

УДК 598.112:591.4(477)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОЛИДОЗА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОДВИДОВ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA, LACERTIDAE), НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

В. Н. Песков, Е. Ю. Свириденко, А. Ю. Малюк, Т. И. Котенко

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 25 августа 2010

Принято 10 ноября 2011

Изменчивость фolidоза и дифференциация подвидов прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), на территории Украины. Песков В. Н., Свириденко Е. Ю., Малюк А. Ю., Котенко Т. И. — Приведены данные по географической изменчивости и внутривидовой таксономической структуре *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 с территории Украины, полученные в результате изучения выборок из 20 географических популяций по 12 меристическим признакам фolidоза. Выделены четыре уровня морфологической дифференциации прыткой ящерицы, отражающие основные закономерности географической и таксономической изменчивости этого вида в пределах Украины. Показано, что основу внутривидовой таксономической структуры *L. agilis* в этой части ее видового ареала составляют четыре подвида: *L. a. exigua*, *L. a. chersonensis*, *L. a. tauridica* и *L. agilis* ssp. (Карпаты), уровни генетической и морфологической дивергенции которых в значительной степени совпадают ($R_s = 0,96$). Результаты изучения морфологической дивергенции подтверждают справедливость отнесения *L. a. chersonensis* к западной группе подвидов.

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, внутривидовая изменчивость, меристические признаки фolidоза, морфологическая дифференциация, подвид, популяция, Украина.

Intraspecific Variation and Differentiation of Subspecies of the Sand Lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), in Meristic Foliodosis Features in Ukraine. Peskov V. N., Sviridenko E. Yu., Maljuk A. Yu., Kotenko T. I. — The data on geographical variation and intraspecific taxonomic structure of the *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 from Ukraine, resulted from study of 20 geographic populations by 12 meristic foliodosis features. Four levels of morphological differentiation of the sand lizard, reflecting the main features of the geographical and taxonomic variability of this species in Ukraine are recognized. The basis of intraspecific taxonomic structure of *L. agilis* in this part of the species range are shown to be consisting of four subspecies: *L. a. exigua*, *L. a. shersonensis*, *L. a. tauridica* and *L. agilis* ssp. (Carpathians), and their levels of genetic and morphological divergence largely coincide ($RS = 0,96$). The results of study of morphological divergence confirm validity of classifying *L. a. shersonensis* to the western group of subspecies.

Key words: *Lacerta agilis*, intraspecific variability, meristic foliodosis features, morphological differentiation, subspecies, population, Ukraine.

Введение

Прыткая ящерица, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, относится к числу наиболее широкоареальных, эвритопных и полиморфных видов позвоночных животных Евразии. Ее ареал простирается от юга Британских островов и центральной Франции на западе до Прибайкалья и северо-западного Китая на востоке. Северная граница ареала в нескольких точках поднимается до уровня 61° с. ш. (Скандинавия) и 60° с. ш. (Западно-Сибирская низменность). Южная граница проходит по Туве, северо-западному Китаю через Восточное Семиречье, горную Киргизию, Закавказье, Турцию, Крым, Румынию, Болгарию, Черногорию до Австрии и Северной Швейцарии включительно (Прыткая..., 1976; Банников и др., 1977; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

В пределах столь обширного ареала, охватывающего различные природные зоны, этот вид характеризуется высоким уровнем внутривидовой изменчивости и таксономического разнообразия. Некоторые

авторы (Прыткая..., 1976; Bischoff, 1984; Ананьева и др., 1998; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), в составе этого вида рассматривают от 6 до 10 подвидов, которые традиционно объединяются в восточную (кавказскую) и западную (европейскую или балканскую) географические группы, хотя единого мнения по составу этих групп среди герпетологов пока нет. Например, большинство авторов относят *L. a. chersonensis* к восточной группе подвидов (Прыткая..., 1976; Bischoff, 1984; Ананьева и др., 1998; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), однако другие исследователи (Arribas, 2001) — однозначно к западной группе. Кроме того, существует ряд форм, таксономический статус которых до сих пор не определен, к их числу относятся и карпатская форма (*L. agilis* ssp.) прыткой ящерицы (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

На территории Украины прыткая ящерица представлена четырьмя подвидами: *L. a. exigua* Eichwald, 1831 (левобережная Украина); *L. agilis* ssp. (Карпатский регион), *L. a. tauridica* Suchow, 1926 (Горный Крым) и *L. a. chersonensis* Andrzejowski, 1832, населяющим частично левобережную и всю правобережную Украину до Прикарпатья (Прыткая..., 1976; Щербак, Щербань, 1980; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Kalyabina-Hauf et al., 2004). Таксономический статус популяций, населяющих черноморское побережье от дельты Дуная до Голопристанского р-на Херсонской обл., до сих пор окончательно не выяснен. Первоначально их рассматривали в качестве самостоятельного подвида — *L. a. euxinica* Fuhn, Vancea, 1964 (Fuhn, Vancea, 1964; Котенко, Тарашук, 1982). Однако данные электрофореза белков (Котенко и др., 1999), а также результаты изучения митохондриального гена цитохрома *b* (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004) не подтвердили подвидовую самостоятельность *L. a. euxinica*. Напомним, что еще в 1984 г. эта форма была сведена в синонимы к *L. a. chersonensis* и квалифицирована как экотип (Bischoff, 1984), а недавно этот статус (*L. a. chersonensis* var. *euxinica*) был подтвержден для прыткой ящерицы, населяющей черноморское побережье в пределах Украины, с использованием признаков внешней морфологии (Песков, Бровко, 2005; Tytov et al., 2005).

В результате изучения внутривидовой изменчивости, систематики и филогеографии прыткой ящерицы с использованием современных методов молекулярной генетики была проведена ревизия таксономической структуры вида на большей части ареала (Калябина-Хауф, 2003; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Гречко и др., 2006). Наряду с этим, стало очевидным, что вопросы распространения, географической изменчивости и морфологической дифференциации различных внутривидовых форм на большей части ареала изучены крайне недостаточно. Для территории Украины, где этот вид проявляет высокий уровень внутривидового разнообразия, изучение этих вопросов особенно актуально.

На сегодняшний день в пределах Украины географическая изменчивость и внутривидовая структура *L. agilis* изучена в самых общих чертах (Прыткая..., 1976; Щербак, 1966; Щербак, Щербань, 1980; Котенко, Тарашук, 1982; Песков, Бровко, 2005; Свириденко, Кукушкин, 2005; Tytov et al., 2005). Поэтому вопросы, касающиеся распространения подвидов, их морфологической дифференциации, особенно в так называемых зонах интерградации, требуют специальных исследований.

Так, например, по мнению Н. Н. Щербака и М. М. Щербаня (1980), территорию Украинского Закарпатья населяют ящерицы номинативного подвида *L. a. agilis*, которые, преодолевая Карпатские горы, в Прикарпатье (Ивано-Франковская и Львовская области) контактируют и скрещиваются с особями *L. a. chersonensis*, образуя здесь достаточно широкую зону интерградации подвидов. По данным С. А. Калябиной-Хауф и Н. Б. Ананьевой (2004), на территории Украинского Закарпатья обитает прыткая ящерица, которая относится не к номинативному подвиду, как считали ранее (Прыткая..., 1976; Щербак, Щербань, 1980), а представляет собой совершенно иную форму, таксономический статус которой пока не определен (*L. agilis* ssp.). При этом ящерицы данной формы не переходят Карпатские горы, а возможно, встречаются лишь в южных Карпатах. Следовательно, Прикарпатский регион должны населять «чистые» популяции *L. a. chersonensis*.

