

УДК 598.112.23(571.14)

АНАЛИЗ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS*) ИЗ РАЗНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОН ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Е.П. Симонов

*Новосибирский государственный педагогический университет
Россия, 630126, Новосибирск, Вилюйская, 28
E-mail: ev.simonov@gmail.com*

Поступила в редакцию 14.11.2007 г.

Анализируется проявление полового диморфизма в популяциях восточной прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua*) из степной и лесостепной зоны юга Западной Сибири. В обеих популяциях были выявлены половые различия в окраске, рисунке, морфометрических и меристических признаках. Показано, что в менее оптимальных условиях степной зоны половой диморфизм в популяциях *L. agilis* выражен сильнее, чем у популяций из лесостепи.

Ключевые слова: прыткая ящерица, половой диморфизм, окраска, размеры тела, фоллодоз, Новосибирская область.

ВВЕДЕНИЕ

Популяционный половой диморфизм – это разность средних значений частоты или/и степени выраженности признака у мужского и женского пола (Геодакян, 1985). У пресмыкающихся он чаще всего проявляется в виде разных абсолютных и относительных размеров конечностей, хвоста, туловища, головы (Табачишин и др., 2007; Roitberg, Smirina, 2006; Kaliontzopoulou et al., 2007; Tomovic et al., 2007); разного количества тех или иных чешуй и щитков (Туниев, Островских, 2006; Chirikova et al., 2002; Moravec, Böhme, 2005); разных окраски и рисунка у самцов и самок (Банников и др., 1977; Островских, 2006; Milto, Zinenko, 2005).

Большинство различных эволюционных механизмов, обсуждаемых в качестве причин ведущих к дифференциации самцов и самок в популяции, могут быть сведены к трём основным явлениям: половой, репродуктивный (по плодовитости) и естественный (в узком смысле) отбор (Kaliontzopoulou et al., 2007). Однако многие конкретные механизмы формирования полового диморфизма по тому или иному признаку остаются спорными или не выявленными вообще (Cox et al., 2003).

Накопление и анализ данных по морфологической дивергенции между самцами и самками в популяциях, находящихся в разных экологических условиях, в перспективе помогут понять адаптивную ценность тех или иных признаков для конкретного пола, а также направления и закономерности в формировании полового диморфизма.

Прыткая ящерица (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) – один из наиболее обычных и широко распространённых видов рептилий на территории Евразии (Ананьева и др., 2004; Кузьмин, Семёнов, 2006). В Новосибирской области обитает восточная прыткая ящерица (*L. a. exigua* Eichwald, 1831) (Банников и др., 1977; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), здесь она особенно характерна для лесостепных и степных ландшафтов.

Целью данной работы является анализ проявления полового диморфизма в популяциях прыткой ящерицы, обитающих на территориях с разными климатическими условиями (в степи и лесостепи) в пределах Новосибирской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для анализа был получен в результате полевых исследований, проведённых в 2007 г. Данные по лесостепной популяции получены главным образом в мае – июне 2007 г. в окрестностях Новосибирска. Ящерицы, населяющие степь, изучались в первой декаде мая 2007 г. в окрестностях стационара Института систематики и экологии животных СО РАН, расположенного около пос. Троицкое Карасукского административного района Новосибирской области, в 360 км к юго-

Таблица 1

Список анализируемых признаков

Обозначение признака	Признак
<i>L.</i>	Длина от кончика морды до клоакальной щели
<i>L.cd.</i>	Длина от клоакальной щели до кончика неповрежденного хвоста
<i>L.cap.</i>	Длина головы (от кончика морды до заднего края теменных щитков)
<i>L.a.</i>	Длина анального щитка
<i>L.ta.</i>	Ширина анального щитка
<i>Sq.</i>	Количество спинных чешуй в одном поперечном ряду вокруг середины туловища
<i>G.</i>	Количество горловых чешуй по линии между серединой «воротника» и соединением нижнечелюстных щитков
<i>Sq.c.cd.</i>	Количество чешуй вокруг 5 кольца хвоста
<i>Ventr.</i>	Число поперечных рядов брюшных щитков
<i>Pre.an. 1</i>	Количество преанальных щитков в первом ряду
<i>Pre.an. 2</i>	Количество преанальных щитков во втором ряду
<i>Na. + Lor.</i>	Количество задненосовых и скуловых щитков
<i>S.lab.</i>	Количество нижнегубных щитков
<i>Lab.1</i>	Количество верхнегубных щитков до подглазничного щитка
<i>Lab.2</i>	Количество верхнегубных щитков после подглазничного щитка
<i>Submax.</i>	Количество нижнечелюстных щитков
<i>Col.</i>	Количество увеличенных чешуй «воротника»
<i>Supracil.</i>	Количество верхнересничных щитков
<i>ЩВЦВ</i>	Количество щитков вокруг центральновисочного
<i>P.fm.</i>	Количество бедренных пор
<i>L.cd./L.</i>	Отношение длины хвоста к длине тела
<i>L.cap./L.</i>	Отношение длины головы к длине тела
<i>L.ta/L.a.</i>	Отношение ширины анального щитка к его длине (анальный индекс)

