3058.

102. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 400 с.

103. Пикулик М. М. Пресмыкающиеся Белоруссии / М. М. Пикулик, В. А. Бахарев, С. В. Косов. – Минск : Наука и техника, 1988. – 166 с.

104. Плавильщиков Н. Н. Определитель насекомых / Н. Н. Плавильщиков. – М. : Фирма «Гопикал», 1994. – 544 с.

105. Прокаев В. И. Физико-географическое районирование горной полосы и предгорий южнотаяжного Урала (в границах Свердловской области) / В. И. Прокаев, Т. И. Кузнецова // Ландшафтные исследования в Свердловской области. – Свердловск, 1974. – С. 34–39. – (Научные труды / Свердловский государственный педагогический институт; сб. 210).

106. Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.] ; отв. ред. А. В. Яблоков. – М. : Наука, 1976. – 376 с.

107. Путешествие в Красноуфимский район [Электронный ресурс] / Красноуфимская Центральная районная библиотека. – Электрон. дан. – [Б. м.], 2013. – URL: <https://библиопчелка.рф> (дата обращения: 12.06.2013).

108. Реймерс Н. Ф. Природопользование : словарь-справочник / Н. Ф. Реймерс. – М. : Мысль, 1990. – 637 с.

109. Розанов А. С. Многомерная классификация в популяционной морфологии / А. С. Розанов, А. С. Баранов // Состояние и перспективы развития морфологии : материалы к всесоюзному совещанию. – М., 1979. – С. 361.

110. Розанов А. С. Определение радиусов индивидуальной активности прыткой ящерицы / А. С. Розанов, А. В. Яблоков, В. И. Подмарев // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов, доложенных или представленных на Четвертую Всесоюзную герпетологическую конференцию. Ленинград, 01–03 февраля 1977 г. – Л., 1977. – С. 16.

111. Ройтберг Е. С. Дискретные вариации прыткой и полосатой ящериц (*Lacerta agilis* et *Lacerta strigata*) Дагестана / Е. С. Ройтберг // Герпетологические исследования на Кавказе. – Л., 1987. – С. 131–138. – (Труды Зоологического института; т. 158).

112. Ройтберг Е. С. Изменчивость мозаики роговых щитков головы ящериц рода *Lacerta*: тенденции и ограничения / Е. С. Ройтберг // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70, вып. 4. – С. 85–96.

113. Ройтберг Е. С. Изменчивость признаков чешуйчатого покрова прыткой и полосатой ящерицы в зоне их симпатрии : автореф. дис.... канд. биол. наук : 03.00.08 / Ройтберг Евгений Самуилович. – Л., 1989. – 25 с.

114. Ройтберг Е. С. К изучению дискретной изменчивости чешуйчатого покрова рептилий / Е. С. Ройтберг // Микроэволюция : сборник тезисов I Всесоюзной конференции по проблемам эволюции. Москва, 1984. – М., 1985а. – С. 22–23.

115. Ройтберг Е. С. Хронографическая и межпопуляционная изменчивость признаков фolidоза у *Lacerta agilis* и *L. strigata* в Дагестане / Е. С. Ройтберг // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов Шестой Всесоюзной герпетологической конференции. Ташкент, 18–20 сентября 1985 г. – Л., 1985б. – С. 178.

116. Свириденко Е. Ю. К морфологической характеристике прыткой ящерицы (*Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927) юго-западной части Крымского нагорья / Е. Ю. Свириденко, О. В. Кукушкин // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны: материалы международной научно-практической конференции, посвященной 70-летию Центрально-Черноземного заповедника. Курск, 22–26 мая 2005 г. – Курск, 2005. – С. 348–352.

117. Симонов Е. П. Анализ полового диморфизма в популяциях прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из разных природных зон юга Западной Сибири / Е. П. Симонов // Современная герпетология. – 2008. – Т. 8, вып. 1. – С. 39–49.

118. Симпсон Д. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки: пер. с англ. канд. геол.-мин. наук А. В. Шера / Д. Симпсон. – М. : Мир, 1983. – 256 с.

119. Слоним А. Д. Температура среды обитания и эволюция внутреннего гомеостаза / А. Д. Слоним // Физиология терморегуляции / К. П. Иванов, О. П. Минут-Сорохтина, Е. В. Майстрах [и др.] ; отв. ред. К. П. Иванов. – Л., 1984. – С. 378–440. – (Руководство по физиологии).