Требует проверки утверждение, что Киевская обл. практически полностью входит в зону контакта популяций *L. a. chersonensis* и *L. exigua*, в пределах которой происходит скрещивание между особями этих подвидов (Щербак, Щербань, 1980). Как показывают немногочисленные в Украине исследования прыткой ящерицы в зонах контакта разных подвидов (Щербак, Щербань, 1980; Котенко, Тарашук, 1982; Драбкин, Бобылев, 1989; Zinenko et al., 2004), вопросы морфологической изменчивости и идентификации особей в этих зонах, а также выяснения локализации самих зон составляют отдельную, достаточно важную и сложную проблему, решение которой потребует большого времени и усилий многих исследователей.

Наконец, недостаточно изучены вопросы соотношения различных форм и уровней изменчивости как у прыткой ящерицы, так и у лацертид в целом. Практически ничего не известно о факторах, определяющих различные формы морфологической изменчивости у ящериц, и о механизмах и закономерностях морфогенеза в онто- и филогенезе данной группы наземных позвоночных. В этом плане прыткая ящерица является очень удобным модельным объектом для изучения выше названных и многих других вопросов изменчивости, систематики и микроэволюции наземных позвоночных.

Вполне очевидно, что в рамках одного исследования невозможно дать исчерпывающие ответы на все сформулированные выше вопросы. Поэтому мы сочли целесообразным сосредоточиться на изучении географической изменчивости и выявлении основных уровней морфологической дифференциации прыткой ящерицы, на определении внутривидовой таксономической структуры *L. agilis* в пределах Украины и изучении морфологической дивергенции подвидов, взяв за основу исследование меристических признаков фоллидоза.

Материал и методы

Краткая характеристика материала, использованного в настоящем исследовании, представлена в таблице 1. Распределение изученных выборок по территории Украины отражено на рисунке 1.

Для удобства изложения полученных результатов приняты следующие условные наименования исследованных популяций: 1 — шаланкинская, 2 — ужгородская, 3 — колочавская, 4 — ивано-франковская, 5 — уманская, 6 — житомирская, 7 — шацкинская, 8 — мостищенская, 9 — ровжанская, 10 —

Таблица 1. Перечень выборок *Lacerta agilis* для биометрического анализа
Table 1. Populations of *Lacerta agilis* sampled for biometrical analysis

Выборка №	Область Украины	Локализация	Географические координаты	Количество особей	Коллекционный номер ¹
1	Закарпатская	Виноградовский р-н, с. Шаланки	48°22'; 22°88'	8 ♀, 15 ♂	Наши сборы
2	Закарпатская	г. Ужгород, Боздошский парк	48°62'; 22°29'	24 ♀, 23 ♂	Наши сборы
3	Закарпатская	Межгорский р-н, пгт Колочава	48°53'; 23°49'	18 ♀, 21 ♂	SR 2269
4	Ивано-Франковская	Верховинский р-н, с. Зеленое	48°05'; 24°75'	9 ♀, 11 ♂	SR 538
4	Ивано-Франковская	Надворнянский р-н, с. Яремче	48°46'; 24°55'	5 ♀, 4 ♂, 1 juv	SR 539
5	Черкасская	Уманский р-н, окр. г. Умань, с. Городецкое	48°75'; 30°21'	31 ♀, 30 ♂	SR 9
6	Житомирская	Олевский р-н, с. Майдан	51°07'; 27°40'	6 ♀, 13 ♂	SR 742
7	Волынская	Шацкий р-н, Шацкий НПП, оз. Песочное	51°48'; 23°93'	26 ♀, 10 ♂	Наши сборы
8	Киевская	Макаровский р-н, с. Мостище	50°29'; 30°02'	19 ♀, 37 ♂, 20 juv	Наши сборы
9	Киевская	Вышгородский р-н, с. Ровжи	50°85'; 30°60'	25 ♀, 29 ♂, 14 juv	Наши сборы
10	Черниговская	Репкинский р-н, с. Выр	51°91'; 30°96'	4 ♀, 10 ♂	SR 2167
10	Черниговская	окр. г. Чернигов, с. Сновянка	51°55'; 31°56'	33 ♀, 45 ♂	Наши сборы
11	Полтавская	Пирятинский р-н, окр. с. Деймановка	50°21'; 32°63'	38 ♀, 22 ♂, 13 juv	Наши сборы
12	Николаевская	Березанский р-н, с. Анатолевка (берег Тилигульского лимана)	46°81'; 31° 21'	17 ♀, 20 ♂, 16 juv	SR 1040, SR 2028, SR 3970;
13	Одесская	Березовский р-н, с. Гуляевка (берег Тилигульского лимана)	47°07'; 30° 98'	10 ♀, 8 ♂	SR 1032
14	Луганская	Меловский р-н, природный заповедник «Стрельцовская степь»	49°22'; 40°07'	9 ♀, 13 ♂	SR
15	Донецкая	Новоазовский р-н, отделение «Хомутовская степь» Украинского степного природного заповедника	47°25'; 38°13'	35 ♀, 17 ♂	SR 3076, SR 3128
16	Херсонская	Чаплинский р-н, биосферный заповедник «Аскания-Нова»	46°45'; 33°87'	12 ♀, 29 ♂	SR 2254
17	АР Крым	Джанкойский р-н, окр. г. Джанкой	45°70'; 34°39'	21 ♀, 22 ♂, 1 juv	SR 2200, SR 2273, SR 2998;
18	АР Крым	Симферопольский р-н, окр. г. Симферополь	44°94'; 34°10'	26 ♀, 51 ♂, 14 juv	SR 2279
19	АР Крым	Ялтинский горсовет, Ай-Петринская яйла	44°49'; 34°13'	5 ♀, 34 ♂	Наши сборы
20	АР Крым	Алуштинский горсовет, Бабуган-яйла	44°62'; 34°34'	7 ♀, 6 ♂	Наши сборы

¹ Здесь и далее в таблице указаны коллекционные номера Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея (ННПМ) НАН Украины (Киев).



Рис. 1. География исследованных выборок *L. agilis*.

Fig. 1. Localities of sampled *L. agilis* populations.

черниговская, 11 — полтавская, 12 — нижнетилигульская, 13 — верхнетилигульская, 14 — стрельцовская, 15 — хомутовская, 16 — асканийская, 17 — джанкойская, 18 — симферопольская, 19 — айпетринская, 20 — бабуганяйлинская.

В общей сложности изучено 832 (376 ♀ и 456 ♂) особи *L. agilis*. Каждую ящерицу описывали по 12 меристическим признакам фолидоза посредством подсчета количества: задненосовых (Na) и скуловых щитков (Log.) справа; чешуй в воротнике (Coll.); горловых чешуй в среднем ряду от нижнечелюстных щитков до центральной чешуйки в воротнике (Gul.); бедренных пор справа (P. f.); преанальных щитков в первом ряду (C. an.); увеличенных преанальных щитков (P. an.); поперечных рядов брюшных щитков (Ventr.); чешуй вокруг середины туловища, не считая брюшных щитков (Sq.); чешуй между светлыми дорсальными линиями на спине (Std.); хвостовых чешуй в 10–13-м ряду (Cd.); подпальцевых чешуй на 4-м пальце задней конечности (Dlp.). При подсчете мелких чешуй использовали бинокляр МБС–9.