западу от Новосибирска. Также были привлечены ранее не обработавшиеся коллекционные материалы Зоологического музея ИСЭЖ СО РАН (18 экземпляров).

В анализе были использованы 23 особи прыткой ящерицы из степной зоны и 34 особи из лесостепной (исследовались только половозрелые особи). Изучение изменчивости окраски и рисунка проводилось прижизненно (18 особей из степи и 21 из лесостепи). Основное внимание в исследовании было сосредоточено на особенностях фолидоза (17 признаков, 1 индекс), также изучались и некоторые морфометрические показатели (3 признака и 2 индекса на их основе) (табл. 1). Билатеральные меристические признаки учитывались с двух сторон тела и их среднее использовалось для дальнейшего анализа. Некоторые особенности рисунка и окраски ящериц, связанные с полом (Прыткая ящерица, 1976), описаны по следующей схеме: цвет фона спинной поверхности; окраска горла; окраска брюха; наличие или отсутствие пятен на брюшных щитках (а также их форма и характер распределения).

АНАЛИЗ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

Математическая обработка данных проведена общепринятыми методами описательной статистики с использованием электронных таблиц *Excel 7.0* и пакета статистических программ *Statistica for Windows 6.0*. Кроме того, для каждого признака рассчитывался коэффициент вариации ($C.v.$, %) и его ошибка ($S. cv$) (Лакин, 1990). Для определения морфологических дистанций между самцами и самками использовались коэффициент дивергенции (CD) (Майр, 1971) и квадратичное расстояние Махаланобиса (D^2). Также, на основании расчета CD для каждого исследуемого признака, были построены профили их отклонений между самцами и самками.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Половой диморфизм в особенностях окраски и рисунка

Большинство данных об изменчивости окраски и рисунка *L. agilis* были обобщены в коллективной монографии «Прыткая ящерица» (1976). Эти данные касаются в основном Европейской части ареала вида и отчасти среднеазиатской, тогда как по Сибири они крайне скудные. Для территории Западной Сибири существует лишь одна работа (Булахова, 2004) с подробным описанием и обсуждением морфологии прыткой ящерицы. Было показано, что различия в окраске самцов и самок у *L. a. exigua* хорошо выражены почти на всём протяжении ареала и заключаются в преобладании у самцов зеленого цвета, а у самок – коричневого или серого. Кроме того, в окраске горла и брюха самцов гораздо чаще, чем у самок, присутствуют зелёные тона (Прыткая ящерица, 1976; Булахова, 2004). Иногда в популяциях встречаются самцы, обладающие коричневой окраской, наибольшее количество таких вариаций отмечено в междуречье Волги и Урала (Прыткая ящерица, 1976).

В исследованных популяциях 100% самок как в лесостепной зоне, так и в степной, имеют коричневую окраску спинной поверхности тела и пилеуса. Все самцы в степной популяции (100%) обладают зелёной окраской (различные вариации от оливкового до изумрудно-зелёного), тогда как в лесостепной популяции зелёный фон спинной поверхности характерен лишь для 80% самцов, а 20% имеют коричневую окраску. В окраске горла самок лесостепной популяции встречаются белые (81.8%) и зеленые (18.2%) тона, у степных – белые (66.7%) и коричнево-белые (33.3%). У самцов – зеленая (90.0 и 66.7%) либо оливковая (10.0 и 33.3%). В степной популяции окраска брюха ящериц обоих полов всегда соответствовала окраске горла; в лесостепной популяции 18.2 и 81.8% самок имеют коричневую и белую окраску брюха соответственно, а самцы в 10.0% случаев обладают белой окраской брюха, в 20.0% коричневой и в 70.0% – зеленой.