120. Слоним А. Д. Экологическая физиология животных / А. Д. Слоним. – М. : Высшая школа, 1971. – 448 с.

121. Солбриг О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М. : Мир, 1982. – 488 с.

122. Стрельников И. Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий / И. Д. Стрельников // Зоологический журнал. – 1944. – Т. 23, вып. 5. – С. 250–257.

123. Стрельцов А. Б. Некоторые результаты и перспективы фенетических исследований прыткой ящерицы в Калужской области / А. Б. Стрельцов // Физиологическая и популяционная экология животных : межвузовский научный сборник. – Саратов, 1978. – Вып. 5 (7). – С. 120.

124. Стрельцов А. Б. К биологии и систематике прытких ящериц в Калужской области / А. Б. Стрельцов, А. А. Воронин // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов, представленных на Третью Всесоюзную герпетологическую конференцию. Ленинград, 01–03 февраля 1973 г. – Л., 1973. – С. 170–171.

125. Сухов Г. Ф. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР / Г. Ф. Сухов // Труды / Зоологический Институт АН СССР. – 1948. – Т. VII, № 3. – С. 101–117.

126. Терентьев П. В. Определитель пресмыкающихся и земноводных / П. В. Терентьев, С. А. Чернов. – М. : Советская наука, 1949. – 415 с.

127. Тертышников М. Ф. Враги / М. Ф. Тертышников // Разноцветная ящурка / Н. Н. Щербак, Т. И. Котенко, М. Ф. Тертышников [и др.]. – Киев, 1993. – С. 207.

128. Тертышников М. Ф. Значение амфибий и рептилий в биоценозах Северного Кавказа / М. Ф. Тертышников // Географические проблемы изучения, охраны и рационального использования условий и ресурсов Северного Кавказа : тезисы докладов II Научного совещания по вопросам изучения, охраны и рационального использования природных условий и ресурсов Северного Кавказа в связи с перспективами их комплексного использования. Ставрополь, 25–28 сентября 1973 г. – Ставрополь, 1973. – С. 44–48.

129. Тертышников М. Ф. Поведение и активность / М. Ф. Тертышников, А. С. Баранов, А. В. Яблоков [и др.]. // Прыткая ящерица : монографическое

описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 10. – С. 252–272.

130. Тертышников М. Ф. Среда обитания / М. Ф. Тертышников, Н. В. Щепотьев, В. Л. Булахов [и др.] // Прыткая ящерица : монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 5. – С. 162–178.

131. Тимофеев-Ресовский Н. В. Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. – М. : Наука, 1973. – 277 с.

132. Тимофеев-Ресовский Н. В. Фены, фенетика и эволюционная биология / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков // Природа. – 1973. – № 5. – С. 39.

133. Турутина Л. В. Территориальное распределение фенов и выделение генетико-пространственных группировок в популяции прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) / Л. В. Турутина, В. И. Подмарев // Физиологическая и популяционная экология животных : межвузовский научный сборник. – Саратов, 1978. – Вып. 5 (7). – С. 72.

134. Уральская горная страна и природные зоны / Уральское аэрогеодезическое предприятие Роскартографии; науч. конс. П. Л. Горчаковский. – 1 : 6000000. – Екатеринбург : Роскартография, 1993. – 1 л.

135. Фирсова В. П. Почвы южной тайги и хвойно-широколиственных лесов Урала и Зауралья / В. П. Фирсова, Г. К. Ржанникова // Лесные почвы южной тайги Урала и Зауралья. – Свердловск, 1972. – С. 3–87. – (Труды Института экологии растений и животных АН СССР. Уральский научный центр; вып. 85).

136. Хабибуллин В. Ф. Иерархический подход в изучении пространственного размещения прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в фрагментированном ландшафте / В. Ф. Хабибуллин // Вопросы герпетологии : материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Казань, 12–17 октября 2009 г. – СПб., 2011. – С. 288–292.

137. Хайрутдинов И. З. К изучению половой структуры популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) трансформированных территорий / И. З. Хайрутдинов // Ученые записки Казанского государственного университета. Естественные науки. – 2009. – Т. 151, кн. 2. – С. 156–161.