На популяционном и подвидовом уровнях анализа определяли пределы изменчивости (x_{\min} – x_{\max}), среднеарифметическую величину (x_{mean}) и среднее квадратическое отклонение (σ) по каждому из 12 меристических признаков фолидоза. Во всех случаях изучение внутривидовой изменчивости проводили отдельно для самцов и самок, исходя из того, что по целому ряду признаков фолидоза у прыткой ящерицы установлен половой диморфизм (Прыткая..., 1976; Песков, Бровко, 2005; Свириденко, Кукушкин, 2005; Песков и др., 2010 и др.). При изучении внутривидовой изменчивости и морфологической дифференциации прыткой ящерицы использовали дискриминантный анализ. В качестве меры обобщенных различий ящериц по совокупности признаков рассчитывали квадратичную дистанцию Махаланобиса (SqMD), сравнение выборок по отдельным признакам проводили с использованием LSD-теста. Для сопоставления уровней генетической (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004) и морфологической (наши данные) дивергенции использовали коэффициент корреляции рангов Спирмена (R_s). Все вычисления и расчеты проведены на основе статистического пакета программ Statistica v. 6.0.

Результаты и обсуждение

Анализ по комплексу признаков проводили с целью определения внутривидовой таксономической структуры *L. agilis* на территории Украины, количественной оценки морфологической дивергенции 4 подвидов, выявления и сопоставления основных уровней морфологической дифференциации прыткой ящерицы по меристическим признакам фолидоза.

Согласно полученным результатам, у самок прыткой ящерицы на первые четыре канонические переменные (КП) приходится 84,6% общей дисперсии 12 признаков фolidоза. При этом первая каноническая переменная описывает 56,3% общей дисперсии. У самцов эти цифры несколько выше и составляют 89,1% и 64,5% соответственно (табл. 2). Относительно невысокий уровень согласованности в изменчивости анализируемых признаков объясняется тем, что в корреляционной структуре признаков фolidоза прыткой ящерицы преобладают коэффициенты корреляции средней и нижесредней величины (Ройтберг, 1989; Ройтберг, Ростова, 2001; Песков, Бровко, 2005, 2007).

Первая каноническая переменная (КП₁) характеризует сопряженную изменчивость признаков Std., Na, Coll. и Ventr. как у самцов, так и у самок прыткой ящерицы. У самок согласованно с этими признаками изменяются также P. f., Sq. и

Таблица 2. Факторные нагрузки первых трех канонических осей

Table 2. Factor values of first three canonical

Признак	Самцы			Самки		
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₁	F ₂	F ₃
Na.	0,343	0,049	0,071	0,349	0,015	0,170
Lor.	-0,045	0,179	0,418	0,012	-0,248	-0,517
Coll.	-0,263	0,237	0,059	-0,227	-0,223	0,158
Gul.	0,076	0,307	0,054	0,127	-0,505	-0,239
P. f.	0,099	0,308	-0,376	0,236	-0,232	0,275
C. an.	-0,122	-0,418	0,348	-0,202	0,168	-0,233
P. an.	0,069	0,058	0,179	0,015	-0,002	-0,034
Ventr.	0,239	0,239	0,683	0,210	-0,248	-0,608
Sq.	0,118	0,146	-0,047	0,232	-0,327	0,071
Std.	0,761	-0,281	-0,036	0,751	0,336	-0,129
Cd.	0,128	0,718	-0,006	0,261	-0,643	0,323
Dlp.	-0,109	-0,017	0,269	-0,112	0,027	-0,253
В % от общей дисперсии	64,52	10,11	6,48	56,26	17,16	11,17

Таблица 3. Обобщенные различия между самками (над диагональю) и самцами (под диагональю) *L. agilis* по 12 признакам фolidоза (lim SqMD; SqMD_m)Table 3. Generalized distances between females (over the diagonal line) and males (below the diagonal line) of *L. agilis* for 12 pholidosis features (lim SqMD, SqMD_m)

Подвид <i>L. agilis</i>	<i>L. agilis</i> ssp.	<i>L. a. chersonensis</i>	<i>L. a. exigua</i>	<i>L. a. tauridica</i>
<i>L. agilis</i> ssp.	3,20—7,32 (4,94)* 3,12—8,45 (5,05)	5,54—27,49 13,09	16,06—38,81 27,24	26,05—38,20 32,91
<i>L. a. chersonensis</i>	5,94—23,29 13,43	1,40—9,23 (4,37) 0,94—9,57 (4,45)	7,82—29,24 14,45	18,52—27,59 22,61
<i>L. a. exigua</i>	23,26—45,39 31,59	9,97—28,47 17,12	1,23—4,99 (3,31) 0,89—5,09 (2,74)	7,10—15,30 10,26
<i>L. a. tauridica</i>	35,47—50,84 42,20	22,52—45,45 34,07	4,43—16,79 10,12	0,87 3,03

* По диагонали полужирным шрифтом выделены значения SqMD, рассчитанные между выборками самок (верхняя строка) и самцов (нижняя) одного подвида; средние значения SqMD заключены в скобки.

