

На правах рукописи



Галицын Дмитрий Игоревич

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

03.02.08 – Экология (биология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2020

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина».

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Вершинин Владимир Леонидович

Официальные оппоненты:

Лада Георгий Аркадьевич, доктор биологических наук, доцент, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина», кафедра биологии и биотехнологии, профессор

Романова Елена Борисовна, доктор биологических наук, доцент, федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского», кафедра экологии, профессор

Куранова Валентина Николаевна, кандидат биологических наук, доцент, федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», кафедра зоологии позвоночных и экологии, доцент

Защита состоится 09 декабря 2020 г. в 12 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета «НИ ТГУ.03.02», созданного на базе Института биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства (Биологический институт) федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (корпус НИИ ББ ТГУ, к. 69).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на официальном сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru.

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ: <https://dissertations.tsu.ru/PublicApplications/Details/6dbc7b2c-beb2-4165-a131-1e6192b85b88>

Автореферат разослан «____» ноября 2020 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Франк Юлия Александровна

Общая характеристика работы

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

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

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

Степень разработанности темы исследования. Прыткая ящерица исторически является объектом внимания многих исследователей зоологического и экологического профиля. Наиболее изучены популяции *L. agilis* в Западной Европе, Европейской части России и бывшего СССР [Прыткая ящерица..., 1976; Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в]. Накоплен большой материал, отражающий роль вида в коренных биоценозах лесостепной и степной зоны. Несмотря на большой объем изысканий, связанных с *L. agilis*, сведения о биотопическом

распределении и эколого-морфологических особенностях северных популяций на Урале носят фрагментарный характер. Практически отсутствуют данные о популяционной структуре и размножении вида в контексте специфики Уральской горной страны и расселения *L. agilis* на север с формированием локальных популяций. Также требует внимания вопрос длительного существования данных внутривидовых групп. Несмотря на то, что прыткая ящерица изучена едва ли не лучше других рептилий, специальных исследований этого вида на макросклонах Среднего Урала ранее не проводилось.

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

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

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

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

Теоретическая и практическая значимость исследования. Полученные результаты уточняют характер распределения, дополняют и расширяют спектр данных о популяционной структуре, а также экологических особенностях и биоценотической роли северных популяций *L. agilis* в условиях сочетания природных и антропогенных факторов. В условиях роста доли техногенных модификаций актуальными становятся исследования процессов синурбизации и

возможных механизмов саморегуляции локальных популяций в местных условиях. Предложены методы управления периферическими популяциями прыткой ящерицы для снижения риска их исчезновения и повышения устойчивости. Результаты могут служить основой для организации природоохранных мероприятий в отношении *L. agilis* в регионе.

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

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

Положения, выносимые на защиту:

1. Существование северных периферических популяций *L. agilis* на Урале зависит от наличия небольших территорий лесостепного характера с сочетанием ландшафтно-географических условий и фитоценозов, слагающих комплекс параметров нанорельефа и микроклимата, подходящих для обитания этого яйцекладущего вида рептилий.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Основное содержание работы

1 Прыткая ящерица как широкоареальный политипический вид (обзор литературы)

В данной главе описан видовой ареал [Fuhn, Vancea, 1961; Ананьева и др., 1997; Blanke, Podlousky, 2000], спектр местообитаний [Corbett, 1969; Тертышников, 1972; Воронов, Демидов, 1973], специфика факторов среды в разных частях ареала, способность вида к расселению [Ануфриев, Бобрецов, 1996; Вершинин, 2007], подкрепленная концепцией филогеографии [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004], и представления о внутривидовых группах [Сухов, 1926; Даревский и др., 1976; Bishoff, 1984; Хабибуллин, 2011].

2 Краткая характеристика района исследований

Исследования проведены в западных и восточных предгорьях Урала на юге Свердловской области (рисунок 1).