138. Целлариус А. Ю. Изучение питания ящериц по экскрементам / А. Ю. Целлариус // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов, доложенных или представленных на Четвертую Всесоюзную герпетологическую конференцию. Ленинград, 01–03 февраля 1977 г. – Л., 1977. – С. 219–220.
139. Черлин В. А. Новые данные о систематике змей рода *Echis* / А. В. Черлин // Вестник зоологии. – 1983. – № 2. – С. 42–46.
140. Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция / В. А. Черлин. – СПб. : Изд-во «Русско-Балтийский информационный центр «Блиц», 2012. – 362 с.
141. Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований / В. А. Черлин. – СПб. : Изд-во «Русско-Балтийский информационный центр «Блиц», 2010. – 124 с.
142. Черлин В. А. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц / В. А. Черлин, И. В. Музыченко // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, вып. 3. – С. 406–416.
143. Четанов Н. А. Влияние солнечной радиации на температуру тела рептилий Пермского края / Н. А. Четанов // Вопросы герпетологии : материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Казань, 12–17 октября 2009 г. – СПб., 2011. – С. 304–309.
144. Чибилев А. А. Природное районирование Урала с учетом широтной зональности, высотной поясности и вертикальной дифференциации ландшафтов / А. А. Чибилев, Ант. А. Чибилев // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1(6). – С. 1660–1665.
145. Чикишев А. Г. Физико-географическое районирование Среднего Урала / А. Г. Чикишев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. – 1963. – Т. 38, № 6 : Землеведение. – С. 74–96.
146. Чирикова М. А. Материалы к распространению, биотопическому и вертикальному размещению прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) на юго-востоке ареала / М. А. Чирикова, Н. Н. Березовиков // Современная герпетология. – 2015. – Т. 15, вып. 3/4. – С. 130–145.
147. Чирикова М. А. Распространение и внешняя морфология прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) в Восточном Казахстане / М. А. Чирикова, В. П. Корнейчук // Selevinia. – 2000. – № 1–4. – С. 42–50.

148. Шварц С. С. Популяционная структура вида / С. С. Шварц // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46, № 10. – С. 1456–1467.
149. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. – М. : Наука, 1980. – 277 с.
150. Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. – Свердловск : [Б. и.], 1968. – 387 с. – (Труды Института экологии растений и животных / АН СССР. Уральский филиал; вып. 58).
151. Шебзухова Э. А. Пресмыкающиеся центральной части Северного Кавказа : автореф. дис ... канд. биол. наук : 03.00.08 / Шебзухова Эмма Адамовна. – Нальчик, 1969. – 16 с.
152. Шилов И. А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных / И. А. Шилов // Успехи современной биологии. – 1967. – Т. 64, № 2. – С. 333–351.
153. Шилов И. А. Стресс как экологическое явление / И. А. Шилов // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 63, № 6. – С. 805–812.
154. Шилов И. А. Физиологическая экология животных / И. А. Шилов. – М. : Высшая школа, 1985. – 321 с.
155. Шилов И. А. Экология : учебник для биологических и медицинских специальностей вузов / И. А. Шилов. – М. : Высшая школа, 1998. – 512 с.
156. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И. А. Шилов. – М. : Изд-во МГУ, 1977. – 262 с.
157. Шляхтин Г. В. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий / Г. В. Шляхтин, В. Л. Голикова. – Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1986. – 78 с.
158. Шляхтин Г. В. Экология питания прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) на севере Нижнего Поволжья / Г. В. Шляхтин, В. Г. Табачишин, Е. В. Завьялов // Современная герпетология. – 2006. – Т. 5/6. – С. 93–99.
159. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. / И. И. Шмальгаузен. – М. : Наука, 1983. – 360 с.

160. Щепотьев Н. В. К изучению популяции прыткой ящерицы *Lacerta agilis exigua* Eichw. в условиях лесостепи Нижнего Заволжья / Н. В. Щепотьев // Зоологический журнал. – 1948. – Т. 27, вып. 4. – С. 363–370.
161. Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма / Н. Н. Щербак. – Киев : Наукова Думка, 1966. – 239 с.
162. Щербак Н. Н. Количественный учет / Н. Н. Щербак // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / И. С. Даревский, Н. Н. Щербак, К. А. Татаринцов [и др.]. – Киев, 1989. – С. 121–125.
163. Щербак Н. Н. Ареал / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.] // Прыткая ящерица : монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 1. – С. 9–52.
164. Яблоков А. В. Введение в фенетику популяций / А. В. Яблоков, Н. И. Ларина. – М. : Высшая школа, 1985. – 159 с.
165. Яблоков А. В. Географическая изменчивость неметрических признаков окраски прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) / А. В. Яблоков, А. С. Баранов, А. С. Розанов // Вестник зоологии. – 1981а. – № 2. – С. 14–21.
166. Яблоков А. В. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.) / А. В. Яблоков, А. С. Баранов, А. С. Розанов // Журнал общей биологии. – 1981в. – Т. 42, № 5. – С. 645–655.
167. Яблоков А. В. Реконструкция микрофилогенеза вида (на примере изучения прыткой ящерицы – *Lacerta agilis*) / А. В. Яблоков, А. С. Баранов, А. С. Розанов // Вестник зоологии. – 1981б. – № 3. – С. 11–16.
168. Ярошенко П. Д. Геоботаника: учебное пособие / П. Д. Ярошенко. – М. : Просвещение, 1969. – 200 с.
169. Allee W. C. Animal aggregations. A study in general sociology / W. C. Allee. – Chicago : The University of Chicago Press, 1931. – 431 p.
170. Andres C. Phylogenetic analysis of the *Lacerta agilis* subspecies complex / C. Andres, F. A. Franke, C. Bleidorn, D. Bernhard // Systematics and Biodiversity. – 2014. – Vol. 12 (1). – P. 43–54.