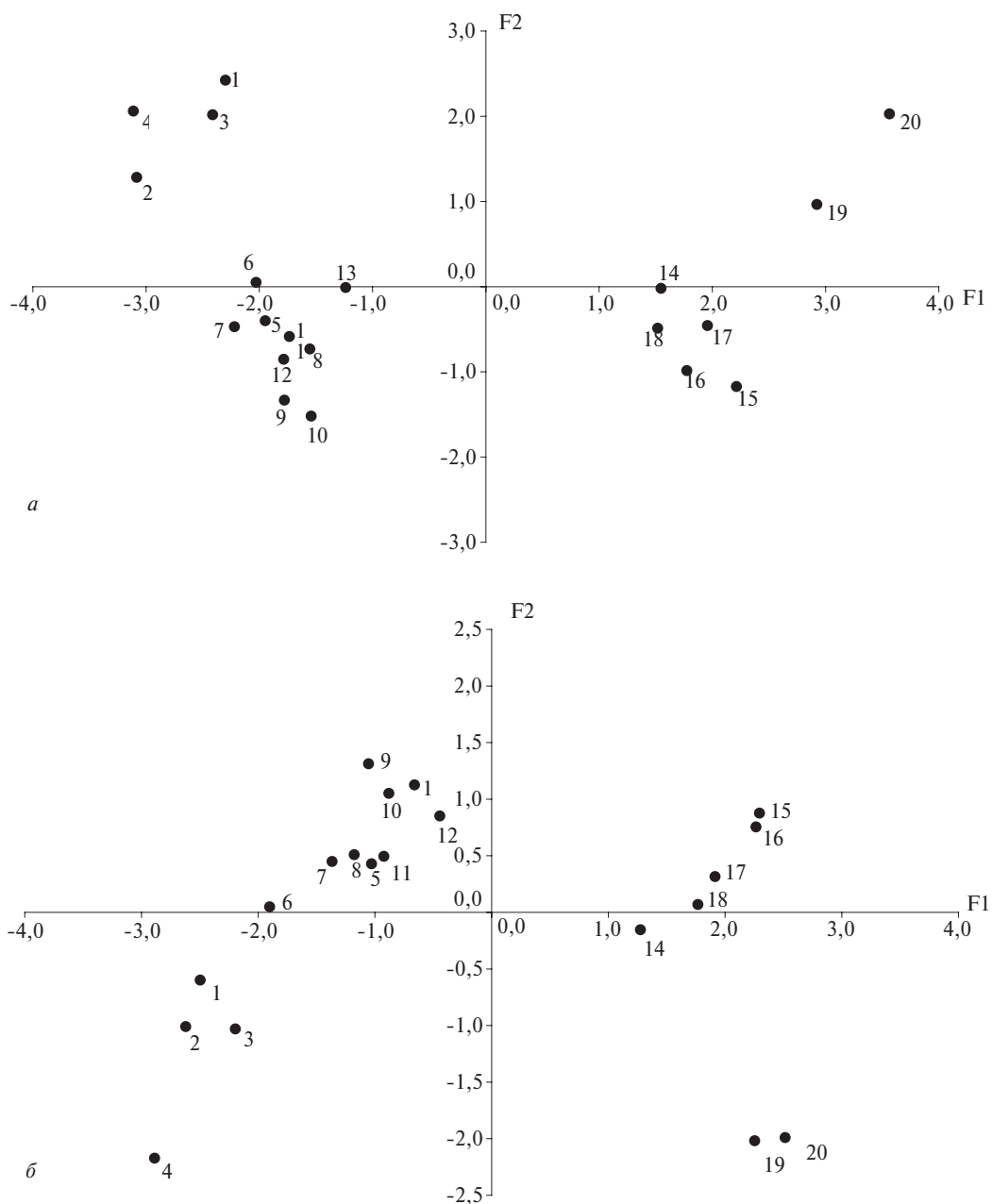


Рис. 2. Распределение центроидов популяционных выборок *L. agilis* в пространстве значений I и II канонических переменных: *a* — самцы; *б* — самки.

Fig. 2. Distribution of sample centroids of *L. agilis* populations in first and second canonical variables: *a* — male; *б* — female.

Cd (табл. 2). По значениям $KП_I$ в наибольшей степени дифференцировались ящерицы, которых обычно относят к разным географическим группам подвидов: западной (*L. agilis* ssp. и *L. a. chersonensis*) и восточной (*L. a. exigua* и *L. a. tauridica*). Различия между подвидами внутри западной и восточной групп значительно меньше (рис. 2, табл. 3).

Вторая каноническая переменная ($KП_{II}$), на долю которой приходится 17,2% остаточной дисперсии у самок и 10,1% у самцов, описывает сопряженную измен-

чивость семи признаков фолидоза: Cd., Coll., Gul., P. f., Ventr., Std. и Cd. Кроме этого, у самцов значима нагрузка на эту каноническую ось признака C. an., а у самок — Log. (табл. 2).

Вдоль КП_{II} мы отмечаем дифференциацию *L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp., а также *L. a. exigua* и *L. a. tauridica* (рис. 2). При этом обобщенные различия между ящерицами в указанных парах подвидов определяются значениями как первой, так и второй канонических переменных. Эти различия несколько больше между *L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp. ($SqMD_{F,m} = 14,01$; $SqMD_{M,m} = 15,32$)², чем между *L. exigua* и *L. a. tauridica* ($SqMD_{F,m} = 11,03$ и $SqMD_{M,m} = 10,28$).

В целом направленность и уровень морфологической дифференциации ящериц по комплексу признаков фолидоза у самцов и самок в значительной степени совпадают, о чем свидетельствует достаточно высокий уровень корреляции между матрицами $SqMD_F$ и $SqMD_M$ ($r = 0,91$; $P < 0,01$). Это сходство в проявлении внутривидовой изменчивости у самцов и самок выражается в том, что 20 выборок тех и других отчетливо дифференцируются на четыре группы в пространстве значений первой и второй канонических переменных (рис. 2).

Рассмотрим последовательно группы популяций прыткой ящерицы, обособившиеся в пространстве значений первой и второй канонических переменных.

Первая группа популяций (I), если нумеровать их на рисунке слева направо, как у самцов, так и у самок состоит из четырех популяций Карпатского региона (популяции 1–4). Средняя величина различий между ящерицами из популяций этой группы у самок ($SqMD_m = 4,94$) и самцов ($SqMD_m = 5,05$) практически одинакова. При этом у самок минимальные различия отмечены между особями ужгородской и колочавской популяций ($SqMD = 4,94$), максимальные — ужгородской и ивано-франковской ($SqMD = 7,32$). У самцов минимально дифференцированы особи шаланкинской и колочавской популяций ($SqMD = 3,12$), максимально — шаланкинской и ивано-франковской ($SqMD = 8,45$). Из приведенных данных очевидно, что как у самцов, так и у самок ящерицы закарпатских популяций фенотипически более близки между собой, в то время как особи прикарпатской (ивано-франковской) популяции дифференцированы от них в большей степени. Это возможно объяснить как тем, что Карпатские горы являются достаточно существенным изоляционным барьером между ящерицами закарпатских и прикарпатских популяций, так и тем, что в Прикарпатском регионе более высока вероятность смешения генотипов *L. agilis* ssp. и *L. a. chersonensis*.

Морфологическая дифференциация ящериц карпатского подвида от ящериц трех других подвидов увеличивается в ряду *L. a. chersonensis* ($SqMD_{F,m} = 13,09$; $SqMD_{M,m} = 13,43$), *L. a. exigua* ($SqMD_{F,m} = 27,24$; $SqMD_{M,m} = 31,59$) и *L. a. tauridica* ($SqMD_{F,m} = 32,91$; $SqMD_{M,m} = 42,20$) и, как видно из приведенных данных, значительно превышает межпопуляционные различия у первых. Отсюда можно сделать вывод о том, что ящерицы всех четырех исследованных популяций из Карпатского региона относятся к карпатскому подвиду прыткой ящерицы, *L. agilis* ssp. Если это так, тогда следует принять точку зрения Н. Н. Щербак (Щербак, Щербань, 1980), согласно которой весь Карпатский регион (Закарпатье, Прикарпатье, Карпаты) населяет один подвид — *L. agilis* ssp. (на то время *L. a. agilis*), представители которого, преодолевая Карпаты, образуют в Прикарпатье широкую зону интерградации с *L. a. chersonensis*. Последнее утверждение требует специального изучения.

Вторую группу популяций (II) как у самцов, так и у самок составляют 9 популяций прыткой ящерицы южной, *L. a. chersonensis* (популяции 5–13).

² Здесь и далее по тексту подстрочными индексами F и M обозначаются самки и самцы соответственно, m — mean.

При этом минимально различаются самки черниговской и полтавской популяций ($SqMD = 1,40$), максимально — житомирской и верхнетилигульской ($SqMD = 9,23$). Среди самцов минимально различаются особи уманской и житомирской популяций ($SqMD = 0,94$), максимально — житомирской и черниговской ($SqMD = 9,57$). В среднем межпопуляционные различия у самок ($SqMD_m = 4,37$) и самцов ($SqMD_m = 4,45$) очень близки. На подвидовом уровне анализа *L. a. chersonensis* в наибольшей степени дифференцирована от *L. a. tauridica* и почти одинаково — от *L. a. exigua* и *L. agilis* ssp. (табл. 3).