Особенности рисунка у прыткой ящерицы слабо подвержены половому диморфизму и отмечаются чаще всего только для одного компонента – рисунка брюха (Прыткая ящерица, 1976). Согласно указанному источнику, для взрослых самок характерно отсутствие пятен на брюшной стороне тела и лишь в некоторых популяциях встречаются особи, у которых пятна приурочены к двум первым наружным рядам брюшных щитков. Однако у большинства взрослых самцов вся поверхность брюха покрыта мелкими чёрными пятнами. При этом пятна самцов не округлой формы, как у самок, а несколько эллипсоидного типа.

По полученным данным, в степной популяции *L. agilis* вся поверхность брюха покрыта пятнами у 100% самцов и у 50% самок ($T_{st} = 2.450$; $p < 0.05$); пятна, приуроченные только к первым двум наружным рядам брюшных щитков, встречаются только у 50% самок ($T_{st} = 2.449$; $p < 0.05$). Соответственно в лесостепной популяции: 100 и 66.7% ($T_{st} = 1.731$; $p > 0.05$); 0 и 33.3% ($T_{st} = 1.731$; $p > 0.05$). Вариация полного отсутствия пятен на брюхе не была обнаружена ни в одной популяции. Все самцы в обеих популяциях обладают мелкими эллипсовидными пятнами на брюхе, а все самки – округлыми и относительно более крупными.

Таким образом, данные проведенного анализа в общих чертах согласуются с таковыми из литературы, но в то же время выявлены и существенные различия. Как в степной, так и в лесостепной популяции были обнаружены самки со сплошной пятнистостью брюха, при этом их доля составляет не менее половины от всех самок популяции. Самок, у которых полностью бы отсутствовали пятна на брюшной поверхности, встречено не было. Сходные данные были получены в Нижегородской области (Турутина, 1982), где также не было встречено ни одной особи с полным отсутствием пятен, а процент самок со сплошной пятнистостью брюха был сопоставим с таковым в Новосибирской области.

При сравнении данных о проявлении полового диморфизма в окраске и рисунке прытких ящериц из исследованных популяций видно, что различия по этим признакам лучше выражены в степной популяции, чем в лесостепной. В лесостепной зоне часть самцов (20%) имеет типичную для самок окраску, отличаясь от них только зеленоватой окраской горла и характером пятнистости брюшной стороны туловища. И напротив, часть самок обладает признаками больше характерными для самцов: у 18.2% зелёная окраска горла; доля самок со сплошной пятнистостью брюха выше, чем в степной популяции, и достоверно не отличается от таковой у самцов (см. выше). Эти данные согласуются с результатами Н.А. Булаховой (2004), которая отмечала самцов с типичной для самок окраской (11.0%) только в лесостепных популяциях.

Половой диморфизм по метрическим и меристическим признакам

Анализ морфометрических признаков. Результаты анализа полового диморфизма по метрическим признакам и индексам представлены в табл. 2. Достоверных половых отличий по длине тела ($L.$) не обнаружено ни в одной из двух популяций. Достоверных отличий по этому признаку также не было обнаружено при исследовании прытких ящериц из Казахстана (Chirikova et al., 2002). По другим литературным данным, самки прыткой ящерицы обычно крупнее самцов (Прыткая ящерица, 1976; Завьялов и др., 2000; Булахова, 2004).

Длина неповрежденного хвоста ($L.cd.$) у самцов и самок достоверно отличается только в степной популяции. Половой диморфизм по данному признаку (у самцов хвост длиннее, чем у самок) также характерен для большинства популяций прыткой ящерицы (Прыткая ящерица, 1976; Булахова, 2004). Отношение длины хвоста к длине туловища ($L.cd. / L.$), напротив, достоверно отличается только в лесостепной популяции. Таким образом, и в популяции из лесостепной зоны самцы обладают более длинным хвостом, нежели самки.