171. Arribas O. J. Morphology and taxonomic revalidation of *Lacerta agilis garzoni* Palacios et Castroviejo, 1975 / O. J. Arribas // Mediterranean basin lacertid lizards : a biological approach / ed. L. Vicente, E.G. Crespo. – Lisboa, 1995. – P. 39–49.
172. Avise J. C. Phylogeography: The history and formation of species / J. C. Avise. – Cambridge: Harvard University Press, 2000. – 447 p.
173. Bailey N. T. J. Improvements in the interpretation of recapture data / N. T. J. Bailey // Journal of Animal Ecology. – 1952. – Vol. 21. – P. 120–127.
174. Bailey N. T. J. On estimating the size of mobile population from recapture data / N. T. J. Bailey // Biometrika. – 1951. – Vol. 38. – P. 293–306.
175. Ballinger R. E. Experimental evidence of the tail as a balancing organ in the lizard *Anolis carolinensis* / R. E. Ballinger // Herpetologica. – 1973. – № 29. – P. 65–66.
176. Bateman P. W. To cut a long tail short: a review a lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years / P. W. Bateman, P. A. Fleming // Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 277, is. 1. – P. 1–14.
177. Begon M. Investigating animal abundance : Capture-recapture for biologists / M. Begon. – Baltimore : University Park Press, 1979. – 97 p.
178. Bellairs A. Autotomy and regeneration in reptiles / A. Bellairs, S. Bryant // Biology of the Reptilia. – 1985. – Vol. 15. Development B. – P. 303–410.
179. Bischoff W. *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 – Zauneidechse / W. Bischoff // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. – Wiesbaden: Aula, 1984. – Bd. 2/1, Ech. 2 : *Lacerta*. – P. 23–68.
180. Bischoff W. Zur Verbreitung und Systematik der Zauneidechse, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 / W. Bischoff // Mertensiella. – 1988. – № 1. – P. 11–30.
181. Blanke I. Zur Verbreitung grotruueckiger Zauneidechsen (*Lacerta agilis*) in Niedersachsen / I. Blanke, R. Podloucky // Die Eidechse. – 2000. – Vol. 11, № 3. – P. 85–95.
182. Bonnet X. Which proximate factor determines sexual size dimorphism in tiger snakes? / X. Bonnet, S. Llorioux, [et al.] // Biological Journal of the Linnean Society. – 2011. – № 103. – P. 668–680.
183. Boulenger G. A. Catalogue of the lizards in the British Museum Natural History / G. A. Boulenger. – 2nd ed. – London : Printed by order of the Trustees, 1887. –

Vol. 3 : Lacertidae, Gerrhosauridae, Scincidae, Anelytropidae, Dibamidae, Chamaeleontidae. – 575 p. (по : Ареал / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.] // Прыткая ящерица : монографическое описание вида / Н. Н. Щербак, Н. Г. Осташко, И. С. Даревский [и др.]; отв. ред. А. В. Яблоков. – М., 1976. – Гл. 1. – С. 9.

184. Brehm A. Phylogeography of the Madeirian endemic lizard *Lacerta dugesii* inferred from mt DNA sequences / A. Brehm, J. Jesus, H. Spinola [et al.] // Molecular Phylogenetic Evolution. – 2003. – Vol. 26, № 2. – P. 222–230.

185. Brown W. L. Jr. Numerical taxonomy, convergence and evolutionary reduction / W. L. Jr. Brown // Systematic Zoology. – 1965. – Vol. 14, № 2. – P. 101–109.