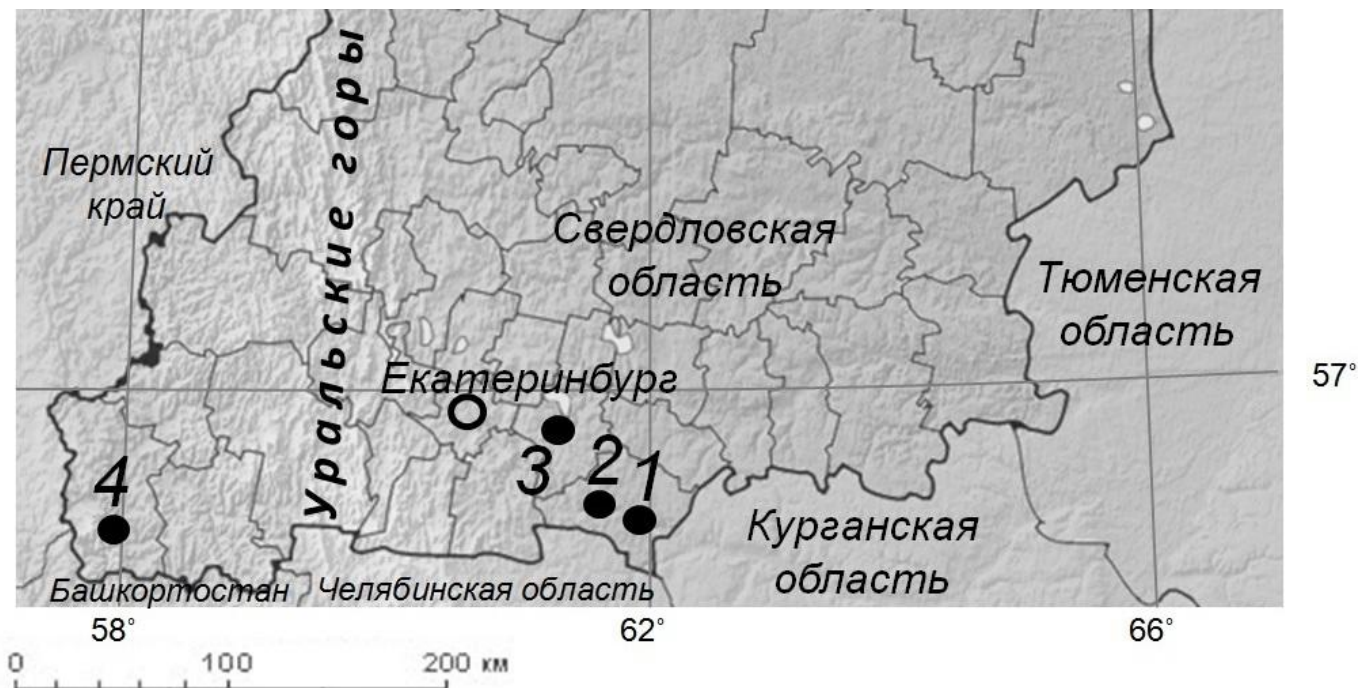


Рисунок 1 – Картограмма юга Свердловской области с указанием локалитетов (приведены далее с указанием площадей)

1. Участок поймы реки Исеть в черте г. Каменска-Уральского (9,2 га);
2. Участок вблизи железнодорожной линии в окрестностях станции Кунавино в пригороде Каменска-Уральского (12,5 га);
3. Участок поймы реки Пышма в окрестностях поселка Белоярский (17,6 га);
4. Участок Красноуфимской лесостепи в окрестностях деревни Новый Бугалыш (23,1 га).

Приведены особенности рельефа [Чибилев А. А., Чибилев Ант. А., 2012] и климата [Макунина, 1974; Дьяченко, 1997]. Составлена характеристика местообитаний прыткой ящерицы с учетом природных зон, рельефа, фитоценозов и проявлений антропогенного фактора. Фитоценозы описаны автором при помощи метода пробных площадок [Миркин, Наумова, Соломещ, 2000; Краснощеков, Пахарькова, Сорокина, 2004]. Отмечено сходство ценозов в станциях при разных выражениях антропогенного фактора.