Прыткая ящерица южная, населяющая песчаные биотопы черноморского побережья от Юго-Западной Румынии до Нижнего Приднепровья и первоначально рассматривавшаяся в качестве самостоятельного подвида *L. a. euxinica* (Fuhn, Vancea, 1964; Котенко, Тарашук, 1982), генетически (Котенко и др., 1999; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004) и морфологически (Песков, Бровко, 2005; Tytov et al., 2005) близка к *L. a. chersonensis* и поэтому, вслед за В. Бишофом (Bischoff, 1984), мы рассматриваем ее как экотип прыткой ящерицы южной, *L. a. chersonensis* var. *euxinica*.

Третья группа популяций (III) — это 5 популяций прыткой ящерицы восточной, *L. a. exigua* (популяции 14–18). Обобщенные морфологические различия ($SqMD$) у самок варьируют от 1,23 (асканийская и хомутовская) до 4,99 (асканийская и стрельцовская), у самцов — от 0,89 (стрельцовская и симферопольская) до 5,09 (стрельцовская и хомутовская). В среднем морфологические различия между самками этой группы незначительно больше ($SqMD_m = 3,31$), чем между самцами ($SqMD_m = 2,74$).

По совокупности признаков фолидоза *L. a. exigua* в наибольшей степени дифференцирована от ящериц карпатского подвида ($SqMD_{F, m} = 27,24$; $SqMD_{M, m} = 31,59$), почти в 2 раза меньше — от *L. a. chersonensis* ($SqMD_{F, m} = 14,45$; $SqMD_{M, m} = 17,12$) и примерно в 3 раза меньше — от *L. a. tauridica* ($SqMD_{F, m} = 10,26$; $SqMD_{M, m} = 10,12$).

Четвертая группа популяций (IV) образована двумя популяциями горнокрымского подвида *L. a. tauridica* (выборки 19 и 20). Морфологические различия между самками этих двух популяций минимальны ($SqMD_F = 0,87$) по сравнению с результатами всех остальных сопоставлений (табл. 3), однако самцы этих же популяций различаются между собой в 3,5 раза больше ($SqMD_M = 3,03$), чем самки. При сравнении выборок этого подвида с выборками *L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp. выяснилось, что величина морфологической дифференциации между выборками самцов этих подвидов во всех парах сравнений заметно больше, чем между самками. Возможно, это объясняется тем, что у позвоночных животных самки по сравнению с самцами эволюционно более консервативны (Геодакян, 1977).

Как отмечалось выше, по анализируемому комплексу признаков фолидоза *L. a. tauridica* меньше всего отличается от *L. a. exigua*. При этом следует подчеркнуть, что как самцы, так и самки айпетринской и бабуганяйлинской популяций *L. a. tauridica* морфологически почти вдвое ближе к ящерицам джанкойской и симферопольской популяций *L. a. exigua*, чем к ящерицам хомутовской и асканийской этого же подвида (табл. 3). Высокий уровень морфологического сходства между ящерицами крымских популяций этих двух подвидов отмечался нами и ранее (Песков, Бровко, 2005), что, несомненно, определяется их территориальной близостью.

Таким образом, морфологическая дифференциация ящериц двух подвидов западной группы (*L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp.), с одной стороны, и двух подвидов восточной группы (*L. a. exigua* и *L. a. tauridica*), — с другой, описывается в основном первой канонической переменной, максимальные нагрузки на которую дают признаки Std., Na и в меньшей степени Coll. и Ventr. При этом минималь-

ная величина обобщенных различий отмечена между *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis* ($SqMD_{F,m} = 14,45$; $SqMD_{M,m} = 17,12$), максимальная — между *L. a. tauridica* и *L. agilis* ssp. ($SqMD_{F,m} = 32,91$; $SqMD_{M,m} = 42,20$). Эти данные хорошо согласуются с географической удаленностью сравниваемых подвидов. Известно, что западная граница распространения *L. a. exigua* на территории Украины соприкасается с восточной границей ареала *L. a. chersonensis* и в этом месте существует широкая зона интерградации (Прыткая..., 1976; Zinenko et al., 2004), в то время как границы ареалов *L. a. tauridica* и *L. agilis* ssp. не перекрываются вовсе (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

Анализируя приведенные выше данные, можно условно выделить четыре уровня внутривидовой морфологической дифференциации у *L. agilis* на территории Украины.

Первый уровень — это межпопуляционные различия ящериц в структуре того или иного подвида. Величина обобщенных различий в этом случае варьирует от 0,87 между самками айпетринской и бабуганяйлинской популяций *L. a. tauridica* до 9,57 — между самцами житомирской и черниговской популяций *L. a. chersonensis*. Величина морфологической дифференциации на этом уровне в значительной степени определяется географической изоляцией (изоляция расстоянием) сравниваемых популяций.

Второй уровень — морфологические различия между ящерицами, относимыми к подвидам одной географической группы. Так, между *L. a. exigua* и *L. a. tauridica* (восточная группа подвидов) величина SqMD для различных популяций варьирует от 4,43 до 16,79; между *L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp. (западная группа) — от 5,54 до 27,49. Минимальные различия в первом случае отмечены между самцами джанкойской популяции *L. a. exigua* и айпетринской *L. a. tauridica*, максимальные — между самцами хомутовской и бабуганяйлинской популяций этих подвидов. Во второй паре подвидов минимально различаются самки колочевской (*L. agilis* ssp.) и уманской (*L. a. chersonensis*) популяций; максимально — самки иванофранковской (*L. agilis* ssp.) и ровжанской (*L. a. chersonensis*). В этом случае также очень четко проявляется влияние географической удаленности сравниваемых популяций друг от друга.

Третий уровень — различия между ящерицами подвидов, относящихся к разным географическим группам подвидов, ареалы которых соприкасаются (*L. a. exigua* и *L. a. chersonensis*). При этом минимальный уровень морфологической дифференциации отмечен между самками уманской (*L. a. chersonensis*) и стрельцовской (*L. a. exigua*) популяций ($SqMD_F = 7,82$), максимальный — между самками житомирской (*L. a. chersonensis*) и хомутовской (*L. a. exigua*) популяций ($SqMD_F = 29,24$). Как видно из приведенных данных, различия между ящерицами двух этих подвидов из лесной и степной природных зон почти в 3,7 раза больше по сравнению с различиями между ящерицами из лесостепной и степной зон. По-видимому, в этом случае в большей степени, чем изоляция расстоянием, сказываются различия в природно-климатических условиях обитания ящериц.

Четвертый уровень — дифференциация ящериц подвидов восточной и западной групп, которые изолированы географически (*L. a. exigua* и *L. agilis* ssp.; *L. a. chersonensis* и *L. a. tauridica*; *L. agilis* ssp. и *L. a. tauridica*). В этом случае показатели обобщенных различий максимальны (табл. 3).

Анализ по отдельным признакам позволяет вскрыть признаковую структуру обобщенных различий между ящерицами разных подвидов посредством определения величины и характера различий по каждому из 12 анализируемых признаков.

