

УДК 598.112.23:[591.4+591.3]

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИНЕЙНЫХ РАЗМЕРОВ И ПРОПОРЦИЙ ТЕЛА В ОНТОГЕНЕЗЕ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA, SQUAMATA), И ПЕРИОДИЗАЦИЯ ЕЕ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

А. Ю. Малюк

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: brovko@i.com.ua, a.maliuk@gmail.com

Получено 30 июня 2009

Принято 25 марта 2010

Изменчивость линейных размеров и пропорций тела в онтогенезе прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata), и периодизация ее постэмбрионального развития. Малюк А. Ю. — Исследована возрастная изменчивость линейных размеров и пропорций тела прыткой ящерицы — *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. Установлено, что с возрастом у прыткой ящерицы не только увеличиваются общие размеры тела, но существенно изменяются и его пропорции. Показано, что по линейным размерам, пропорциям тела и состоянию репродуктивных органов в постэмбриональном развитии этого вида отчетливо выделяются 4 стадии развития организма (juvenis, subadultus, adultus, adultus-senex).

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, линейные размеры, пропорции тела, онтогенетическая изменчивость, стадии развития.

Ontogenetic Variability of Linear Size and Body Proportions and Periodization of Postembryonic Maturity of the Sand Lizard *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata). Maliuk A. Yu. — Age variations by linear size and body proportions have been studied in population of the sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758). It has been established, that not only linear body size increases, but also body proportions have a lot of changes. It is shown that four stages of maturity (juvenis, subadultus, adultus, adultus-senex) are well-defined by linear size, body proportions and reproductive organs in postembryonic development of this species.

Key words: *Lacerta agilis*, linear size, body proportions, ontogenetic variability, stage of maturity.

Введение

В первой половине XX ст. А. М. Сергеев (1937, 1939), обобщая результаты немногочисленных исследований по изучению роста и развития пресмыкающихся, отмечал, что в жизненном цикле большинства видов наименее изучен постэмбриональный период развития. Спустя 40 лет ситуация практически не изменилась как в целом (Мина, Клевезаль, 1976), так и в отношении прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) конкретно (Даниелян и др., 1976).

К настоящему времени достаточно детально изучены различные аспекты демографической структуры популяций в разных частях обширного ареала *L. agilis* (Даниелян и др., 1976; Яковлев, 1983; Grandt, 1988; Olsson, 1988; Rahmel, Meyer, 1988; Amat et al., 2000; Куранова и др., 2006; Булахова и др., 2007; Roitberg, Smirina, 2006 а). При этом до сих пор остаются мало изученными вопросы онтогенетической изменчивости линейных размеров и, особенно, пропорций тела, а также соотношения календарного и биологического возраста в связи с периодизацией постэмбрионального развития пресмыкающихся.

Цель настоящей работы — изучение онтогенетической изменчивости линейных размеров и пропорций тела в связи с анализом периодизации постэмбрионального развития *L. agilis*.

Материал и методы

Основу работы составляют результаты, полученные при исследовании 57 особей прыткой ящерицы (31 ♂, 26 ♀), собранных автором 28 июля, а также 11 сеголеток, отловленных в августе 2007 г. в окр. хутора Ровжи, Деснянского р-на, Киевской обл., на полянах в сосновом лесу между обводным каналом и Киевским водохранилищем.

Каждое животное измеряли по схеме, представленной на рисунке 1. Измерения проводили с использованием линейки, штангенциркуля и бинокля МБС-9 с окулярмикрометром с точностью до 0,1 мм.

Штангенциркулем измеряли: длину тела (L.); длину туловища (L. cr.); длину (L. c.), ширину (Lt. c.) и высоту (A. c.) головы; диаметр локтевого (Cr. a. c.) и коленного (Cr. a. g.) суставов; ширину (Lt. cr. pelvis) и высоту (A. cr. pelvis) туловища в области таза; толщину хвоста у основания (Cr. cd.).

Под биноклем измеряли: расстояние от глаза до конца морды (D. r. - o.); расстояние от ноздри до глаза (D. n. - o.); расстояние от заднего края глаза до ушного отверстия (D. tym. - o.); расстояние между ноздрями (Sp. in.); максимальную длину глаза (L. o.); длину барабанной перепонки (L. tym.); ширину головы на уровне сочленения второго и третьего нижнегубных щитков (по наружному краю) (Lt. c. so.); длину четвертого пальца передней (D. q. m.) и задней (D. q. p.) конечности; ширину (Lt. an.) и длину (L. an.) анального щитка; ширину туловища на уровне второго ряда брюшных щитков (по внешним краям брюшных щитков) (Lt. cr. stern.).

Линейкой измеряли длину передней (P. a.) (от подмышечной впадины до конца четвертого пальца) и задней (P. p.) конечностей.

Кроме абсолютных значений 24 признаков, вычисляли приведенные (относительные) значения 23 морфометрических признаков, что в сумме составляет 47 признаков внешней морфологии. Переход от исходных значений признаков к относительным заключается в приведении величины всех анализируемых признаков каждой особи в соответствие с одинаковым (стандартным) для всех исследуемых особей значением длины тела (L_{st}). В качестве последнего использовали среднее значение длины тела ($L_{st} = 70$ мм) в исследуемой выборке. Исходные значения всех признаков умножали на коэффициент $k_i = L_{st} / L_i$, рассчитываемый для каждой (i-й) особи. В результате этого преобразования получаем такие значения признаков у каждой особи, которые она должна иметь при длине тела 70 мм без изменения его пропорций. Тем самым мы избавляемся от прямого влияния общих размеров (длины) тела на величину всех остальных анализируемых признаков (Песков, 1993).