3 Объект, материал и методы исследования

Объектом исследования служат северные периферические популяции восточного подвида прыткой ящерицы *Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831 в пределах Уральской горной страны. Полевой материал собран в 2011–2014 гг. в четырех локалитетах (см. рисунок 1). В исследование включены 34 экземпляра из коллекции музея Института экологии растений и животных УрО РАН. Использовали стандартный комплекс экстерьерных признаков [Терентьев, Чернов, 1947; Банников, Даревский, Ищенко, 1977]. Измерения проведены штангенциркулем ШЦЦ-1-125 (Россия) с точностью до 0,1 мм. Учитывали стандартные меристические признаки [Прыткая ящерица..., 1976], щиткование пилеуса [Ройтберг, 1991] и прижизненную расцветку по принятым подходам [Баранов, 1973, 1982, 1984, 1988; Котенко, Свириденко, 2010]. В морфологический анализ включено 426 взрослых экземпляров. При изучении морфофизиологических особенностей рассчитывали индексы сердца, печени и общей упитанности [Шварц, Смирнов, Добринский, 1968] самцов и самок (N=168). Для определения популяционных параметров применяли учет на линейных трансектах по стандартным методикам [Баранов, Яблоков, 1976; Шляхтин, Голикова, 1986; Даревский, 1987; Щербак, 1989]. Отмечено 498 особей, включая 318 взрослых, 112 неполовозрелых и 68 сеголетков. Суммарная протяженность маршрутных линий составила 332,8 км. Для оценки величины популяции и перемещений индивидуумов применяли метод мечения и повторного отлова [Замалетдинов, Хайрутдинов, 2006] и модифицированную формулу Линкольна-Петерсена:
$$N = \frac{M(n+1)}{m+1}$$
, где M – число первично меченых животных, n – число животных в повторной выборке, m – число первично меченых животных в повторной выборке [Bailey, 1951; Lincoln, 1971; Коли, 1979]. Для отображения территориального распределения применяли основу приложений Google Maps и Google Earth. Выделяли размерные классы [Hazen, 1913; Harding, 1949], определяли степень их разнообразия в популяциях [Коли, 1979]. Использовали показатель увеличения длины тела [Мина, Клевезаль, 1976] для сравнения темпов роста разных возрастных групп. Ритмы активности отслеживали по хронологическим

наблюдениям. Измеряли температуру тела, приземного воздуха и подстилочной войлочной горизонты почвы термометром Hanna Checktemp 1 (Германия) с ценой деления 0,1°C. Отмечали формы термозависимого поведения. В анализ включено 340 животных разных возрастных групп. При изучении трофической составляющей экологической ниши *L. agilis* извлекали содержимое желудков методом промывания [Legler, 1977; Legler, Sullivan, 1979]; применяли метод разбора экскрементов [Целлариус, 1977]. В анализ включены 292 взрослые особи. Таксономическую принадлежность объектов устанавливали при помощи дихотомических ключей [Определитель насекомых..., 1965; Плавильщиков, 1994; Малоземов, Малоземова, 2005]. Сведения о хищниках основаны на отмеченных находках животных, в питании которых присутствует *L. agilis*, и на литературных данных [Параскив, 1956; Гаранин, 1976; Щербак, 1974]. Отмечали долю рептилий с автотомированными и восстановленными хвостами для косвенной оценки пресса хищников [Тертышников, 1976; Тертышников, 1993]. При описании особенностей репродукции учитывали размеры тела и долю взрослых самок, число и размеры яиц в яйцеводах, размер и повреждения кладок. Сняты промеры больших и малых диаметров яиц в яйцеводах 60 самок, найдено 228 кладок. Общий объем материала, включенного в диссертационное исследование, составляет 532 экземпляра *L. agilis*. Перекрытие морфологических параметров и спектров питания оценено по модифицированному индексу Мориситы [Hurlbert, 1978; Песенко, 1982]. Для оценки дистанционности популяций проведен кластерный анализ с учетом Евклидова расстояния. Статистическая обработка результатов выполнена при помощи пакетов MS Excel и Statistica 8.0. Сравнение параметров проведено с помощью дисперсионного анализа, критерия χ^2 и теста Краскела-Уоллиса. Средние значения (M) и их стандартные ошибки (m) представлены в таблицах и на рисунках.

4 Онтогенетические и популяционные характеристики прыткой ящерицы

4.1 Морфологические параметры

Анализ морфометрических показателей *L. agilis* выделяет достоверные различия ($F = 27,41$; $p < 0,001$) животных западных и восточных предгорий. Рептилии восточных предгорий крупнее западных. В западных предгорьях обитают более длиннохвостые представители, в то время как в городской популяции и окрестностях ст. Кунавино отмечали короткохвостых животных. Взрослые самки крупнее самцов ($F = 30,24$; $p < 0,001$). Оценка дистанционности уральских популяций по морфометрии (рисунок 2А) выявляет наибольшую дистанционность в крайних локалитетах (1 и 4; см. рисунок 1). Сравнение

этих параметров с данными для других частей ареала указывает на близость популяций юга Свердловской области и юга Западной Сибири (рисунок 2Б).