Таблица 2

Анализ полового диморфизма по метрическим признакам

Признак	Лесостепная популяция			Степная популяция		
	♂ min-max M±m n	♀ min-max M±m n	$\frac{t}{p}$	♂ min-max M±m n	♀ min-max M±m n	$\frac{t}{p}$
<i>L.</i>	64–91 74.2±1.93 16	61–91 76.2±2.13 18	$\frac{0.7004}{0.4887}$	64–93 76.8±1.64 16	64–90 76.6±3.29 7	$\frac{0.0736}{0.9421}$
<i>L.cd.</i>	105–156 124.3±4.72 12	103–135 116.6±3.62 10	$\frac{1.2594}{0.2224}$	106–142 120.2±3.67 9	91–115 101.0±7.21 3	$\frac{2.5470}{0.0290}$
<i>L.cap.</i>	14.4–19.8 16.6±0.41 16	13.0–17.9 15.4±0.34 18	$\frac{2.2335}{0.0326}$	13.4–17.9 16.2±0.27 16	12.2–16.2 14.5±0.56 7	$\frac{3.1995}{0.0043}$
<i>L.cd. / L.</i>	1.52–1.81 1.68±0.024 12	1.24–1.59 1.49±0.040 10	$\frac{4.1727}{0.0006}$	1.41–1.69 1.53±0.036 9	1.42–1.51 1.45±0.030 3	$\frac{1.1805}{0.2763}$
<i>L.cap. / L.</i>	0.22–0.24 0.22±0.002 16	0.19–0.23 0.20±0.003 18	$\frac{6.0510}{0.000001}$	0.20–0.22 0.21±0.002 16	0.18–0.19 0.19±0.002 7	$\frac{6.4756}{0.000002}$
<i>L.ta. / L.a.</i>	1.72–2.32 1.90±0.068 14	1.39–2.10 1.53±0.048 16	$\frac{4.4648}{0.0001}$	1.50–2.91 2.13±0.081 16	1.29–2.5 1.71±0.161 7	$\frac{2.5762}{0.0176}$

Половой диморфизм по длине головы (*L.cap.*) и отношению длины головы к длине туловища (*L.cap. / L.*) хорошо выражен в обеих популяциях. Более крупные абсолютные и относительные размеры головы у самцов весьма характерны для *L. agilis* и других видов ящериц (Туниев, Островских, 2006; Kaliontzoroulou et al., 2005). Увеличение размеров головы у самцов напрямую связано с усилением челюстной мускулатуры, а отбору по этому признаку способствуют прямая конкуренция между самцами, необходимость удерживать самку челюстями при спаривании, оборонительное поведение и т.п. (Herrel et al., 1996, 1999).

В обеих популяциях анальный щиток у самцов относительно шире, чем у самок, о чём свидетельствует величина анального индекса – отношение ширины анального щитка к его длине (*L.ta/L.a.*). Половой диморфизм по этому признаку существует во всех исследованных популяциях вида (Прыткая ящерица, 1976; Турутина, 1982; Завьялов и др., 2000; Булахова, 2004; Симонов, 2007; Chirikova et al., 2002).

Анализ меристических признаков. Результаты анализа полового диморфизма по меристическим признакам представлены в табл. 3. Половой диморфизм обнаружен только по 2 меристическим признакам из 15 анализируемых. Количество рядов брюшных щитков (*Ventr.*) достоверно выше у самок в обеих популяциях. Половой диморфизм по этому признаку – обычное явление как для прыткой ящерицы, так и для других чешуйчатых (Прыткая ящерица, 1976; Булахова, 2004; Островских, 2006; Туниев, Островских, 2006; Chirikova et al., 2002; Moravec, Böhme, 2005; Kaliontzoroulou et al., 2005). Некоторые авторы указывают на существование корреляции между *Ventr.* и длиной туловища (Турутина, 1982), в данном случае такой корреляции обнаружено не было ($r = 0.07$; $p = 0.584$; $n = 57$).