Исходные абсолютные значения признаков логарифмировали с использованием десятичных логарифмов и в дальнейшем рассматривали как логтрансформированные. Логарифмирование проводили

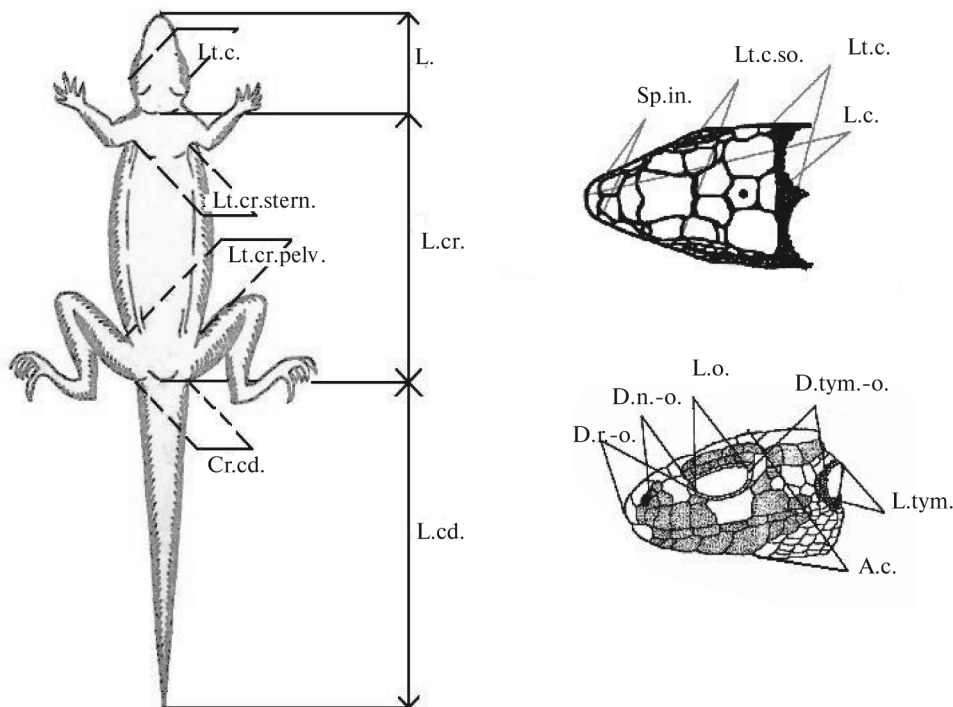


Рис. 1. Схема морфометрических промеров головы и тела прыткой ящерицы.

Fig. 1. Scheme of morphometric features of head and body of the sand lizard.

для того, чтобы, во-первых, уменьшить влияние величины признака на его вклад в значение метрики дистанции; во-вторых, для увеличения доли различий по форме в общей величине различий, определяемых возрастом и полом сравниваемых особей; в-третьих, логарифмирование, как известно, в определенной степени «нормализует» форму распределения переменных в вариационном ряду (Животовский, 1991).

Возраст ящериц определяли по общепринятой скелетохронологической методике (Смирин, 1972, 1974, 1976; Castanet et al., 1997). Для этого использовали бедренные кости и кости фаланг пальцев, которые декальцинировали в 10%-ном растворе азотной кислоты в течение 15–40 мин. до тех пор, пока кость не станет полностью мягкой, тщательно промывали в проточной воде и делали поперечные срезы в области диафиза толщиной 30–40 мкм на замораживающем микротоме. Полученные срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха и заключали в глицерин. Готовые препараты рассматривали под микроскопом. Срезы бедренных костей и костей фаланг пальцев фотографировали при одинаковом увеличении микроскопа «Микмед-2», (увеличение окуляра — $\times 10$) для получения относительных значений диаметра костного среза, удобных для сравнительного изучения. Присутствующие дополнительные или двойные линии (Castanet, Smirina, 1990) в большинстве случаев легко распознавались.

Репродуктивный статус каждой особи оценивали по состоянию и размерам гонад, которые измеряли под бинокляром с точностью до 0,1 мм. У самцов измеряли длину семенников, у самок — размеры яичников, фолликул и яиц (при их наличии). По указанным характеристикам репродуктивных органов всех животных делили на группу половозрелых, участвовавших в размножении, и группу неполовозрелых, которые не участвовали в размножении в год их поимки.

Дифференциацию ящериц по линейным размерам и пропорциям тела изучали посредством сравнения каждой особи со всеми остальными по логарифмически трансформированным значениям 24 абсолютных признаков. В качестве метрики обобщенных различий рассчитывали квадратичную дистанцию Евклида (SqDE). Матрицу SqDE обрабатывали иерархическим кластерным анализом с построением фенограммы, визуализирующей объединение животных в группы по степени их сходства-различия.

Относительный прирост рассчитывали по формуле: $d_i = 100 (x_{i+1} - x_i) / 0,5 (x_{i+1} + x_i)$, где x_i и x_{i+1} — величина признака в данном (i) и следующем за ним ($i+1$) возрасте (Шмальгаузен, 1984). Ростовые профили¹ сравнивали с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Лакин, 1980).

Изучение онтогенетической изменчивости пропорций тела ящериц проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (для оценки достоверности различий использовали LSD-тест) как по абсолютным, так и по относительным (приведенным) значениям морфометрических признаков. Чтобы исключить влияние пола, самцов и самок рассматривали отдельно. Все вычисления проведены с использованием статистического пакета «STATISTICA» для Windows.

Результаты и обсуждение

Результаты кластерного анализа сходства ящериц по логтрансформированным значениям 24 морфометрических признаков представлены на рисунке 2. Как видно из рисунка, исходная выборка ящериц разделилась на 2 основные субвыборки или внутрипопуляционные группы (I и II), в структуре каждой из которых визуально можно выделить, как минимум, по две группы особей, которые условно обозначим как А и В (I), С и D (II).

О характере выделившихся внутрипопуляционных групп можно судить по данным таблицы 1, в которой приведены сведения по изменчивости длины тела, относительного диаметра фаланг пальцев, количества годовых колец и размеров гонад у сеголеток, а также у самцов и самок разных групп.

Группу А составляют сеголетки, отловленные в августе месяце ($L = 28,0–38,0$ мм), пол которых определить невозможно по форме и размерам гонад. У большинства особей этой группы линии склеивания отсутствуют совсем (рис. 3, а) или просматривается одна линия, которая, по всей видимости, является сеголеточной (Смирин, 1976). Кроме этого они характеризуются минимальными значениями диаметра кости фаланг и размеров гонад по сравнению с ящерицами остальных внутрипопуляционных групп. В дальнейшем мы будем рассматривать эту группу ящериц как juvenis. По данным А. В. Яблокова (1976), сеголетки

¹ Формально профиль определяется как вектор значений признаков объекта, графически изображаемый в виде ломаной линии (Олдендерфер, Блэнфилд, 1989).