Таблица 4. Статистические характеристики 12 признаков фоллидоза у самок четырех подвидов *L. agilis*
Table 4. Statistical characteristics of 12 pholidosis features in females of 4 *L. agilis* subspecies

Признак	<i>L. agilis</i> ssp. (n = 61)		<i>L. a. chersonensis</i> (n = 163)		<i>L. a. exigua</i> (n = 106)		<i>L. a. tauridica</i> (n = 43)	
	min-max	M ± σ	min-max	M ± σ	min-max	M ± σ	min-max	M ± σ
Na.	1-2	1,07 ± 0,250	1-2	1,43 ± 0,497	0-3	1,75 ± 0,474	1-3	2,00 ± 0,218
Lor.	1-3	1,59 ± 0,528	0-3	1,38 ± 0,569	0-4	1,83 ± 0,786	0-3	0,84 ± 0,754
Coll.	8-14	10,59 ± 1,270	8-15	10,98 ± 1,204	6-12	9,93 ± 1,026	8-11	9,53 ± 0,827
Gul.	14-22	18,03 ± 1,663	15-25	19,03 ± 1,820	15-24	20,08 ± 1,739	15-21	17,51 ± 1,404
P. f.	10-16	12,82 ± 1,336	10-18	14,28 ± 1,317	13-18	14,74 ± 1,198	12-16	14,51 ± 0,827
C. an.	5-10	7,36 ± 1,017	4-10	6,24 ± 1,023	4-8	5,99 ± 0,799	4-10	5,93 ± 1,078
P. an.	0-7	1,98 ± 1,830	0-5	1,89 ± 1,444	1-4	2,06 ± 0,410	2-3	2,05 ± 0,213
Ventr.	24-31	27,95 ± 1,488	20-32	27,76 ± 1,598	25-34	29,49 ± 1,545	26-31	27,72 ± 1,403
Sq.	35-47	39,48 ± 2,605	36-50	41,96 ± 2,762	37-50	43,67 ± 2,800	35-49	41,84 ± 2,903
Std.	8-15	10,43 ± 1,638	8-17	10,82 ± 1,594	10-17	14,80 ± 1,383	12-22	16,21 ± 1,934
Cd.	21-29	24,14 ± 1,761	22-33	27,41 ± 1,651	23-31	27,95 ± 1,564	24-30	26,30 ± 1,355
Dlp.	16-22	19,48 ± 1,361	15-24	18,68 ± 1,489	15-23	18,61 ± 1,583	14-21	18,12 ± 1,665

Таблица 5. Статистические характеристики 12 признаков фоллидоза у самцов 4 подвидов *L. agilis*
Table 5. Statistical characteristics of 12 pholidosis features in males of 4 *L. agilis* subspecies

Признак	<i>L. agilis</i> ssp. (n = 69)		<i>L. a. chersonensis</i> (n = 175)		<i>L. a. exigua</i> (n = 146)		<i>L. a. tauridica</i> (n = 72)	
	min-max	M ± σ	min-max	M ± σ	min-max	M ± σ	min-max	M ± σ
Na.	0-2	1,16 ± 0,407	1-2	1,33 ± 0,472	1-3	1,821 ± 0,439	2*	2,00 ± 0,000
Lor.	0-3	1,51 ± 0,585	1-4	1,46 ± 0,613	0-4	1,71 ± 0,880	0-3	0,83 ± 0,904
Coll.	8-14	10,84 ± 1,196	8-15	11,34 ± 1,272	8-13	10,17 ± 0,942	6-11	9,33 ± 0,934
Gul.	14-24	17,65 ± 1,634	14-24	18,59 ± 1,772	15-24	19,38 ± 1,628	15-21	18,11 ± 1,506
P. f.	11-16	13,13 ± 1,149	11-18	14,70 ± 1,292	11-17	14,75 ± 1,094	13-18	14,54 ± 1,006
C. an.	5-11	7,51 ± 1,080	4-9	6,07 ± 0,907	4-8	5,98 ± 0,679	4-9	6,22 ± 0,809
P. an.	0-6	1,68 ± 1,685	0-5	1,68 ± 1,088	0-4	2,02 ± 0,342	0-3	1,90 ± 0,508
Ventr.	22-28	25,36 ± 1,111	22-30	25,42 ± 1,288	24-31	27,15 ± 1,537	23-29	26,14 ± 1,225
Sq.	34-46	41,29 ± 2,584	37-51	42,60 ± 2,710	26-52	44,17 ± 3,788	38-57	43,42 ± 3,397
Std.	7-15	10,75 ± 1,693	8-17	10,78 ± 1,335	10-19	14,65 ± 1,484	13-21	16,93 ± 1,532
Cd.	21-29	25,17 ± 1,587	24-34	28,02 ± 1,659	25-33	28,79 ± 1,449	24-30	26,74 ± 1,501
Dlp.	16-24	19,78 ± 1,474	14-24	19,10 ± 1,338	15-24	18,78 ± 1,492	16-23	18,53 ± 1,574

* Два задненосовых щитка имеют 100% особей.

Таблица 6. Результаты сравнения самок четырех подвидов *L. agilis* по 12 признакам фоллидоза (LSD-test)
Table 6. Comparison of 12 pholidosis features in females of 4 *L. agilis* subspecies (LSD-test)

Признак	<i>L. agilis</i> ssp. — <i>L. a. chersonensis</i>	<i>L. agilis</i> ssp. — <i>L. a. exigua</i>	<i>L. agilis</i> ssp. — <i>L. a. tauridica</i>	<i>L. a. cherso-</i> <i>nensis</i> — <i>L. a. exigua</i>	<i>L. a. cherso-</i> <i>nensis</i> — <i>L. a. tauridica</i>	<i>L. a. tauridica</i> — <i>L. a. exigua</i>
Na	++++	++++	++++	++++	++++	++
Lor.	—	+	++++	++++	++++	++++
Coll.	—	+++	++++	++++	++++	—
Gul.	+++	++++	—	++++	++++	++++
P. f.	++++	++++	++++	++	—	—
C. an.	++++	++++	++++	++	—	—
P. an.	++	+++	++	—	—	—
Ventr.	—	++	—	++++	—	+++
Sq.	++	++++	+++	++++	—	—
Std.	—	++++	++++	++++	++++	++++
Cd.	++++	++++	++++	++	++++	++++
Dlp.	+	+++	+++	—	++	—
Всего досто- верных раз- личий	8	12	10	10	7	6

Примечание. Различия отсутствуют или статистически не достоверны: «—» — P > 0,05. Различия статистически достоверны: «+» — P < 0,05; «+++» — P < 0,01 «++++» — P < 0,001; «++++» — P << 0,001.

Таблица 7. Результаты сравнения самцов четырех подвидов *L. agilis* по 12 признакам фолидоза (LSD-test)
Table 7. Comparison of 12 pholidosis features in males of 4 *L. agilis* subspecies (LSD-test)

Признак	<i>L. agilis</i> ssp.— <i>L. a. chersonensis</i>	<i>L. agilis</i> ssp.— <i>L. a. exigua</i>	<i>L. agilis</i> ssp.— <i>L. a. tauridica</i>	<i>L. a. chersonensis</i> — <i>L. a. exigua</i>	<i>L. a. chersonensis</i> — <i>L. a. tauridica</i>	<i>L. a. tauridica</i> — <i>L. a. exigua</i>
Na	+	++++	++++	++++	++++	++
Lor.	—	—	++++	++	++++	++++
Coll.	++	+++	++++	++++	++++	++++
Gul.	+++++	+++++	++	+++++	—	+++++
P. f.	+++++	+++++	+++++	—	—	—
C. an.	+++++	+++++	+++++	—	—	—
P. an.	—	+++	+	+++	—	—
Ventr.	—	+++++	+	+++++	++	+++
Sq.	++	+++++	+++	+++++	—	—
Std.	—	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++
Cd.	+++++	+++++	+++++	++	+++++	+++++
Dlp.	+	+++	+++	—	++	—
Всего достоверных различий	8	11	12	9	7	7

Примечание. Различия отсутствуют или статистически не достоверны: «—» — $P > 0,05$. Различия статистически достоверны: «+» — $P < 0,05$; «++» — $P < 0,01$; «+++» — $P < 0,001$; «++++» — $P < 0,001$.