Проявления признаков фолидоза в уральских популяциях *L. agilis* довольно разнообразны. Число чешуй вокруг середины тела типично для *L. a. exigua* (36–44), достоверных межпопуляционных различий не отмечено, у большинства самцов больше, чем у самок ($F(3,674) = 36,09$; $p = 0,0004$). Число поперечных рядов брюшных щитков увеличивается от западных предгорий к восточным ($F(2,842) = 20,36$; $p = 0,0001$); у самок больше, чем у самцов ($F(2,383) = 16,31$; $p = 0,001$). Число бедренных пор уменьшается с запада на восток ($F(2,235) = 20,36$; $p = 0,0001$), что может быть связано с гидротермическими различиями западного и восточного макросклонов. Чаще встречается заднено-сочная формула 2/2 (до 84,3%), типичная для восточного подвида [Bishoff, 1984].

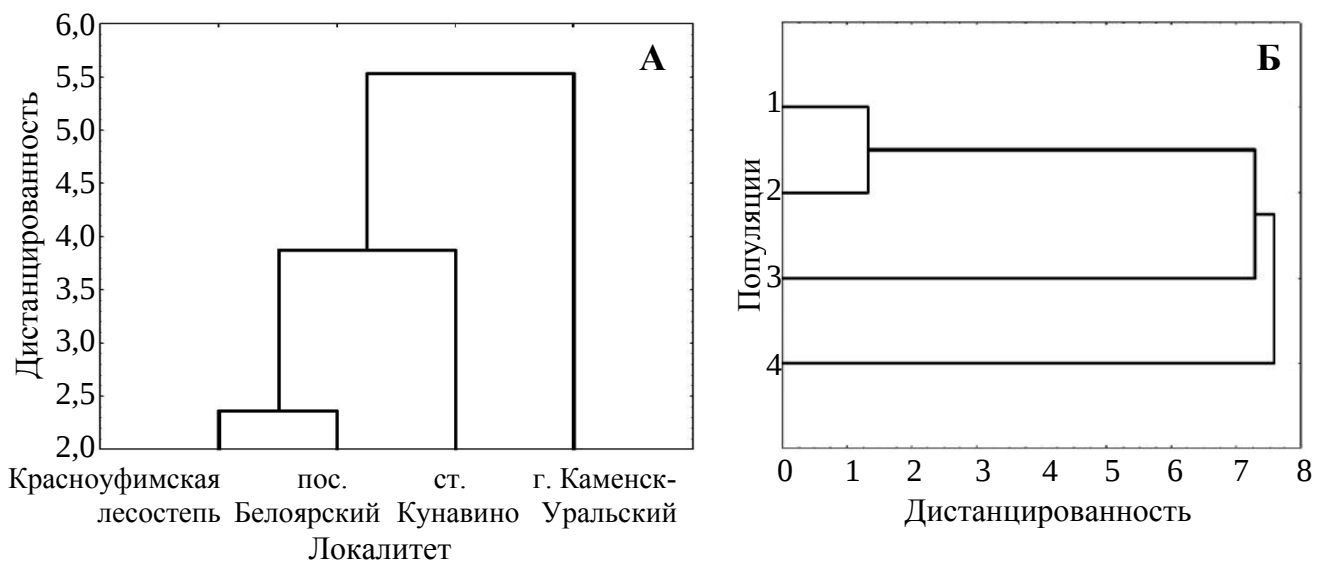


Рисунок 2 – Дистанцированность популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* по комплексу морфометрических признаков. А – юг Свердловской области, Б – разные части ареала: 1 – юг Свердловской области (данные автора); 2 – юг Западной Сибири [Симонов, 2008], 3 – Восточный Казахстан [Бердибаева, 1989; Khromov, Korneichuk, 1998], 4 – Нижнее Поволжье [Завьялов, Табачишин, Шляхтин, 2000]