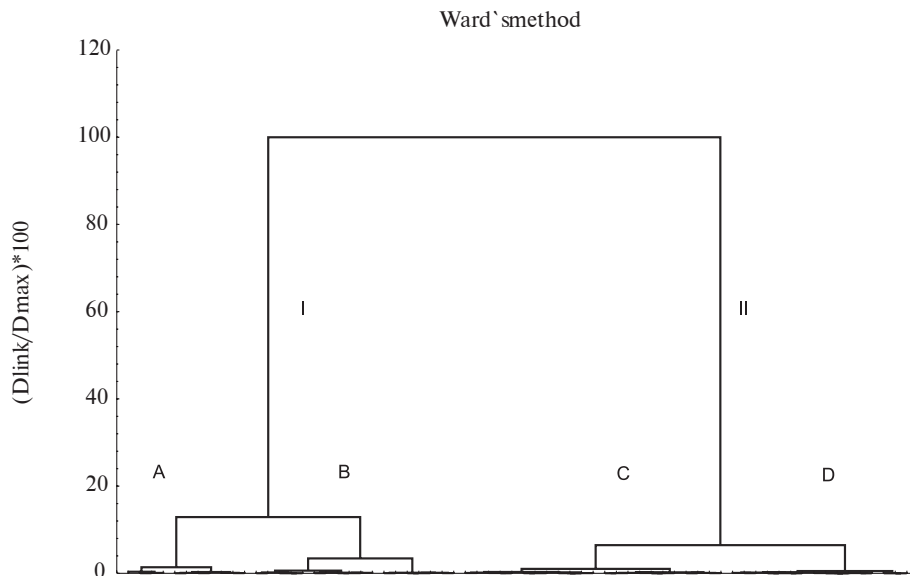


Рис. 2. Фенограмма, отражающая сходство самцов и самок прыткой ящерицы по логарифмически трансформированным значениям 24 морфометрических признаков.

Fig. 2. Phenogram showing similarity of males and females of *Lacerta agilis* by logtransformed meaning of 24 morphometric features.

прыткой ящерицы после вылупления имеют длину тела 30–35 мм, а к моменту ухода на зимовку — 35–55 мм. Средняя скорость их роста составляет 5–7 мм/месяц, а максимальная — 8–9 мм. Длина тела сеголетков *L. a. boemica* из Дагестана — 30–33 мм (Ройтберг, 1987), а из Кабардино-Балкарии — 30–37 мм (Warnecke, 2000). Как видно из приведенных данных, у сеголетков прыткой ящерицы длина тела

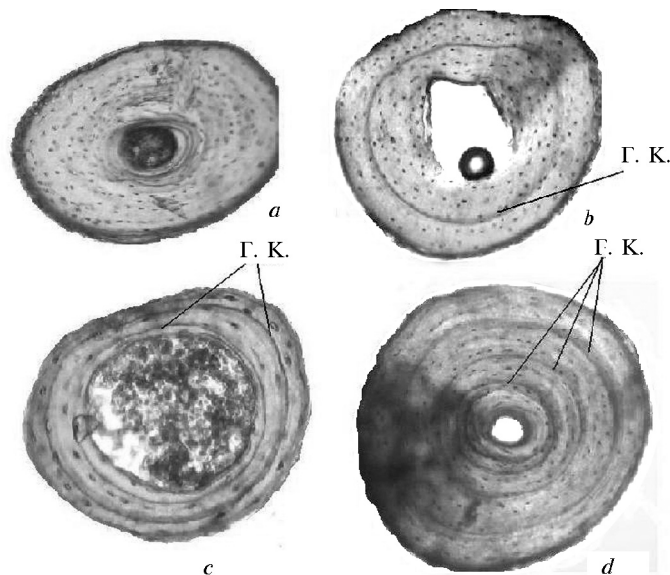


Рис. 3. Срезы костей фаланг пальцев: а — сеголетки (годовые кольца отсутствуют); б — одна зимовка (одно годовое кольцо); в — две зимовки (два годовых кольца); д — три зимовки и более (три и более годовых кольца); Г. К. — годовые кольца, внутренние кольца могут быть резорбированы.

Fig. 3. Microscopic sections through finger bone: a — juvenis; b — one wintering; c — two wintering; d — three wintering and more.

варьирует в достаточно узких пределах, независимо от подвида и географии отлова ящериц.

В группу В входят более крупные самцы ($L = 38,1-53,0$ мм) и самки ($L = 43,9-53,6$ мм). На срезах фаланг у большинства животных этой группы обнаружено по одной линии склеивания (рис. 3, *b*), что может свидетельствовать об одной зимовке (Смирин, 1972, 1974, 1976). Наличие трех линий склеивания у 4 ♂, по-видимому, определяется присутствием дополнительных (двойных) линий склеивания, которые не являются годовыми (Castanet, Smirina, 1990). Величина относительных значений диаметра фаланг как у самцов, так и у самок группы В заметно больше по сравнению с таковыми у сеголеток (группа А), но меньше чем у особей групп С и D. По размерам гонад они также уступают животным С и D групп (табл. 1). Это позволяет заключить, что самцы и самки группы В являются полувзрослыми (subadultus), неполовозрелыми особями, не размножавшимися в год их поимки.

По линейным размерам и пропорциям тела ювенильные и полувзрослые ящерицы А и В групп объединяются в группу молодых неполовозрелых животных, обозначенных на рисунке 2 как субкластер I.

Группа С состоит из крупных самцов ($L = 58,1-70,3$ мм) и самок ($L = 58,7-77,1$ мм), которые по размерам тела, средним значениям диаметра кости фаланг, размерам и развитию гонад являются взрослыми половозрелыми животными. Количество линий склеивания (от двух до четырех) соответствует двум и большему количеству зимовок, так как у всех ящериц этой группы сеголеточная линия склеивания частично или полностью резорбирована и не учитывалась (рис. 3, *c*). По данным разных авторов, половой зрелости достигают самцы с длиной тела от 60–80 мм (Жаркова, 1973; Лукина, 1966) и самки с длиной тела 55–76 мм для лесостепной зоны (Жаркова, 1973), 76–90 мм для степной зоны (Лукина, 1966; Щепотьев, 1950; Тертышников, 1972) и 70–85 мм для горных районов (Roitberg, Smirina, 2006 b). При этом, максимальная продолжительность жизни ящериц в низовьях и предгорных районах составляет приблизительно 4–6 лет с доминированием 2–3 летних особей, а в горных районах — 7–8 лет, и при этом 2–3-летних особей не более 50% (Roitberg, Smirina, 2006 a).