Таблица 3

Анализ полового диморфизма по меристическим признакам

Признак	Лесостепная популяция			Степная популяция		
	♂ min-max M±m n	♀ min-max M±m n	$\frac{t}{p}$	♂ min-max M±m n	♀ min-max M±m n	$\frac{t}{p}$
<i>Ventr.</i>	27–30 28.81±0.228 16	29–33 30.78±0.250 18	$\frac{5.7606}{0.000002}$	28–31 29.56±0.258 16	30–33 31.14±0.404 7	$\frac{3.3473}{0.0031}$
<i>P.fm.</i>	12–15 13.72±0.204 16	11–17 14.03±0.260 18	$\frac{0.9179}{0.3655}$	12–16 13.34±0.222 16	9–14 12.86±0.661 7	$\frac{0.8952}{0.3808}$
<i>Pre.an. 1</i>	4–7 6.08±0.288 13	5–7 5.71±0.163 14	$\frac{1.1164}{0.2749}$	3–7 5.50±0.242 16	5–7 6.14±0.261 7	$\frac{1.5834}{0.1283}$
<i>Pre.an. 2</i>	10–14 11.92±0.288 13	10–15 12.21±0.366 14	$\frac{0.6191}{0.5414}$	9–14 12.06±0.347 16	10–15 12.14±0.800 7	$\frac{0.1088}{0.9144}$
<i>Sq.</i>	41–50 44.31±0.771 13	40–49 43.13±0.736 15	$\frac{1.0997}{0.2816}$	38–45 42.07±0.606 14	39–47 42.29±1.322 7	$\frac{0.1703}{0.8666}$
<i>G.</i>	16–21 19.21±0.422 14	16–22 19.38±0.437 16	$\frac{0.2629}{0.7945}$	16–22 19.25±0.403 16	17–22 19.14±0.634 7	$\frac{0.1450}{0.8861}$
<i>Col.</i>	9–12 10.50±0.258 16	10–13 11.00±0.214 18	$\frac{1.5029}{0.1427}$	7–11 9.56±0.273 16	8–10 9.14±0.261 7	$\frac{0.9306}{0.3626}$
<i>Sq.c.cd.</i>	28–37 33.23±0.652 13	27–36 31.56±0.645 16	$\frac{1.8006}{0.0830}$	28–34 31.38±0.473 14	27–32 30.00±0.577 7	$\frac{1.6893}{0.1060}$
<i>Na. + Lor.</i>	2–4 3.10±0.177 15	3–5 3.53±0.124 18	$\frac{2.0235}{0.0517}$	2–7 4.06±0.288 16	3–4 3.64±0.180 7	$\frac{0.9196}{0.3682}$
<i>Lab.1</i>	4 4.00±0.00 15	4–5 4.08±0.061 18	$\frac{1.2513}{0.2202}$	4–5 4.19±0.090 16	4 4.00±0.00 7	$\frac{1.3622}{0.1876}$
<i>Lab.2</i>	2–3 2.14±0.082 14	2–3 2.10±0.053 15	$\frac{0.4449}{0.6599}$	2–3 2.13±0.085 16	2–3 2.21±0.149 7	$\frac{0.5517}{0.5870}$
<i>S.lab.</i>	6–7 6.18±0.085 14	5–7 6.09±0.094 16	$\frac{0.6639}{0.5122}$	6–8 6.47±0.180 16	6–7 6.21±0.101 7	$\frac{0.9007}{0.3780}$
<i>Submax.</i>	5–6 5.32±0.010 14	5–6 5.43±0.118 15	$\frac{0.7189}{0.4784}$	5–6 5.84±0.088 16	5–7 5.07±0.071 7	$\frac{5.4236}{0.00002}$
<i>Supracil.</i>	4–6 4.97±0.060 15	4–6 4.97±0.050 18	$\frac{0.0730}{0.9423}$	5–6 5.03±0.031 16	4–6 4.79±0.214 7	$\frac{1.6883}{0.1062}$
<i>ЩВЦВ</i>	5–9 6.82±0.193 14	5–9 6.63±0.231 15	$\frac{0.6193}{0.5409}$	7–10 8.00±0.209 16	6–10 7.43±0.456 7	$\frac{1.3183}{0.2016}$

В степной популяции обнаружены половые отличия по числу нижнечелюстных щитков (*Submax.*) – у самцов их количество достоверно выше, чем у самок. Литературных данных о случаях обнаружения полового диморфизма по этому

АНАЛИЗ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

признаку найти не удалось. Вероятно, проявление полового диморфизма по *Submax.* в степной популяции можно связать с тем, что голова у самцов больше, чем у самок (см. выше), и, кроме того, частота полимеризации щитков головы также значительно выше. Для проверки этой гипотезы был проведён корреляционный анализ между *Submax.* и *L.cap.*, а также определена средняя частота полимеризации фolidоза головы у самцов и самок (через коэффициент полимеризации – КП, %). За основу для анализа полимеризующих/олигомеризующих вариаций фolidоза была взята работа Е.С. Ройтберга (1987). Но так как его исследования осуществлялись на другом подвиде – *Lacerta agilis boemica* Suchow, 1929, то в качестве «нормальных», т.е. исходных вариаций, мы использовали значение моды (*mode*) для каждого признака, полученное при анализе исследуемой выборки ($n = 57$). Для расчета коэффициента полимеризации (КП) была предложена и использована следующая формула:

$$КП = \frac{\sum_1 \frac{(n_i - Mode_i)}{N} + \dots + \sum_p \frac{(n_i - Mode_i)}{N}}{p} \times 100\%,$$

где: n_i – значение признака i ; $Mode_i$ – мода признака i ; N – общее количество используемых признаков; p – общее количество особей.