Анализ щиткования пилеуса позволил провести диагностику вариантов в соответствии с приведенной на рисунке 3 схемой. Результаты сравнения спектров по модифицированному индексу Мориситы указывают на наибольшее их сходство у животных в городской популяции и в окрестностях ст. Кунавино (0,79). Наименьшее сходство между городской и западной популяциями (0,42). Помимо спектра вариантов, указанных на рисунке 3, отмечены вариации, от-

личные от других (рисунок 4). Они встречались единично, за исключением слияния *frontale* и правого *frontoparietale* (трижды); отмечены в городской (5 ♂) и западной (2 ♀) популяциях. Сравнение спектров с учетом этих вариантов дает основание говорить о дистанцированности городской популяции от других. Для северных уральских популяций *L. agilis* характерно преобладание олигомерирующих вариантов фолидоза (69,3%) над полимеризующими (30,7%).

Анализ расцветки взрослых животных указывает на выраженный половой диморфизм, достоверных межпопуляционных различий не выявлено.

Таким образом, морфологическая характеристика уральских популяций *L. agilis* проявляет широкий спектр проявлений одних параметров (фолидоз) и более узкий для других (расцветка), что можно рассматривать как пример неоднозначности проявления морфооблика внутривидовых групп.

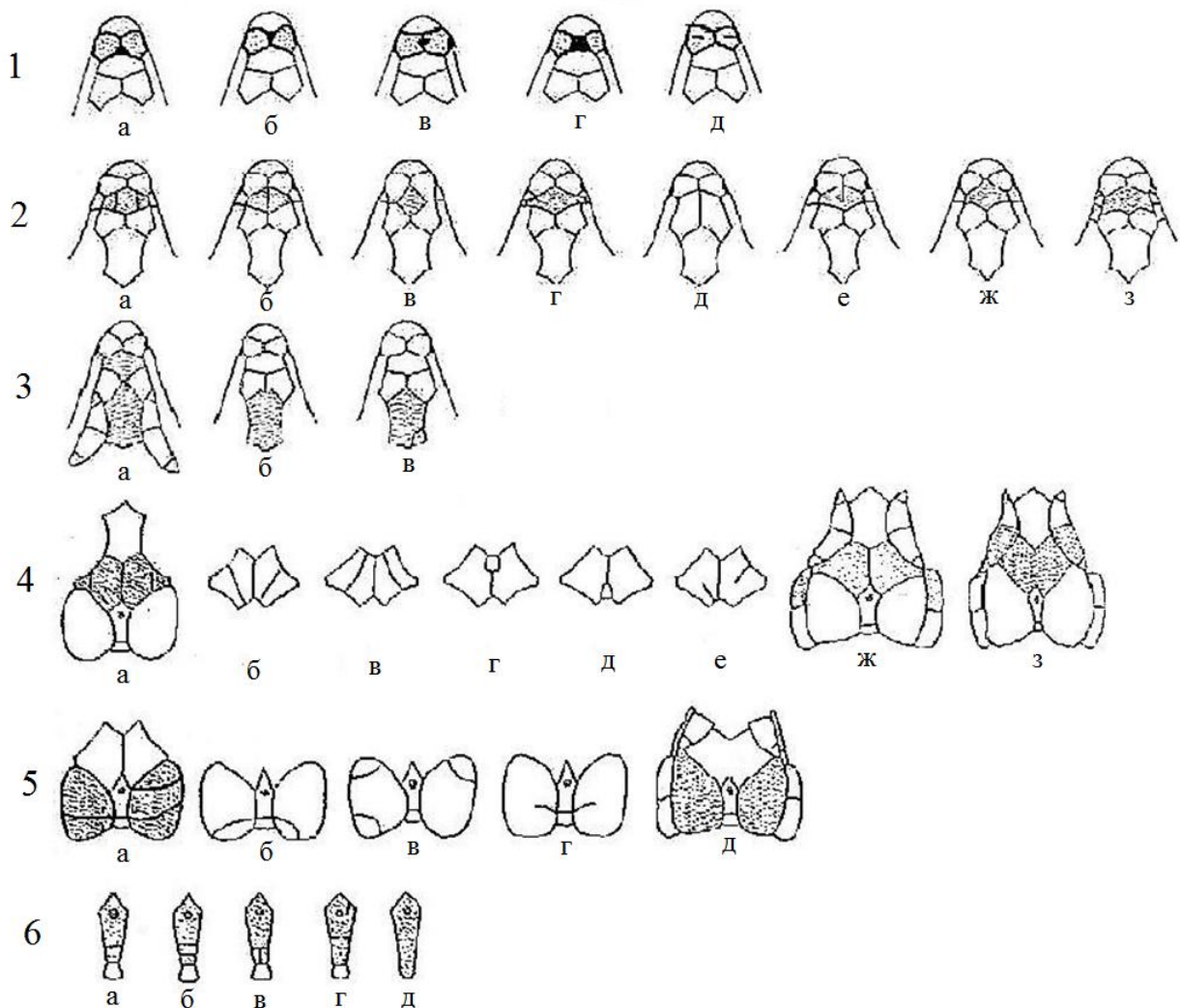