Группу D составляют самые крупные самцы ($L = 70,3-82,1$ мм) и самки ($L = 77,6-84,5$ мм) с максимальными значениями всех без исключения показателей (табл. 1). По количеству годовых колец можно предположить, что

Таблица 1. Длина тела, относительный диаметр кости, количество линий склеивания и размеры гонад у самцов и самок *Lacerta agilis* различных внутрипопуляционных групп

Table 1. Body length, diameter of bone, number of resting lines, size of gonads in females and males of *Lacerta agilis*

Пол, группа	n	Длина тела, мм		Относительный диаметр кости, у. е.	Количество линий склеивания, шт	Длина яичника, мм	Диаметр фолликул, мм	Длина яиц, мм	Длина семенников, мм
		min — max	$\bar{X} \pm S$						
Группа А	11	28,0–38,0	$33,2 \pm 1,09$	7,0–9,0	0–1	—	—	—	—
Все самки	26	43,9–84,5	$66,11 \pm 1,99$	10,8–19,2	2–5	1,7–9,2	1,1–3,0	7,5–12,6	—
Самки, В	4	43,9–53,6	$48,4 \pm 2,44$	10,8–12,5	2	1,7–3,4	1,1–1,3	—	—
Самки, С	19	58,7–77,1	$67,3 \pm 1,13$	12,0–18,8	2–4	4,0–9,2	1,6–3,0	7,5–12,2	—
Самки, D	3	77,6–84,5	$82,1 \pm 2,27$	16–19,2	3–5	—	—	7–17 (12,6)**	—
Все самцы	31	38,1–82,1	$60,14 \pm 2,80$	9,0–22,5	2–5	—	—	—	1,5–8,5
Самцы, В	14	38,1–53,0	$44,4 \pm 1,10$	9,0–11,9	2–3	—	—	—	1,5–4,2
Самцы, С	4	58,1–70,3	$63,7 \pm 2,57$	13,8–18,3	3–4	—	—	—	5,0–6,1
Самцы, D	13	70,3–82,1	$76,1 \pm 1,11$	15,7–22,5	3–5	—	—	—	5,7–8,5

* Самки были взяты в эксперимент по искусственной инкубации яиц.

** Размеры яиц приведены по монографии «Прыткая ящерица» (1976), в скобках даны оригинальные данные.

Таблица 2. Средние значения 23 морфометрических признаков приведенных к L = 70 мм в 4 размерно-возрастных группах самцов прыткой ящерицы

Table 2. Mean value of 23 characters, lead to L = 70 mm in the four age-length groups of males of *Lacerta agilis*

Признак	LSD-test			
	juv. *	subad.	ad.	ad.-sen.
L.	70	70	70	70
L. cr.	46,00 ± 0,45	46,02 ± 0,30	46,90 ± 0,40	46,95 ± 0,22
L. c.	17,92 ± 0,42	16,40 ± 0,11	15,76 ± 0,17	16,18 ± 0,12
Lt. c.	11,17 ± 0,17	10,41 ± 0,06	10,16 ± 0,14	10,75 ± 0,12
A. c.	9,32 ± 0,15	8,77 ± 0,11	8,85 ± 0,08	9,65 ± 0,16
D. r.-o.	6,42 ± 0,13	6,35 ± 0,13	6,32 ± 0,06	6,51 ± 0,05
D. n.-o.	4,15 ± 0,08	4,04 ± 0,07	3,85 ± 0,07	3,98 ± 0,05
D. tym.-o.	4,86 ± 0,07	4,74 ± 0,09	5,21 ± 0,08	5,49 ± 0,06
Sp. in.	3,03 ± 0,11	2,74 ± 0,03	2,75 ± 0,05	2,67 ± 0,03
L. o.	4,85 ± 0,14	4,65 ± 0,13	4,43 ± 0,11	4,54 ± 0,05
L. tym.	2,89 ± 0,06	2,91 ± 0,05	2,83 ± 0,03	2,99 ± 0,05
Lt. c. so.	8,25 ± 0,16	7,37 ± 0,12	6,70 ± 0,13	6,60 ± 0,08
D. q. m.	5,39 ± 0,13	5,27 ± 0,13	5,01 ± 0,17	4,80 ± 0,13
D. q. p.	10,63 ± 0,23	10,36 ± 0,17	9,75 ± 0,19	9,29 ± 0,18
P. a.	21,95 ± 0,33	20,71 ± 0,25	20,61 ± 0,37	19,94 ± 0,28
P. p.	31,86 ± 0,45	30,53 ± 0,49	29,84 ± 0,64	29,11 ± 0,35
Lt. an.	3,62 ± 0,10	4,06 ± 0,10	4,93 ± 0,29	5,34 ± 0,13
L. an.	2,51 ± 0,23	2,45 ± 0,07	2,97 ± 0,12	2,93 ± 0,08
Cr. a. c.	2,24 ± 0,08	2,32 ± 0,04	2,45 ± 0,04	2,45 ± 0,04
Cr. a. g.	2,41 ± 0,06	2,61 ± 0,07	2,75 ± 0,06	2,66 ± 0,04
Lt. cr. pel.	7,51 ± 0,16	7,83 ± 0,15	8,37 ± 0,28	8,55 ± 0,12
A. cr. pel.	6,83 ± 0,20	7,76 ± 0,23	9,00 ± 0,34	9,11 ± 0,09
Cr. cd.	5,41 ± 0,15	6,29 ± 0,13	6,90 ± 0,09	7,25 ± 0,09
Lt. cr. stern.	9,57 ± 0,18	10,41 ± 0,23	11,09 ± 0,22	11,58 ± 0,15

Примечание. Здесь и далее: juv. — juvenis; subad. — subadultus; ad. — adultus; ad.-sen. — adultus-senex; группа juvenis является общей для самцов и самок.

животные этой группы зимовали от 3 до 5 раз. Все это позволяет отнести ящериц этой группы к взрослым особям, которые вместе с ящерицами группы С объединяются в группу взрослых половозрелых животных, обозначенных на рисунке 2 как субкластер II.

Исходя из приведенных выше данных, можно заключить, что группу А составляют ни разу не зимовавшие сеголетки (juvenis). В группу В попадают один раз перезимовавшие ящерицы (subadultus), С и D группы состоят из полностью взрослых половозрелых ящериц, которые зимовали от 2 до 5 раз. Учитывая, что большинство ящериц группы С не только мельче, но, несомненно, моложе ящериц группы D, первых условно обозначим как adultus, вторых — adultus-senex.

Таким образом, исходя из результатов кластерного анализа структуры сходства-различия прытких ящериц по логарифмически трансформированным значениям 24 морфометрических признаков, в постэмбриональном развитии как самцов, так и самок можно разделить на 4 размерно-возрастные группы особей, что вместе составляет 8 внутривидовых групп.

Изменчивость линейных размеров тела в постэмбриональном развитии прыткой ящерицы проявляется прежде всего в том, что животные всех 4 размерно-возрастных групп со степенью вероятности 99,0% и 99,9% отличаются друг от друга по средней величине абсолютных значений большинства морфометрических признаков². Суть этих различий состоит в том, что как самцы,

² В силу однообразия полученных результатов и ради экономии места таблица с результатами сравнения не приводится.