Таблица 8. Величина генетической (p) и морфологической (SqMD) дистанций между четырьмя подвидами прыткой ящерицы с территории Украины

Table 8. Genetic (p) and morphological (SqMD) distances between 4 *L. agilis* subspecies from Ukraine

Сравниваемые подвиды	p-дистанция*	SqMD	
		самцы	самки
<i>L. a. chersonensis</i> — <i>L. a. exigua</i>	0,0560	17,10	14,50
<i>L. a. chersonensis</i> — <i>L. a. tauridica</i>	0,0590	34,10	22,60
<i>L. a. chersonensis</i> — <i>L. agilis</i> ssp.	0,0320	13,40	13,10
<i>L. a. exigua</i> — <i>L. a. tauridica</i>	0,0230	10,10	10,30
<i>L. a. exigua</i> — <i>L. agilis</i> ssp.	0,0590	31,60	27,20
<i>L. a. tauridica</i> — <i>L. agilis</i> ssp.	0,0620	42,20	32,90

* Значения p-дистанции (число нуклеотидных замен на сайт) приводятся по Калябиной-Хауф, Ананьевой (2004; табл. 5).

По значениям 12 меристических признаков фолидоза самцов и самок прыткой ящерицы, относящихся к четырем подвидам, существует трансгрессия разной степени как у самцов, так и у самок (табл. 4 и 5).

Согласно результатам сравнения ящериц 4 подвидов по средним значениям 12 признаков фолидоза, количество статистически достоверных различий варьирует от 6 (50%) между самками *L. a. exigua* и *L. a. tauridica* до 12 (100%) между самками *L. agilis* ssp. и *L. a. exigua*, а также между самцами *L. agilis* ssp. и *L. a. tauridica* (табл. 6 и 7).

На основании данных таблиц 4–7 можно утверждать, что прыткие ящерицы западной группы подвидов (*L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp.) по сравнению с ящерицами восточной группы (*L. a. exigua* и *L. a. tauridica*) характеризуются достоверно меньшими средними значениями количества чешуек между светлыми дорсальными спинными линиями ($P < 0,001$)³ и количества задненосовых щитков как у самцов, так и у самок ($P < 0,001$), а также количества рядов брюшных щитков в средней

³ Здесь и далее по тексту запись « $P < 0,001$ » означает, что вероятность статистически достоверных различий значительно превышает третий уровень значимости.

линии, но только у самцов ($0,5 < P \ll 0,001$). Количество чешуй в воротнике, напротив, в среднем больше у ящериц западной группы подвидов ($0,001 < P \ll 0,001$).

Основные различия по признакам фолидоза между *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis*, которые на территории Украины образуют зону интерградации (Драбкин, Бобылев, 1989; Zinenko et al., 2004), сводятся к следующему. У особой приткой ящерицы восточной по сравнению с таковыми южной достоверно больше среднее количество задненосовых и скуловых щитков, горловых чешуек, поперечных рядов брюшных щитков, чешуй вокруг середины туловища и чешуй между дорсальными линиями, но меньше — чешуй в воротнике (табл. 4 и 5).

Между ящерицами западной группы подвидов (*L. agilis* ssp. и *L. a. chersonensis*) наиболее существенные различия состоят в том, что самки и самцы из карпатских популяций имеют в среднем меньшее количество горловых чешуй, бедренных пор и хвостовых чешуй в 10–13-м ряду, но большее — преанальных щитков в первом ряду. Кроме того, у самок *L. agilis* ssp. по сравнению с самками *L. a. chersonensis* в среднем достоверно меньше количество задненосовых щитков.

Самки восточной группы подвидов (*L. a. exigua* и *L. a. tauridica*) статистически достоверно различаются по 6 признакам, самцы — по 7. При этом у ящериц обоих полов горнокрымского подвида достоверно больше среднее количество задненосовых щитков и чешуек между дорсальными спинными линиями, но меньше — скуловых щитков, горловых чешуй в среднем ряду, поперечных рядов брюшных щитков, а также хвостовых щитков в 10–13-м ряду, у самцов достоверно меньше среднее количество чешуй в воротнике (табл. 4 и 5).

Соотношение между генетической и морфологической дивергенцией подвидов интересно с точки зрения координированности генетической и морфологической дивергенции внутривидовых таксонов. Для ответа на этот вопрос мы сопоставили средние значения генетических дистанций между четырьмя подвидами (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004) со средними величинами обобщенных морфологических различий (SqMD) между ними, рассчитанными по 12 меристическим признакам фолидоза (табл. 8).

Сопоставляя данные таблицы 8 с помощью коэффициента корреляции рангов Спирмена (R_s), можно убедиться, что как у самцов, так и у самок наблюдается высокий уровень согласованности между степенью генетической и морфологической дивергенции четырех подвидов *L. agilis* с территории Украины ($R_s = 0,96$; $P < 0,05$). При этом минимальные показатели генетической и морфологической дивергенции обнаружены между *L. a. exigua* и *L. a. tauridica*, максимальные — между *L. a. tauridica* и *L. agilis* ssp.

Результаты проведенного исследования позволяют утверждать, что четыре подвида приткой ящерицы с территории Украины отчетливо дифференцируются на западную (*L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp.) и восточную (*L. a. exigua* и *L. a. tauridica*) группы по 12 меристическим признакам фолидоза. При этом как генетические (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Гречко и др., 2006), так и морфологические (Песков, Бровко, 2005; результаты данной работы) различия между ящерицами западной и восточной групп подвидов значительно больше таковых между подвидами в каждой из этих групп. Более того, по мнению Г. Ф. Сухова (1948), морфологические различия между ящерицами этих двух групп столь значительны, что это позволяет рассматривать приткую ящерицу восточную (*L. a. exigua*) в качестве самостоятельного вида *L. exigua*. Все эти данные опровергают мнение о том, что *L. a. chersonensis* относится к восточной (кавказской) группе подвидов (Arribas, 2001). В то же время есть все основания полагать (Arribas, 2001; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Песков, Бровко, 2005), что при сравнении всех внутривидовых форм приткой ящерицы в пределах видového ареала *L. a. chersonensis* может оказаться переходной формой между восточной и западной группами подвидов.

Выводы

Подводя итог проведенного исследования, можно сделать следующие выводы.

1. Основу таксономической структуры *L. agilis* в пределах Украины составляют 4 подвида (*L. a. exigua*, *L. a. tauridica*, *L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp.). Это подтверждается результатами изучения их морфологической дивергенции (Песков, Бровко, 2005; Tytov et al., 2005; результаты настоящей работы) и соответствует проведенным ранее генетическим исследованиям (Котенко и др., 1999; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Прыткие ящерицы, населяющие песчаные биотопы Причерноморья, согласно результатам указанных исследований, следует рассматривать в качестве экологической формы прыткой ящерицы южной, *L. a. chersonensis* var. *euxinica*.