186. Camp C. L. Classification of the lizards / C. L. Camp // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 1923. – Vol. 48, art. 11. – P. 289–481.

187. Caughley G. Conservation biology in theory and practice / G. Caughley, A. Gunn. – Cambridge : Blackwell Science, 1996. – 459 p.

188. Caughley G. Direction on conservation biology / G. Caughley // Journal of Animal Ecology. – 1994. – № 63. – P. 215–244.

189. Cooper W. E. How to stay alive after losing your tail / W. E. Cooper, D. S. Wilson // Behaviour. – 2008. – Vol. 145. – P. 1045–1099.

190. Cooper W. E. Predator lethality, optimal escape behavior, and autotomy / W. E. Cooper, W. G. Frederick // Behavioral Ecology. – 2010. – Vol. 21. – P. 91–96.

191. Corbett K. F. Red light for the sand lizard in Britain / K. F. Corbett // Oryx. – 1969. – Vol. 10, № 2. – P. 89–90.

192. Corbett K. F. Verbreitung und Status der Zauneidechse *Lacerta agilis* in Großbritannien / K. F. Corbett // Mertensiella. – 1988. – № 1. – P. 92–100.

193. Cox R. M. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards / R. M. Cox, S. L. Skelly, H. B. John-Alder // Evolution. – 2003. – Vol. 57 (7). – P. 1653–1669.

194. Cox R. M. Growing apart together : the development of contrasting sexual size dimorphisms in sympatric *Sceloporus* lizards / R. M. Cox, H. B. John-Alder // Herpetologica. – 2007. – Vol. 63 (3). – P. 245–257.

195. Drzewicki St. Sur le croisement entre les lizards *Lacerta agilis* L. forma typica et *Lacerta agilis* var. *erythronotus* Fitzing / St. Drzewicki // Comptes rendus des séances de la Société de biologie. – 1926. – Vol. 93. – P. 1631.
196. Fairbairn D. J. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism / D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, T. Szekely. – New York : Oxford University Press, 2007. – 280 p.
197. Fitch H. S. Sexual size differences in reptiles / H. S. Fitch // University of Kansas Publications Museum of Natural History. – 1981. – Vol. 70. – P. 1–72.
198. Fleishman E. Selecting effective umbrella species / E. Fleishman, D. D. Murphy, R. B. Blair // Conservation Biology in Practice. – 2001. – № 2. – P. 17–23.
199. Fuhn I. E. Die inner artliche Gliederung der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) in Rumanien (Reptilia, Lacertidae) / I. E. Fuhn, S. Vancea // Senckenbergiana biologica. – 1964. – Vol. 45. – P. 469–489.
200. Fuhn I. E. Reptilia / I. E. Fuhn, S. Vancea // Fauna Republici i Populare Romine. Reptilia. – Bucuresti, 1961. – Vol. 14, № 2. – P. 1–378.
201. Gasc J. P. Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe / J. P. Gasc. – Paris, 1997. – P. 230–231.
202. Gaston K. J. Rarity / K. J. Gaston. – London, 1994. – P. 1–21.
203. Gaston K. J. The structure and dynamics of geographic ranges / K. J. Gaston. – New York : Oxford University Press, 2003. – 266 p.
204. Godinho R. Phylogeography of the Iberian Scheiber's Green Lizard (*Lacerta schreiberi*) : preliminary data on mitochondrial and nuclear markers reveal discrepant patterns / R. Godinho, N. Ferrand, E. G. Crespo // Mertensiella. – 2001. № 13. – P. 33–40.
205. Google Карты (картографический онлайн-сервис). – URL: <https://www.google.ru/maps> (дата обращения: 29.04.2015).
206. Gorman G. C. Evolutionary genetics of insular Adriatic lizards / G. C. Gorman, M. Soule, S. Yung, E. Nevo // Evolution. – 1975. – Vol. 29. – P. 52.
207. Guicking D. Molecular phylogeography of the Viperine snake (*Natrix maura*) and the Dica snake (*Natrix tessellata*) : first results / D. Guicking, U. Joger, M. Wink // Biota. – 2003. – Vol. 3, №1–2. – P. 47–57.

208. Haldane J. B. S. Population genetics / J. B. S. Haldane // Penguin New Biology – 1955. – Vol. 18. – P. 34–51.

209. Hanski I. Metapopulation ecology / I. Hanski. – New York : Oxford University Press, 1999. – 328 p.

210. Harding J. P. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution / J. P. Harding // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1949. – Vol. 28. – P. 141–153.