Таблица 3. Результаты сравнения приведенных значений 23 морфометрических признаков в 4 размерно-возрастных группах самцов прыткой ящерицы

Table 3. Results of comparison of 23 comparative characters in the four age-length groups of males of *lacerta agilis*

Признак	LSD-test					
	juv. — subad..	juv. — ad.	juv. — ad.-sen.	subad. — ad.	subad.— ad.-sen.	ad. — ad.-sen.
L						
L. cr.	—	—	—	—	+	—
L. c.	++++	++++	++++	—	—	—
Lt. c.	++++	++++	+	—	+	+
A. c.	++	—	—	—	++++	++
D. r.-o.	—	—	—	—	—	—
D. n.-o.	—	—	—	—	—	—
D. tym.-o.	—	+	++++	++	++++	+
Sp. in.	+++	+	++++	—	—	—
L. o.	—	+	+	—	—	—
L. tym.	—	—	—	—	—	—
Lt. c. so.	++++	++++	++++	++	++++	—
D. q. m.	—	—	++	—	++	—
D. q. p.	—	+	++++	—	++++	—
P. a.	++	+	++++	—	+	—
P. p.	+	+	++++	—	+	—
Lt. an.	+	++++	++++	++	++++	—
L. an.	—	—	+	+	++	—
Cr. a. c.	—	—	+	—	—	—
Cr. a. g.	+	++	++	—	—	—
Lt. cr. pel.	—	+	++++	—	++	—
A. cr. pel.	++	++++	++++	++	++++	—
Cr. cd.	++++	++++	++++	+	++++	—
Lt. cr. stern.	++	+++	++++	—	++++	—

Примечание. — ($P > 0,05$); + ($P < 0,05$); ++ ($P < 0,01$); +++ ($P < 0,001$); +++++ ($P << 0,001$).

Таблица 4. Средние значения 23 морфометрических признаков приведенных к $L = 70$ мм в 4 размерно-возрастных группах самок прыткой ящерицыTable 4. Mean value of 23 characters, lead to $L = 70$ mm in the four age-length groups of females of *lacerta agilis*

Признак	$\bar{X} \pm S_x$			
	juv.	subad.	ad.	ad.-sen.
L. cr.	46,00 ± 0,45	47,62 ± 0,58	48,35 ± 0,31	49,55 ± 0,83
L. c.	17,92 ± 0,42	15,96 ± 0,25	14,70 ± 0,15	14,21 ± 0,18
Lt. c.	11,17 ± 0,17	10,31 ± 0,26	9,05 ± 0,09	8,77 ± 0,35
A. c.	9,32 ± 0,15	8,39 ± 0,09	7,70 ± 0,11	7,92 ± 0,40
D. r.-o.	6,42 ± 0,13	6,38 ± 0,09	6,09 ± 0,09	6,07 ± 0,26
D. n.-o.	4,15 ± 0,08	3,97 ± 0,14	3,81 ± 0,08	3,59 ± 0,11
D. tym.-o.	4,86 ± 0,07	4,67 ± 0,05	4,56 ± 0,05	4,52 ± 0,09
Sp. in.	3,03 ± 0,11	2,75 ± 0,04	2,63 ± 0,04	2,42 ± 0,09
L. o.	4,85 ± 0,14	4,75 ± 0,10	4,22 ± 0,06	4,07 ± 0,13
L. tym.	2,89 ± 0,06	3,04 ± 0,06	2,76 ± 0,04	2,47 ± 0,03
Lt. c. so.	8,25 ± 0,16	7,08 ± 0,17	6,40 ± 0,10	5,87 ± 0,27
D. q. m.	5,39 ± 0,13	5,30 ± 0,16	4,86 ± 0,10	4,22 ± 0,26
D. q. p.	10,63 ± 0,23	10,47 ± 0,26	9,30 ± 0,16	8,14 ± 0,25
P. a.	21,95 ± 0,33	20,63 ± 0,11	19,50 ± 0,24	18,35 ± 0,58
P. p.	31,86 ± 0,45	30,37 ± 0,34	28,99 ± 0,34	26,45 ± 0,65
Lt. an.	3,62 ± 0,10	4,15 ± 0,23	4,75 ± 0,13	4,81 ± 0,27
L. an.	2,51 ± 0,23	3,09 ± 0,12	3,04 ± 0,08	3,00 ± 0,24
Cr. a. c.	2,24 ± 0,08	2,35 ± 0,05	2,41 ± 0,04	2,34 ± 0,14
Cr. a. g.	2,41 ± 0,06	2,54 ± 0,05	2,45 ± 0,04	2,28 ± 0,17
Lt. cr. pel.	7,51 ± 0,16	7,69 ± 0,10	7,86 ± 0,14	7,76 ± 0,52
A. cr. pel.	6,83 ± 0,20	7,62 ± 0,25	8,10 ± 0,17	7,91 ± 0,74
Cr. cd.	5,41 ± 0,15	6,30 ± 0,17	6,29 ± 0,12	6,35 ± 0,38
Lt. cr. stern.	9,57 ± 0,18	10,72 ± 0,05	10,56 ± 0,14	10,79 ± 0,46

Таблица 5. Результаты сравнения приведенных значений 23 морфометрических признаков в 4 размерно-возрастных группах самок прыткой ящерицы

Table 5. Results of comparison of 23 comparative characters in the four age-length groups of females of *Iacerta agilis*

Признак	LSD-test					
	juv. — subad.	juv. — ad.	juv. — ad.-sen.	subad. — ad.	subad. — ad.-sen.	ad. — ad.-sen.
L. cr.	+	++++	++++	—	+	—
L. c.	++++	++++	++++	++	++	—
Lt. c.	+++	++++	++++	++++	++++	—
A. c.	++	++++	++++	+	—	—
D. r.-o.	—	+	—	—	—	—
D. n.-o.	—	++	++	—	—	—
D. tym.-o.	—	++	+	—	—	—
Sp. in.	+	++++	++++	—	+	—
L. o.	—	++++	+++	++	+	—
L. tym.	—	—	+++	++	+++	+
Lt. c. so.	++++	++++	++++	++	+++	+
D. q. m.	—	++	+++	—	++	+
D. q. p.	—	++++	++++	++	++++	++
P. a.	+	++++	++++	+	++	—
P. p.	—	++++	++++	—	+++	++
Lt. an.	—	++++	+++	+	—	—
L. an.	+	++	—	—	—	—
Cr. a. c.	—	+	—	—	—	—
Cr. a. g.	—	—	—	—	—	—
Lt. cr. pel.	—	—	—	—	—	—
A. cr. pel.	—	++++	+	—	—	—
Cr. cd.	++	++++	++	—	—	—
Lt. cr. stern.	++	++	++	—	—	—

так и самки каждой следующей размерно-возрастной группы достоверно крупнее ящериц предыдущей группы по всем анализируемым признакам.