Таким образом, данная формула учитывает не просто количество отклонений от «нормы», но и степень этих отклонений.

Были получены следующие результаты. В степной популяции *L. agilis* существует положительная корреляция средней силы между *Submax.* и *L.cap.* ($r = 0.420$; $p = 0.046$; $n = 23$) и между *Submax.* и *L.cap. / L.* ($r = 0.652$; $p = 0.0008$; $n = 23$), а в лесостепной популяции такие корреляции отсутствуют ($r = 0.110$; $p = 0.571$; $n = 29$ и $r = -0.124$; $p = 0.523$; $n = 29$). Общий коэффициент полимеризации по 7 признакам щиткования головы у особей из степной зоны достоверно выше у самцов, чем у самок: $КП_{\sigma} = 46.0\%$, $КП_{\text{♀}} = 12.2\%$ ($p < 0.05$). Таким образом, становится возможным объяснение возникновения полового диморфизма по данному признаку в степной популяции и отсутствия такового в лесостепной. Половые различия по относительной длине головы (*L.cap./L.*) сильнее выражены в степной популяции, чем в лесостепной (см. табл. 1), о чём также свидетельствует величина CD по этому признаку: у особей из степи $CD = -1.560$; из лесостепи $CD = -1.082$. С увеличением относительной длины головы, у самцов, в связи с высоким уровнем полимеризации фolidоза, увеличивается количество нижнечелюстных щитков. Тем не менее остаётся не ясным, почему такой корреляции не наблюдается для других признаков щиткования головы, например для *Lab. 1*, *Lab. 2*, *S.lab.*

Для прочих признаков, по которым у прыткой ящерицы и других видов ящериц наблюдается половой диморфизм, достоверных отличий обнаружено не было. Это такие признаки, как *Sq.*, *Sq.c.cd.*, *P.fm.* (Прыткая ящерица, 1976; Турутина, 1982; Булахова, 2004; Туниев, Островских, 2006; Симонов, 2007; Kaliontzopoulou et al., 2005). Однако в других исследованиях было показано отсутствие полового диморфизма по количеству бедренных пор (*P.fm.*) (Орлова, Тэрбиш, 1997; Завьялов и др., 2000; Симонов, 2007; Chirikova et al., 2002).

Анализ величины морфологической дивергенции между самцами и самками из разных популяций. Степень морфологической дивергенции между полами можно установить, используя различные методы определения дистанций между двумя генеральными совокупностями (выборками). В данном исследовании использовались коэффициент дивергенции (*CD*) (Майр, 1971) и квадратичное расстояние Малаханобиса (D^2).

Таблица 4

Морфологические дистанции между самцами и самками *Lacerta agilis* из разных популяций

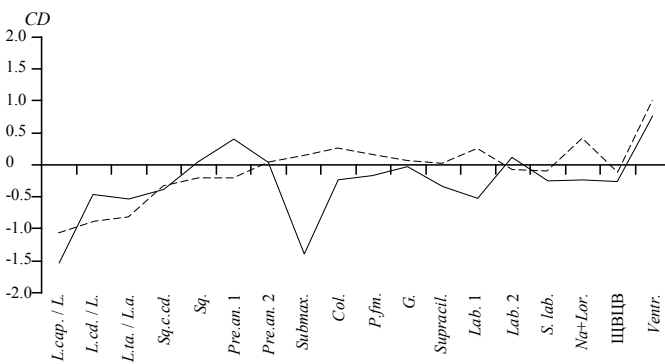
Популяция	♀♀ Степь	♂♂ Лесостепь
♂♂ Степь	0.437	0.401
♀♀ Лесостепь	0.331	0.341
	81.4	228.4

Примечание. В числителе – *CD*, в знаменателе – *D*.

таковые при сравнении самцов и самок из разных популяций, то есть величина половых внутривидовых отличий превышает межвидовые. Из этого следует важный вывод о необходимости строго раздельного рассмотрения особенностей морфологии самцов и самок, главным образом по отношению к признакам, проявляющим половой диморфизм на большей части ареала.

Самцы из разных популяций отличаются между собой гораздо больше, чем самки. Это поддерживает мнение о том, что изучать закономерности влияния факторов среды на особенности морфологии лучше на самцах (Геодакян, 1987).

На основании расчёта *CD* для каждого признака был построен профиль, демонстрирующий степень морфологической дивергенции по каждому признаку между самцами и самками в каждой популяции (рисунок). При этом самцы взяты за «0», а кривые отображают отклонения признака у самок.