211. Harrison S. Metapopulations and conservation / S. Harrison // Large-scale ecology and conservation biology / ed. by P. J. Edwards, R. M. May and N. R. Webb. – Oxford, 1994. – P. 111–128.

212. Hazen A. Storage to be provided in impounding reservoirs for municipal water supply / A. Hazen // Transactions of the American society of civil engineers. – 1913. – Vol. 39. – P. 1943–2044.

213. Hewitt G. M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation / G. M. Hewitt // Biological Journal Linnaeus Society. – 1996. – Vol. 58. – P. 247–276.

214. Hurlbert S. H. The measurement of niche overlap and some relatives / S. H. Hurlbert // Ecology. – 1978. – Vol. 59, №1. – P. 67–77.

215. Jetz W. Phenotypic population divergence in terrestrial vertebrates at macro scales / W. Jetz, K. G. Ashton, F. A. La Sorte // Ecology Letters. – 2009. – Vol. 12, is. 11. – P. 1137–1146.

216. Joger U. Phylogeographie und genetische Differenzierung im *Lacerta viridis bilineata* Komplex / U. Joger, T. Amann, M. Veith // Mertensiella. – 2001. – Vol. 13. – P. 60–69.

217. Kaplan R. H. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: An application of the «adaptive coin-flipping» principle / R. H. Kaplan, W. S. Cooper // American Naturalist. – 1984. – Vol. 123. – P. 393–410.

218. Khromov V. On the morphology of *Lacerta agilis* from northeastern Kazakhstan / V. Khromov, D. Korneychuk // Third Asian Herpetology Meeting : Abstracts. Almaty, September, 01–05, 1998. – Almaty, 1998. – P. 57.

219. Lacertids Working Group of the German Society of Herpetology and Herpetoculture [Electronic resource] / DGHT // The «www.lacerta.de» team. – Electronic data. – [S. l.], 2019. – URL: <http://lacerta.de/AS/Taxon.php?Genus=30&Species=99> (access date: 29.04.2019).
220. Lai-Gao L. Income breeding and temperature-induced plasticity in reproductive traits in lizards / L. Lai-Gao, D. Guo-Hua, J. Xiang // *The Journal of Experimental Biology*. – 2010. – Vol. 213. – P. 2073–2078.
221. Lawton J. H. Population dynamic principles / J. H. Lawton, R. M. May. – New York : Oxford University Press, 1995. – P. 147–163.
222. Legler J. M. Stomach flushing: a technique for chelonian dietary studies / J. M. Legler // *Herpetologica*. – 1977. – № 3. – P. 281–284.
223. Legler J. M. The application of stomach-flushing to lizards and anurans / J. M. Legler, L. J. Sullivan // *Herpetologica*. – 1979. – № 3. – P. 107–110.
224. Lecomte J. Connectivity and homogenization of population sizes: an experimental approach in *Lacerta vivipara* / J. Lecomte, K. Boudjemadi, F. Sarrazin, K. Cally, J. Clobert // *Journal of Animal Ecology*. – 2004. – № 73. – P. 179–189.
225. Lesica P. When are peripheral populations valuable for conservation? / P. Lesica, F. W. Allendorf // *Conservation Biology*. – 1995. – № 9. – P. 753–760.
226. Lin Z-H. Energetic and locomotor costs of tail loss in the Chinese skink, *Eumeces chinensis* / Z-H Lin, Y-F Qu, X. Ji // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*. – 2006. – Vol. 143. – P. 508–513.
227. Lincoln F. C. Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns / F. C. Lincoln // *United States Department of Agriculture Circular* – 1971. – № 118. – P. 1–4.
228. Lomolino M. V. A species-based, hierarchical model of island biogeography / M. V. Lomolino // *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*; ed. E. Weiher, P. Keddy. – New York : Cambridge University Press, 1999. – P. 273–310.
229. MacArthur R. H. The theory of island biogeography / R. H. MacArthur, E. O. Wilson. – New York : Princeton University Press, 1967. – 203 p.

230. Massot M. Density dependence in the common lizard: demographic consequences of a density manipulation / M. Massot, J. Clobert, T. Pilorge, J. Lecomte, R. Barbault // *Ecology*. – 1992. – № 73. – P. 1742–1756.

231. Mayr E. Populations, species and evolution / E. Mayr. – Cambridge : Belknap Press of Harvard University Press, 1970. – 457 p.