Изменчивость пропорций тела в постэмбриональном развитии прыткой ящерицы во многом определяется особенностями ее роста. Сравнивая пропорции тела у сеголеток (juvenis), полувзрослых (subadultus) и взрослых (adultus и adultus-senex) ящериц (табл. 2–5), мы приходим к заключению, что сеголетки прыткой ящерицы появляются на свет непропорционально крупноголовыми и длинноногими, но со слабым развитием костного скелета конечностей (Cr. a. c. и Cr. a. g.), тазовой области (Lt. cr. pelv. и A. cr. pelv.), грудного отдела (Lt. cr. stern.) и с относительно небольшими размерами анального щитка (L. an. и Lt. an.) и толщины хвоста у основания (Cr. cd.).

Линейные размеры и пропорции тела у полувзрослых (subadultus) ящериц определяются интенсивным, но неравномерным ростом большинства параметров их тела (табл. 6 и 7). У молодых самцов прыткой ящерицы в период роста от juvenis до subadultus наиболее быстро увеличиваются в размерах некоторые части головы (D. r.-o., D. n.-o., L. o., L. tym.), ширина и высота туловища (A. cr. pelv., Lt. cr. pelv., Cr. cd., Lt. cr. stern.), длина пальцев (D. q. m., D. q. p.) и суставов (Cr. a. c., Cr. a. g.), в то время как другие параметры головы (L. c., Lt. c., A. c., Sp. in., D. tym.-o., Lt. c. so.), а также длина передней и задней конечностей (P. a., P. p.) и анального щитка (Lt. an.) растут наиболее медленно (табл. 6). В результате этого, полувзрослые самцы по сравнению с сеголетками характеризуются меньшими значениями относительных размеров головы (L. c., Lt. c., A. c., Sp. in., Lt. c. so.) и конечностей (P. a., P. p.), но большими — туловища (A. cr. pelv., Cr. cd., Lt. cr. stern.) и анального щитка (L. an.). Все эти различия статистически высоко достоверны (табл. 3).

Таблица 6. Средние значения морфометрических признаков и их относительный прирост (%) в постэмбриональном развитии самцов прыткой ящерицы

Table 6. Mean value of morphometric features and their comparative increment (%) in postembryonic development of males of sand lizard

Признак	LSD-test						
	juv. — subad.	juv. — ad.	juv. — ad.-sen.	subad. — ad.	subad. — ad.-sen.	ad. — ad.-sen.	
L	33,16	45,71	63,70	76,05	31,83	32,89	17,67
L. cr.	21,79	30,06	42,70	51,03	31,90	34,74	17,77
L. c.	8,43	10,77	14,33	17,59	24,38	28,37	20,43
Lt. c.	5,27	6,81	9,25	11,68	25,50	30,39	23,22
A. c.	4,40	5,62	8,05	10,50	24,35	35,55	26,42
D. r. — o.	3,03	4,34	5,75	7,07	35,55	27,95	20,59
D. n. — o.	1,96	2,72	3,50	4,32	32,48	25,08	20,97
D. tym. — o.	2,29	3,23	4,75	5,97	34,06	38,10	22,76
Sp. in.	1,42	1,79	2,50	2,90	23,05	33,10	14,82
L. o.	2,28	3,20	4,03	4,93	33,58	22,96	20,09
L. tym.	1,36	1,97	2,58	3,24	36,64	26,81	22,68
Lt. c. so.	3,89	4,94	6,10	7,18	23,78	21,01	16,27
D. q. m.	2,55	3,58	4,55	5,19	33,61	23,86	13,14
D. q. p.	5,02	6,94	8,88	10,06	32,11	24,53	12,46
P. a.	10,36	13,83	18,75	21,62	28,69	30,20	14,22
P. p.	15,05	20,28	27,13	31,58	29,61	28,90	15,16
Lt. an.	1,71	2,79	4,48	5,82	48,00	46,49	26,02
L. an.	1,17	1,54	2,70	3,18	27,31	54,72	16,33
Cr. a. c.	1,06	1,56	2,23	2,65	38,17	35,36	17,21
Cr. a. g.	1,15	1,80	2,50	2,88	44,07	32,56	14,13
Lt. cr. pel.	3,56	5,26	7,63	9,28	38,55	36,77	19,52
A. cr. pel.	3,24	5,38	8,20	9,90	49,65	41,53	18,79
Cr. cd.	2,57	4,24	6,28	7,88	49,05	38,78	22,60
Lt. cr. stern.	4,54	7,08	10,08	12,58	43,72	34,97	22,07

Таблица 7. Среднее значение морфометрических признаков и их относительный прирост (%) в постэмбриональном развитии самок прыткой ящерицы

Table 7. Mean value of morphometric features and their comparative increment (%) in postembryonic development of females of sand lizard

Признак	juv.	subad.	ad.	ad.-sen.	juv.-ubad.	subad.-ad.	ad.-ad.-sen.
L	33,16	48,35	67,32	82,13	37,27	32,80	19,82
L. cr.	21,79	32,93	46,55	58,17	40,72	34,27	22,19
L. c.	8,43	11,00	14,11	16,67	26,45	24,77	16,63
Lt. c.	5,27	7,10	8,70	10,27	29,59	20,25	16,55
A. c.	4,40	5,80	7,40	9,27	27,45	24,24	22,44
D. r.-o.	3,03	4,40	5,84	7,10	36,88	28,13	19,47
D. n.-o.	1,96	2,73	3,65	4,20	32,84	28,84	14,01
D. tym.-o.	2,29	3,23	4,38	5,30	34,06	30,22	19,01
Sp. in.	1,42	1,90	2,52	2,83	28,92	28,05	11,59
L. o.	2,28	3,28	4,05	4,77	35,97	21,01	16,33
L. tym.	1,36	2,10	2,65	2,90	42,78	23,16	9,01
Lt. c. so.	3,89	4,88	6,14	6,87	22,58	22,87	11,22
D. q. m.	2,55	3,68	4,66	4,93	36,28	23,50	5,63
D. q. p.	5,02	7,25	8,92	9,53	36,35	20,66	6,61
P. a.	10,36	14,25	18,71	21,50	31,61	27,06	13,88
P. p.	15,05	21,00	27,82	31,00	33,01	27,94	10,81
Lt. an.	1,71	2,85	4,57	5,63	50,00	46,36	20,78
L. an.	1,17	2,13	2,93	3,53	58,18	31,62	18,58
Cr. a. c.	1,06	1,63	2,31	2,73	42,38	34,52	16,67
Cr. a. g.	1,15	1,75	2,35	2,67	41,38	29,27	12,75
Lt. cr. pel.	3,56	5,30	7,56	9,10	39,28	35,15	18,49
A. cr. pel.	3,24	5,25	7,78	9,27	47,35	38,83	17,48
Cr. cd.	2,57	4,35	6,05	7,43	51,45	32,69	20,48
Lt. cr. stern.	4,54	7,40	10,14	12,63	47,91	31,24	21,87