Профиль морфологической дивергенции между самцами и самками *Lacerta agilis* в популяциях из разных природных зон: самки из степной (—) и лесостепной (---) популяций

Результаты анализа представлены в табл. 4. Как видно, применение двух разных методов дало одинаковые результаты, с той лишь разницей, что для D^2 дистанции между выборками оказались более контрастными. Максимально отличаются между собой самцы и самки в степной популяции, причём величина этих различий перекрывает

такие же различия между самцами и самками в лесостепной популяции. На рисунке виден сходный характер дивергенции для достоверно отличающихся признаков, сильные различия проявляются только по количеству нижнечелюстных щитков (*Submax.*). В целом, график для самок из степной популяции резко отличается от

АНАЛИЗ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

оси абсцисс (условно принятой за уровень признака у самцов), что и обуславливает большую степень общей дивергенции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, половой диморфизм ярче выражен в степной популяции прыткой ящерицы. В условиях степи половой диморфизм по ряду признаков начинает усиливаться, а также появляются признаки, по которым половые различия в лесостепной зоне не выражены, то есть меняется не только степень морфологической дифференциации, но и её структура.

Основываясь на данных анализа флуктуирующей асимметрии, численности и биотопическом распределении, было показано, что в условиях Западной Сибири оптимальной природной зоной для прыткой ящерицы является лесостепь (Булахова, 2004), что подтверждают и собственные неопубликованные данные. Следовательно, популяции прыткой ящерицы в степях юга Западной Сибири оказываются в более экстремальных условиях, чем популяции, обитающие в лесостепи. Таким образом, выраженность полового диморфизма становится чётче в неблагоприятных условиях среды на границе ареала, где требуется более высокая эволюционная пластичность популяции (Геодакян, 1987; Булахова, 2004).

Кроме того, Е.С. Ройтберг и Е.М. Смирин (Roitberg, Smirina, 2006) проводят параллель между изменениями полового диморфизма у островных популяций ящериц и у экологически изолированных популяций. Тенденция островных популяций к усилению полового диморфизма, особенно в отношении увеличения размеров и пропорций тела у самцов, широко распространена у рептилий, и у Lacertidae в частности (Fitch, 1981; Salvador 1984, Perez-Mellado, Salvador, 1988). Такие островные популяции характеризуются высокой плотностью и ограниченной площадью местообитаний. Это справедливо и для многих популяций, находящихся в неблагоприятных условиях среды (Roitberg, Smirina, 2006). В таких популяциях давление полового отбора более сильное (Stramps et al., 1997). Прыткие ящерицы в степной зоне на юге Новосибирской области в своём распространении приурочены к различным понижениям, местам со сложным микрорельефом и мезофитной растительностью. В таких местах плотность ящериц достаточно высока, в то время как на соседних пространствах они зачастую отсутствуют вовсе. Таким образом, данная гипотеза может быть применима в этом случае.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 232 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.
- Булахова Н.А. 2004. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (география, экология, морфология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 27 с.
- Геодакян В.А. 1985. О некоторых закономерностях и явлениях, связанных с полом // Вероятностные методы в биологии / Ин-т математики АН УССР. Киев. С. 19 – 41.