232. Medger K. The influence of tail autotomy on the escape response of the Cape Dwarf Gecko, *Lygodactylus capensis* / K. Medger, L. Verburgt, Ph. Bateman // *Ethology*. – 2008. – Vol. 114, is. 1. – P. 42–52.

233. Mertens R. Die Amphibien und Reptilien Europas / R. Mertens, H. Wermuth. – Frankfurt am Main : Verlag Waldemar Kramer, 1960. – 264 p.

234. Nilson G. Nachweis der Zauneidechse, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, in Zentral-Griechenland (Sauria: Lacertidae) / G. Nilson, C. Andren // *Salamandra*. – 1987. – Vol. 23, № 4. – C. 278–279.

235. Olsson M. Does reproductive success increase with age or with size in a species with indeterminate growth? A case study using sand lizards *Lacerta agilis* / M. Olsson, R. Shine // *Oecologia*. – 1996. – Vol. 105. – P. 175–178.

236. Olsson M. Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*) / M. Olsson, A. Gullberg, H. Tegelstrom // *Journal of Evolutionary Biology*. – 1996. – Vol. 9. – P. 229–242.

237. Olsson M. Proximate determinants of telomere length on sand lizard (*Lacerta agilis*) / M. Olsson, A. Pauliny, E. Wapstra, D. Blomqvist // *Biology Letters*. – 2010. – № 6. – P. 651–653.

238. Palacios F. Descripción de una nueva subespecie de lagarto agil (*Lacerta agilis garzoni*) de los Pirineos / F. Palacios, J. Castroviejo // *Doñana, Acta Vertebrata*. – 1975. – Vol. 2, № 1. – P. 5–24.

239. Peters G. Die Grusinische Zauneidechse *Lacerta agilis grusinica* nomen novum / G. Peters // *Zoologischer Anzeiger*. – 1960. – Vol. 65, № 7/8. – P. 279–289.

240. Peters G. Die Zauneidechse des Kleinen Kaukasus als besondere Unterart – *Lacerta agilis brevicaudata* ssp. n. / G. Peters // *Zoologische Jahrbücher*. – 1958. – Vol. 86. 1/2. – P. 127–138.

241. Peters G. Zur Taxonomie und Ökologie der Zauneidechsen zwischen Peipus- und Onega-See / G. Peters // Zoologische Beiträge. – 1959. – Vol. 4, № 2. – P. 206–232.
242. Pianka E. R. On «r» and «k» selection / E. R. Pianka // American Naturalist. – 1970. – Vol. 104. – P. 592–597.
243. Place A. J. A Quantitative Analysis of the Ancestral Area of Rattlesnakes / A. J. Place, C. I. Abramson // Journal of Herpetology. – 2004. – Vol. 38, № 1. – P. 152–156.
244. Poole R. W. An introduction to quantitative ecology / R. W. Poole. – New-York : McGraw-Hill, 1974. – 532 p.
245. Rahmel U. Untersuchungen zum modifikatorischen Einfluss der Eizeitigungstemperatur auf die Ausbildung von Schuppenmerkmalen bei der Zauneidechse (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) / U. Rahmel, S. Rykena // Salamandra. – 1996. – Vol. 32, № 2. – P. 73–84.
246. Reeve J. P. Change in sexual size dimorphism as a correlated response to selection on fecundity / J. P. Reeve, D. J. Fairbairn // Heredity. – 1999. – Vol. 83. – P. 697–706.
247. Roberge J. M. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool / J. M. Roberge, P. Angelstam // Conservation Biology. – 2004. – Vol. 18, № 1. – P. 76–85.
248. Roitberg E. S. Variation in sexual size dimorphism within a widespread lizard species / E. S. Roitberg // Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. – New York, 2007. – P. 143–153.
249. Roitberg E. S. Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis / E. S. Roitberg, G. V. Eplanova, T. I. Kotenko [et al.] // Journal Evolutionary Biology. – 2015. – Vol. 28. – P. 613–629.
250. Roitberg E. S. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging terrestrial reptile: testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate / E. S. Roitberg, V. N. Kuranova, N. A. Bulakhova [et al.] // Evolutionary Biology. – 2013. – Vol. 40, № 3. – P. 420–438.