Рисунок 3 – Варианты щиткования пилеуса прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в западных и восточных предгорьях Среднего Урала с выделением щитков: 1 – *internasale*, 2 – *praefrontale*, 3 – *frontale*, 4 – *frontoparietale*, 5 – *parietale*, 6 – *interparietale* и *occipitale* [по: Ройтберг, 1991, с изменениями]

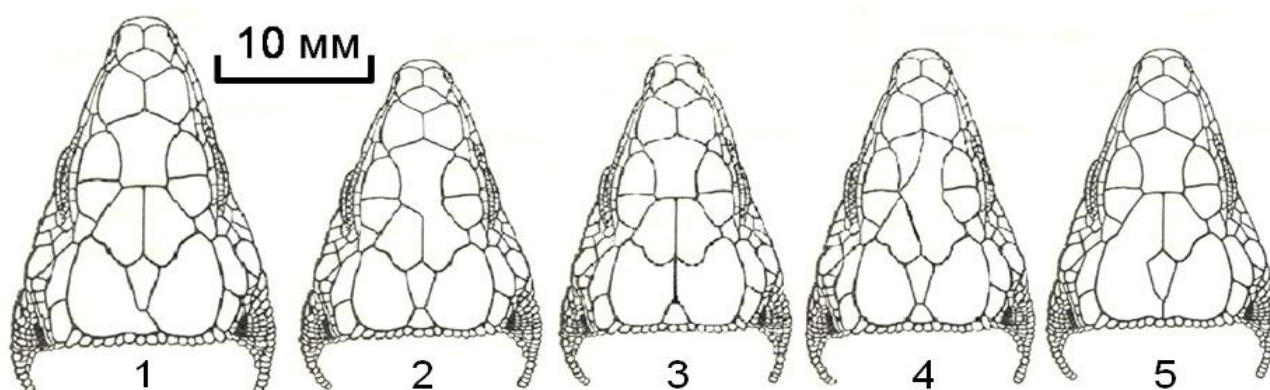


Рисунок 4 – Единичные формы фолидоза прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на западном и восточном макросклоне Среднего Урала:

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

4.2 Морфофизиологические особенности

Проанализированы морфофизиологические индексы сердца, печени и общей упитанности (таблица 1), позволяющие сравнивать физиологическое состояние рептилий.

Таблица 1 – Индексы сердца, печени и упитанности самцов и самок прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в восточных и западных предгорьях Среднего Урала

Локалитет	Индекс сердца, ‰*		Индекс печени, ‰*		Индекс упитанности*		N
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	
г. Каменск-Уральский	5,78	4,79	24,90	31,02	8,09	10,14	42
	0,21	0,10	1,29	3,54	0,40	1,02	
Окрестности станции Кунавино	3,98	3,62	45,90	47,56	13,19	14,75	42
	0,24	0,05	1,50	4,06	0,29	0,98	
Окрестности поселка Белоярский	4,41	4,35	51,91	48,06	12,16	14,63	42
	0,19	0,12	1,10	4,99	0,31	1,34	
Окрестности деревни Новый Бугалыш	2,98	2,86	57,34	59,01	14,85	15,39	42
	0,11	0,09	2,06	6,01	0,51	1,01	
Примечание. * – Числитель – среднее, знаменатель – стандартная ошибка							