В результате сравнения ростовых профилей молодых самцов и самок мы убеждаемся, что по характеру соотносительного роста различных частей тела они очень похожи ($R_s = 0,76$). Небольшие различия состоят в том, что у неполовозрелых самок по сравнению с самцами интенсивнее увеличиваются все промеры головы (L. с., Lt. с., A. с., Sp. in., D. tum.-о., Lt. с. so.), туловища (A. cr. pelv., Cr. cd., Lt. cr. stern., Lt. cr. pelv., L., L. cr.) и конечностей (P. a., P. p., D. q. m., D. q. p., Cr. a. с., Cr. a. g.) (табл. 7). При этом половозрелые самки по сравнению с сеголетками имеют меньшие значения относительных размеров головы (L. с., Lt. с., A. с., Sp. in., Lt. с. so.) и передней лапки (P. a.), но большие — относительных размеров туловища (L. cr., Cr. cd., Lt. cr. stern.) и анального щитка (Lt. an.), что свидетельствует о начальных этапах полового созревания самок этой размерно-возрастной группы.

У половозрелых самцов и самок в период роста от subadultus до adultus величина относительного прироста большинства промеров тела меньше, чем у молодых. Как видно из таблицы 6, у половозрелых самцов наиболее интенсивно растет голова (L. с., Lt. с., A. с., Sp. in., D. tum.-о.), туловище (L. cr.), передняя лапка (P. a.) и анальный щиток (Lt. an.). У половозрелых самок прирост снижается по всем признакам (табл. 7), однако по характеру соотносительного роста различных частей тела они весьма похожи на самцов ($R_s = 0,77$)

Между самцами В и С групп статистически достоверные различия в пропорциях тела отмечены по 6 признакам и проявляются в увеличении относительных размеров головы (D. tum.-о., Lt. с. so.), анального щитка (L. an., Lt. an.), туловища (A. cr. pelv.) и хвоста (Cr. cd.).

Между самками в группах В и С обнаружены достоверные различия по 12 признакам, при этом различия также состоят в уменьшении пропорций головы (L. с., Lt. с., A. с., L. о., L. tum., Lt. с. so.), конечностей (D. q. m., D. q. p., P. a., P. p.) и в увеличении относительной длины туловища (L. cr.) и анального щитка (L. an.).

У взрослых самцов и самок величина относительного прироста всех без исключения промеров значительно снижается (табл. 6, 7). При этом следует отметить, что у самок прирост большинства признаков меньше, чем у самцов, что мы объясняем тем, что самки, достигнув половой зрелости, резко замедляют свой рост, в то время как самцы растут более равномерно на протяжении всей жизни. Видимо, этим и объясняется снижение уровня сходства в соотносительном росте различных частей тела у взрослых самцов и самок ($R_s = 0,61$).

Самцы из групп С и D имеют статистически достоверные различия по 3 признакам, относительные размеры которых больше у самых взрослых самцов группы D (Lt. с., A. с., D. tum.-о.). Самки групп С и D достоверно различаются по 5 признакам (пропорции головы — L. tum., Lt. с. so., и конечностей — D. q. m., D. q. p., P. p.), относительные значения которых с возрастом уменьшаются.

Различия в пропорциях тела между ящерицами разных размерно-возрастных групп как у самцов, так и у самок выражены значительно меньше по сравнению с различиями в линейных размерах. Это проявляется, прежде всего, в том, что в постэмбриональном развитии самцов остаются практически неизменными относительные размеры туловища (L. cr.), некоторых частей головы (D. r.-о., D. n.-о., L. tum.) и слабо изменяется относительная длина глаза (L. о.) и диаметра локтевого сустава (Cr. a. с.). У самок не изменяются относительные размеры диаметра коленного сустава (Cr. a. g.) а так же ширины таза (Lt. cr. pelv.), почти не изменяются относительные размеры диаметра локтевого сустава (Cr. a. с.) и расстояния от глаза до конца морды (D. r.-о.).

³ В жизненном цикле животных с продолжительным периодом роста и развития принято выделять стадии развития, которые чаще всего не совпадают с их календарным возрастом (Бигон и др., 1989).

Вторая особенность онтогенетической изменчивости пропорций тела у прыткой ящерицы состоит в том, что в первой половине постэмбрионального развития они изменяются в большей степени, чем во второй, что, по всей видимости, определяется более быстрыми темпами роста молодых неполовозрелых животных по сравнению со взрослыми.

Периодизация постэмбрионального развития прыткой ящерицы, согласно изложенному выше, отчетливо проявляется как у самцов, так и у самок и выражается в делении всего постэмбрионального периода развития на два крупных субпериода, которые условно обозначим римскими цифрами I и II. Первый из них объединяет молодых неполовозрелых животных, второй — взрослых размножающихся ящериц. Каждый из них, в свою очередь, можно разделить, как минимум, на две стадии развития³. В первом субпериоде отчетливо выделяется стадия развития ювенильных животных (в данном случае сеголеток — группа А) и стадия развития полувзрослых ящериц (группа В). Во втором — стадия развития взрослых первого (*adultus*) и второго (*adultus-senex*) возрастов.

Деление постэмбрионального периода развития прыткой ящерицы на 2 субпериода и 4 стадии развития определяется высоким уровнем различий между молодыми и взрослыми особями по линейным размерам и пропорциям тела, а так же по некоторым репродуктивным показателям (табл. 1–7).

Выводы

По результатам кластерного анализа морфологической дифференциации прыткой ящерицы в постэмбриональном развитии как самцов, так и самок четко выделяются 2 субпериода и 4 стадии развития.

Первый субпериод (I) объединяет всех молодых неполовозрелых особей, куда относятся сеголетки (*juvenis*) и полувзрослые (*subadultus*), зимовавшие один раз. Второй (II) — взрослых половозрелых ящериц: *adultus*, зимовавших не менее двух раз и *adultus-senex*, переживших от трех до пяти зимовок.