251. Sheth R. Hox Genes Regulate Digit Patterning by Controlling the Wavelength of a Turing-Type Mechanism / R. Sheth, L. Marcon, M. F. Bastida [et al.] // *Science*. – 2012. – Vol. 338. – P. 1476–1980.
252. Shine R. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's «fecundity advantage» model / R. Shine // *American Naturalist* – 1988. – Vol. 131. – P. 124–131.
253. Siliceo I. A comparative study of clutch size, range size, and the conservation status of island vs. mainland lacertid lizards / I. Siliceo, J. A. Díaz // *Biological Conservation*. – 2010. – Vol. 143. – P. 2601–2608.
254. Soule M. Genetic variation in the side-blotched lizard on islands in the Gulf of California / M. Soule, S. Y. Yang // *Evolution*. – 1973. – Vol. 27. – P. 593.
255. Soule M. Phenetics of natural populations. Phenetics of the side-blotched lizard / M. Soule // *Evolution*. – 1967. – Vol. 21. – P. 584.
256. Soule M. Phenetics of natural populations. Variation in insular populations of lizard / M. Soule // *American Naturalist* – 1972. – Vol. 106. – P. 429.
257. Spitz F. Quelques donnues sur les lizards (*Lacerta viridis* et *L. agilis*) marques a la Pointe D'Arzay (Vendue) / F. Spitz // *Terre et la Vie*. – 1971. – Vol. 1. – P. 86–95.
258. Strijbosch H. Aantallen schatten bij hagedissen / H. Strijbosch // *Ravon* 28. – 2008. – Vol. 10, № 1. – P. 1–11.
259. Strijbosch H. Doppelschwänze bei europäischen Lacertiden / H. Strijbosch // *Die Eidechse*. – 1999. – Vol. 10. – P. 1–7.
260. Strijbosch H. Homing behaviour of *Lacerta agilis* and *Lacerta vivipara* (Sauria, Lacertidae) / H. Strijbosch, P. T. J. C. van Rooy, L. A. C. J. Voeselek // *Amphibia–Reptilia*. – 1983. – Vol. 4 (1). – P. 43–47.
261. Strijbosch H. Een zwarte Zandhagedis (*Lacerta agilis*) : slachtoffer van een te versnipperd landschap? / H. Strijbosch, J. Verhoeven // *Lacerta*. – 1997. – Vol. 55, № 5. – P. 210–211.
262. Suchow G. F. Die Zauneidechse aus der Krim (*Lacerta agilis tauridica* subsp. nov.) / G. F. Suchow // *Збірник праць зоологічного музею АН УССР*. – 1926. – Vol. 2. – P. 83–87.

263. Taberlet P. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe / P. Taberlet, L. Fumagalli, A. G. Wust-Saucy, J. F Coson // *Molecular Ecology*. – 1998. – Vol. 7. – P. 453–464.

264. Taylor P. Landscape connectivity: A return to basic / P. Taylor, L. Fahrig, K. With // *Connectivity Conservation*. – Cambridge, 2006. – P. 29–43.

265. Thomas J. A. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes / J. A. Thomas, N. A. Bourn, R. T. Clarke [et al.] // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2001. – Vol. 268 (1478). – P. 1791–1796.

266. Tuniyev S. B. Intraspecific variation of the sand lizard (*Lacerta agilis*) from the Western Caucasus and description of a new subspecies *Lacerta agilis mzymtensis* ssp. nov. (Reptilia: Sauria) / S. B. Tuniyev, B. S. Tuniyev // *Russian Journal of Herpetology*. – 2008. – Vol. 15, № 1. – P. 55–66.

267. Turing A. M. The Chemical Basis of Morphogenesis / A. M. Turing // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences*. – 1952. – Vol. 237, №641. – P. 37–72.

268. Willey E. O. Vicariance biogeography / E. O. Willey // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1988. – Vol. 19. – P. 513–542.

269. Wu J. Ecological Dynamics in Fragmented Landscapes / J. Wu // *Princeton Guide to Ecology* / ed. S. A. Levin [et. al.]. – Princeton, 2009. – P. 438–444.

270. Wu J. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology / J. Wu, O. L. Loucks // *The Quarterly Review of Biology*. – 1995. Vol. 70, №4. – P. 439–466.

271. Yablokov A. V. Population structure, geographic variation and microphylogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis* L.) / A. V. Yablokov, A. S. Baranov, A. S. Rozanov // *Evolutionary Biology*. – 1980. – Vol. 12. – P. 91.

272. Zink R. M. Evidence from molecular systematics for decreased avian diversification in the Pleistocene Epoch / R. M. Zink, J. B. Slowinski // *Proceedings of Natural Academic Science*. – 1995. – Vol. 92. – P. 5832–5835.