- Геодакян В.А. 1987. Эволюционная логика дифференциации полов в филогенезе и онтогенезе: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 36 с.
- Завьялов Е.В., Табачишин Г.В., Шляхтин Г.В. 2000. Морфологическая характеристика и особенности биологии двуполой прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua*) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. Вып. 1. С. 6 – 14.
- Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б. 2004. Фитогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома *b*) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 302. 108 с.
- Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: Т-во науч. издан. КМК. 139 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. 343 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Островских С.В. 2006. Изменчивость внешней морфологии восточной степной гадюки – *Vipera (Pelias) renerdi* на Северо-Западном Кавказе // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 61 – 70.
- Орлова В.Ф., Тэрбиш Х. 1997. Семейство Lacertidae Core, 1964 // Амфибии и рептилии Монголии. М.: Т-во науч. издан. КМК. С. 133 – 266.
- Прыткая ящерица. 1976. М.: Наука. 376 с.
- Ройтберг Е.С. 1987. Дискретные вариации фолидоза прыткой и полосатой ящериц (*Lacerta agilis* et *Lacerta strigata*) Дагестана // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 158. С. 131 – 138.
- Симонов Е.П. 2007. Морфологическая характеристика и некоторые аспекты экологии прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на территории Пензенской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. 10. С.141 – 147.
- Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Мосияш С.С., Табачишина И.Е. 2007. Использование дополнительных признаков в прижизненном определении пола у гадюки Никольского (*Vipera nikolskii*) // Современная герпетология. Т. 7, вып. 1/2. С. 111 – 116.
- Туниев С.Б., Островских С.В. 2006. Внутривидовая систематика и географическая изменчивость арвинской ящерицы – *Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898) (Reptilia: Sauria) на северо-западе ареала // Современная герпетология. Т. 5/6. С. 71 – 92.
- Турутина Л.В. 1982. Изучение пространственно-генетической внутривидовой структуры двух видов позвоночных животных (*Lacerta agilis* L., *Clethrionomys glareolus* Schreb.) фенетическим методом // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 174 – 187.
- Chirikova M.A., Dubjansky V.M., Dujsebajeva T.N. 2002. Morphological variation of the Eastern sand lizard, *Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831 (Squamata, Lacertidae) in Kazakhstan // Russian Journal of Herpetology, Moscow. Vol. 9, №1. P. 1 – 8.
- Cox R., Skelly S., John-Alder H.B. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards // Evolution, Lawrence. Vol. 57. P. 1653 – 1669.
- Fitch H.S. 1981. Sexual size differences in reptiles // University of Kansas Publications of the Museum of Natural History. Vol. 70. P. 1 – 72.
- Herrel A., Van Damme R., De Vree F. 1996. Sexual dimorphism of head size in *Podarcis hispanica atrata*: Testing the dietary divergence hypothesis by bite force analysis // Netherlands Journal of Zoology. Vol. 46. P. 253 – 262.
- Herrel A., Spithoven L., Van Damme R., De Vree F. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galotti*: Testing the niche divergence hypothesis by functional analyses // Functional Ecology, Oxford. Vol. 13. P. 289 – 297.
- Kalioztopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A. 2005. Differences in the pholidotic patterns of *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli* and implications for species determination // Revista Española de Herpetología, Madrid. Vol. 19. P. 71 – 86.

АНАЛИЗ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

Kaliontzopoulou A., Carretero M. A., Llorente G.A. 2007. Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards // *Journal of Morphology*. Vol. 268. P. 152 – 165.

Milto K.D., Zinenko O.I. 2005. Distribution and morphological variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // *Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europea Herpetologica / Russian Journal of Herpetology, Moscow*. Vol. 12, Supplement. P. 64 – 73.

Moravec J., Böhme W. 2005. Morphological variation and sex ratio in the Leopard snake (*Zamenis situla*) from Sozopol (Bulgaria) // *Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europea Herpetologica / Russian Journal of Herpetology, Moscow*. Vol. 12, Supplement. P. 74 – 76.

Perez-Mellado V., Salvador A. 1988. The Balearic Lizard (*Podarcis lilfordi* Gunther, 1874) of Menorca // *Arquivos do Museu Bocage, Lisboa*. Vol. 1. P. 127 – 195.

Roitberg E.S., Smirina E.M. 2006 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. P. 175 – 187.

Salvador A. 1984. A taxonomic study of the Eivissa Wall lizard, *Podarcis pityusensis* Bosca, 1883 // *Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands*. P. 393 – 427.

Stamps J.A., Losos J.B., Andrews R.M. 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards // *The American Naturalist, Chicago*. Vol. 149. P. 64 – 90.

Tomovic L., Ajtic R., Crnobrnja-Isailovic J. 2007. Ontogenetic shift of sexual dimorphism in Meadow viper (*Vipera ursini macrops*) from Bjelasica Mt. (Montenegro) // *2nd Biology of the Vipers Conference: Programme and Abstracts*. Porto, Portugal. P. 33.

SEXUAL DIMORPHISM ANALYSIS OF *LACERTA AGILIS* POPULATIONS IN DIFFERENT NATIVE ZONES OF WEST SIBERIA

E.P. Simonov

*Novosibirsk State Pedagogical University
28 Vilyuyskaya Str., Novosibirsk 630126, Russian Federation
E-mail: ev.simonov@gmail.com*

The appearance of sexual dimorphism in *Lacerta agilis exigua* populations in the forest-steppe and steppe native zones (south of the West Siberia) is analyzed. Sexual differences in coloration, pattern, morphometric and meristic characters were revealed in both populations. The sexual dimorphism in the *L. agilis* populations is shown to be more expressed in less favorable conditions of the steppe zone.

Key words: sand lizard, sexual dimorphism, coloration, body size, pholidosis, Novosibirsk region.