Для получения указанной периодизации постэмбриогенеза прыткой ящерицы вполне достаточно изучения их дифференциации по линейным размерам и пропорциям тела. В качестве дополнительных критериев можно использовать скелетохронологическую методику определения возраста ящериц, а также основные репродуктивные характеристики ящериц — прежде всего размеры и состояние гонад.

Ящерицы всех четырех стадий развития достоверно различаются между собой по абсолютным значениям 24 анализируемых признаков. По пропорциям тела различия выражены значительно меньше и в наибольшей степени проявляются между сеголетками и взрослыми ящерицами.

Формирование пропорций тела в постэмбриональном развитии самцов и самок прыткой ящерицы определяется неравномерным, но упорядоченным ростом различных частей тела. У неполовозрелых самцов и самок одной стадии развития характер соотносительного роста примерно одинаков.

Автор выражает искреннюю благодарность зав. Зоомузеем ННПМ Е. М. Писанцу и куратору герпетологических коллекций В. Ю. Реминному за помощь в проведении исследований по определению возраста ящериц с помощью скелетохронологического метода, Э. М. Смириной за консультации по этому вопросу, а также В. Н. Пескову, поддержку и помощь которого я ощущала на всех этапах организации, проведения и оформления результатов исследования.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т. — М.: Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с.; Т. 2 — 477 с.

Булахова Н. А., Куранова В. Н., Савельев С. В. Некоторые демографические характеристики популяций прыткой (*Lacerta agilis* L., 1758) и живородящей (*Zootoca vivipara* Jacq., 1787) ящериц (Lacertidae, Squamata, Reptilia) юго-востока Западной Сибири // Вестн. Томского гос. ун-та. Сер. Биол. — 2007. — № 1. — С. 50–66.

- Даниелян Ф. Д., Симонян А. А., Яблокова А. В., Смирин Э. М. Развитие и рост // Прыткая ящерица : Монографическое описание вида. — М. : Наука, 1976. — С. 227–245.
- Жаркова В. К. Экология популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) в северной лесостепи Европейской части СССР : Автореф. ... канд. биол. наук. — Свердловск, 1973. — 24 с.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия. — М. : Наука, 1991. — 227 с.
- Куранова В. Н., Патраков С. В., Кречетова О. А. Эколого-популяционные особенности и межвидовые отношения ласертидных ящериц (*Lacerta agilis* и *Zootoca vivipara*) в зоне симпатрии // Популяционная экология животных. — Томск : Изд-во Томск. гос. ун-та, 2006. — С. 150–152.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биологич. спец. вузов. — 3-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1980. — 293 с.
- Лукина Г. П. Пресмыкающиеся Западного Предкавказья : Автореф. ... канд. биол. наук. — Ростов н/Д, 1966.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Олдендерфер М. С., Блэнфилд Р. К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. — М. : Финансы и статистика, 1989. — С. 139–201.
- Песков В. Н. Количественная оценка степени развития признаков у животных разного возраста и размера // Вестн. зоологии. — 1993. — № 1. — С. 82–85.
- Ройтберг Е. С. Дискретные вариации фолидоза прыткой и полосатой ящериц (*Lacerta agilis* et *Lacerta strigata*) Дагестана // Тр. Зоол. ин-та. — 1987. — 158. — С. 131–138.
- Сергеев А. М. Материалы к вопросу о постэмбриональном росте рептилий // Зоол. журн. — 1937. — 16, вып. 3. — С. 723–734.
- Сергеев А. М. Материалы по постэмбриональному росту рептилий // Зоол. журн. — 1939. — 18, вып. 5. — С. 888–902.
- Смирин Э. М. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. — 1972. — 51, № 10. — С. 1529–1534.
- Смирин Э. М. Перспективы определения возраста по слоям в кости // Зоол. журн. — 1974. — 53, № 1. — С. 111–117.
- Смирин Э. М. Особенности структуры костной ткани амфибий и рептилий и проблема определения их возраста : Автореф. ... канд. биол. наук. — 1976. — 24 с.
- Тертышников М. Ф. Экологический анализ и биоэкологическое значение популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichw, 1831) и разноцветной ящерицы (*Eremias arguta deserti* Gml., 1789) в условиях Ставропольской возвышенности : Автореф. ... канд. биол. наук. — К., 1972. — 30 с.
- Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка : Избр. тр. : В 2 т. Т. 1. — Киев : Наук. думка, 1984. — 176 с.
- Шепотьев Н. В. Экология и хозяйственное значение *Lacerta agilis exigua* Eichw, 1831 : Автореф. ... канд. биол. наук. — Саратов, 1950. — 18 с.
- Яковлев В. А. Материалы по биологии прыткой ящерицы в Алтайском заповеднике // Периодические явления в жизни животных : Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — М., 1983. — С. 120–131.
- Amat F., Llorente G. A., Carretero M. A. Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range // Amphibia-Reptilia. — 2000. — 21. — P. 463–476.
- Castanet J., Smirina E. M. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. Annales des Sciences Naturalles Zoologie. — Ser. 13. V. 11, N 4. — P. 191–196.
- Castanet J., Meunier F., Ricqlus A. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes: données comparatives et essai de synthèse. Bulletin Biologique de la France et de la Belgique 111. — 1997. — P. 183–202.
- Glandt D. Populationsdynamik und Reproduktion experimentell angesiedelter Zauneidechsen (*Lacerta agilis*) und Waldeidechsen (*Lacerta vivipara*) // Biologie und Schutz der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Mertensiella. 1. — Bonn, 1988. — S. 167–177.
- Olsson M. Ecology of a Swedish population of the sand lizard (*Lacerta agilis*) — a preliminary report // Biologie und Schutz der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Mertensiella. 1. — Bonn, 1988. — S. 86–91.
- Rahmel U., Meyer S. Populationsökologische Daten von *Lacerta agilis argus* (Laurenti, 1768) aus Niederösterreich // Biologie und Schutz der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Mertensiella. 1. — Bonn, 1988. — S. 220–234.
- Roitberg E. S., Smirina E. M. Adult body length and sexual size dimorphism in *Lacerta agilis boemica* (Reptilia, Lacertidae): between-year and interlocality variation // Mainland and Insular Lizards. A Mediterranean Perspective. — Florence : Florence University Press, 2006 a. — P. 175–187.
- Roitberg E. S., Smirina E. M. Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata*: a comparative study of two closely related lizards species based on skeletochronology // Herpetological J. — 2006 b. — 16. — P. 133–148.
- Warnecke R. Auswertung erster Nachzuchtergebnisse von *Lacerta agilis boemica* Suchow, 1929 im Vergleich zu anderen Unterarten der Zauneidechse // Die Eidechse. — 2000. — 11 (1). — S. 28–38.