2. Между уровнями генетической дивергенции (данные Калябиной-Хауф, Ананьевой, 2004) и морфологической дифференциации (результаты настоящего исследования) четырех подвидов прыткой ящерицы с территории Украины установлен высокий уровень соответствия ($R_s = 0,96$).

3. В структуре внутривидовой изменчивости прыткой ящерицы можно выделить не менее четырех уровней морфологической дифференциации. Первый — межпопуляционные различия в пределах того или иного подвида ($SqMD_{F,m} = 0,87-4,94$; $SqMD_{M,m} = 2,74-5,05$); второй — морфологические различия между подвидами одной географической группы подвидов ($SqMD_{F,m} = 10,26-13,09$; $SqMD_{M,m} = 10,12-13,43$); третий — между подвидами, которые относятся к разным географическим группам подвидов, но близки территориально ($SqMD_{F,m} = 14,45$; $SqMD_{M,m} = 17,12$); четвертый — между подвидами восточной и западной групп, ареалы которых не соприкасаются ($SqMD_{F,m} = 22,61-32,91$; $SqMD_{M,m} = 34,07-42,20$).

4. Третий и четвертый уровни морфологической дифференциации отражают различия между ящерицами подвидов восточной (*L. a. exigua* и *L. a. tauridica*) и западной (*L. a. chersonensis* и *L. agilis* ssp.) групп, что подтверждает результаты, полученные и другими исследователями (Сухов, 1948; Прыткая, 1976; Bischoff, 1984; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Гречко и др., 2006).

5. Карпатский регион (Закарпатье, Карпаты и Прикарпатье) населяет особый подвид прыткой ящерицы, требующий описания. Характерной особенностью самцов и самок этого подвида, отличающей их от ящериц трех остальных подвидов, является минимальное количество задненосовых щитков (в среднем 1,11 у самок и 1,17 у самцов), бедренных пор (12,62 и 13,04 соответственно) и максимальное — преанальных щитков в первом ряду (7,49 и 7,74 соответственно).

Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Земноводные и пресмыкающиеся. — М. : Наука, 1998. — 576 с. — (Энциклопедия природы России).

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. М., Рустамов А. М., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М. : Просвещение, 1977. — 414 с.

Баранов А. С. Феногеография и реконструкция истории вида // Фенетика популяций / Под ред. А. В. Яблокова. — М. : Наука, 1982. — С. 201–214.

Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференциации полов // Математические методы в биологии. — К. : Наук. думка, 1977. — С. 84–106.

Гречко В. В., Федорова Л. В., Рябинин Д. М. и др. Молекулярные маркеры ядерной ДНК в исследовании видообразования и систематики на примере ящериц «комплекса *Lacerta agilis*» (Sauria: Lacertidae) // Молекулярная биология. — 2006. — 40, № 1. — С. 61–73.

Драбкин П. Л., Бобылев Ю. П. Феногеографическое исследование прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) в зоне контакта подвидов *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis* (левобережная Украина) // Вопросы герпетологии : Седьмая всесоюз. герпетол. конф. : Автореф. докл. — К. : Наук. думка, 1989. — С. 81–82.

Калябина-Хауф С. А. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 : Автореф. ... канд. биол. наук. — СПб., 2003. — 24 с.

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

- Котенко Т. И., Межжерін С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетична різноманітність земноводних і плазунів // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. — К. : Наук. думка, 1999. — С. 217–226.
- Котенко Т. И., Тарашук С. В. Новый в фауне СССР подвид прыткой ящерицы — *Lacerta agilis euxinica* Fuhn et Vancea, 1964 (Reptilia, Lacertidae) // Вестн. зоологии. — 1982. — № 6. — С. 33–37.
- Песков В. Н., Бровко А. Ю. Изменчивость меристических признаков фolidоза и морфологическая дифференциация *Lacerta agilis* (Lacertidae, Sauria, Reptilia) на территории Украины // Матеріали Першої конф. Укр. герпетолог. тов-ва. — К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2005. — С. 128–134.
- Песков В. М., Бровко А. Ю. Корелятивна мінливість меристичних ознак фolidозу та внутрішньопопуляційна диференціація прудкої ящірки (*Lacerta agilis* L., 1758) // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. — 2007. — С. 105–112.
- Песков В. Н., Свириденко Е. Ю., Малюк А. Ю., Котенко Т. И. Половой диморфизм и определение пола по меристическим признакам фolidоза у прыткой ящерицы // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. — 2010. — Вип. 27. — С. 140–144.
- Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Под ред. А. В. Яблокова. — М. : Наука, 1976 — 376 с.
- Ройтберг Е. С. О некоторых проявлениях изменчивости фolidоза ящериц рода *Lacerta*. К вопросу о роли механизмов морфогенеза в эволюции // Вопросы герпетологии : Седьмая всесоюз. герпетол. конф. : Автореф. докл. — Киев : Наук. думка, 1989. — С. 212–213.
- Ройтберг Е. С., Ростова Н. С. Корреляции между меристическими признаками чешуйчатого покрова у настоящих ящериц в индивидуальной и географической изменчивости // Вопросы герпетологии : Материалы Первого съезда герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. — Пущино ; Москва : Изд-во МГУ, 2001. — С. 249–251.
- Свириденко Е. Ю., Кукушкин О. В. К морфологической характеристике прыткой ящерицы (*Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927) юго-западной части Крымского нагорья // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны : Материалы Юбилейн. науч.-практ. конф. — Курск : Изд-во Центрально-Черноземного заповедника, 2005. — С. 348–352.
- Сухов Г. Ф. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1948. — 7, вып. 3. — С. 101–117.
- Тарашук В. I. Земноводні та плазуни. — К. : Вид-во АН УРСР, 1959 — 245 с. — (Фауна України ; Т. 7).
- Шербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. — Киев : Наук. думка, 1966. — 268 с.
- Шербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Наук. думка, 1980. — 266 с.
- Arribas O. J. Morphology and taxonomic revalidation of *Lacerta agilis garzoni* Palacios and Castroviejo, 1975 // Mediterranean basin lacertid lizards: a biological approach / Eds L. Vicente, E. G. Grespo. — Lisboa : ICN, 2001. — P. 39–49.
- Bischoff W. *Lacerta agilis* Linnaeus 1758 — Zauneidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 2/1. Echsen 2 (*Lacerta*). — Wiesbaden : Aula, 1984. — P. 23–68.
- Fuhn I. E., Vancea St. Die innerartliche Gliederung der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) in Rumdnien (Reptilia, Lacertidae) // Senckenb. biol. — 1964. — 45, N 3/5. — S. 469–489.
- Kalyabina-Hauf S. A., Milto K. D., Ananjeva N. B. et al. Reevaluation of the status of *Lacerta agilis tauridica* Suchov, 1926 // Russian J. Herpetology. — 2004. — 11, N 1. — P. 65–72.
- Тытов О. А., Песков В. Н., Бровко А. У. Taxonomical analysis of morphological variety of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in Ukraine // Herpetologia Petropolitana. — 2005. — P. 100–101.
- Zinenko O. I., Drabkin P. L., Rudyk O. M. Contact zone between two subspecies of the sand lizard: *Lacerta agilis exigua* Eichw., 1831 and *Lacerta agilis chersonensis* Andr., 1832 in three regions of the Left-Bank Ukraine // Herpetologia Petropolitana. — 2005. — P. 109–112.