Для *L. agilis* западной популяции характерно наименьшее значение индекса сердца, в городской популяции – наибольшее. Для индекса печени наблюдается противоположная тенденция. Индекс упитанности у представителей городской популяции наименьший, несмотря на более крупные размеры. Меньшие значения индекса сердца часто соответствуют условиям, близким к

оптимуму. При действии антропогенного стресса масса сердца растет [Шварц, 1980, Мисюра, 1989], что, вероятно, обусловлено компенсаторной гипертрофией миокарда. Интенсивность метаболизма также может увеличиваться, вторично вызывая увеличение массы органа. Масса печени зависит от накопления и расходования гликогена и жиров [Аврамова, 1978]. При длительном действии стрессоров идет более интенсивный их расход, который означает потерю массы органа. Индекс упитанности отражает скорость метаболизма [Шварц, Смирнов, Добринский, 1968; Мисюра, 1989]. Для представителей городской популяции характерна более высокая его интенсивность. С точки зрения адаптивных возможностей организма, интерес представляют реакции, связанные со способностью повышать скорость обмена веществ в соответствии с механизмами поддержания энергетического баланса.

4.3 Численность, биомасса и плотность популяций

Наибольшая численность характерна для популяции западных предгорий (таблица 2), где присутствует типичный лесостепной ландшафт. Сходный размер характерен для городской популяции при гораздо меньшей площади. В других локалитетах численность значимо ниже, что может быть связано с меньшей площадью подходящих станций.

Таблица 2 – Численность, плотность популяций и биомасса прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в восточных и западных предгорьях Среднего Урала

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

Городская популяция отличается наибольшей плотностью. Остепненные склоны поймы р. Исеть обеспечивают подходящую основу местообитания, включая открытые участки в сочетании с кустарниковыми зарослями, исполь-

зубыми для убежищ и добывания пищи. Фрагментация ландшафта в черте города, вероятно, играет определяющую роль в формировании поселения высокой плотности. Также городская популяция преобладает по удельной биомассе: ее значение сопоставимо с таковым для частей ареала, где *L. agilis* – типичный пример массового вида [Гаранин, 1977], что может свидетельствовать о важности вида в сообществе.

Совокупность уральских периферических группировок *L. agilis* можно рассматривать как неравновесную метапопуляционную систему, в составе которой популяции разной величины изолированы друг от друга. Данная система проявляет ряд особенностей, характерных для внутривидовых групп с высоким риском вымирания [Harrison, 1994; Hanski, 1999]: пространственное разделение без выраженных градиентов, небольшие площади местообитаний, малая численность некоторых популяций.

4.4 Территориальная структура

Не меньший интерес представляют особенности распределения *L. agilis* в пределах местообитаний – результат использования жизненного пространства. Радиусы репродуктивной активности как в восточных, так и в западных предгорьях довольно малы, особенно в городской популяции. Большинство взрослых особей встречается не далее 6–15 м от места их первичного мечения в состоянии сеголетков, что указывает на малые размеры популяционных ареалов и изоляцию локальных групп. Именно из этих соображений изучаемые «локалитетные» группировки рассматриваются как популяции. Во всех локалитетах дисперсия особей превышает среднее расстояние между ними ($\sigma^2/\bar{m} > 1$); пространственное распределение носит мозаичный характер, что отмечено и для других частей ареала [Тертышников, 1976; Яблоков, Баранов, Розанов, 1981в; Завьялов, Табачишин, Шляхтин, 2000].

Интенсивный тип использования жизненного пространства проявляется в формировании индивидуальных участков, в состав которых входят охраняемые территории и «контактные зоны» [Шилов, 1977]. Площадь индивидуальных участков *L. agilis* увеличивается от восточных предгорий к западным в популяционном ряду: «городская» ($16,4 \pm 8,9 \text{ м}^2$, пределы 8,7–26,3 м^2) → «пригородная» ($20,8 \pm 9,3 \text{ м}^2$, пределы 11,2–31,5 м^2) → «белоярская» ($44,6 \pm 18,5 \text{ м}^2$, пределы 29,4–68,0 м^2) → «западная» ($90,7 \pm 28,7 \text{ м}^2$, пределы 22,4–119,6 м^2). Площади участков взрослых самцов значимо ($F(3,218) = 32,09$; $p < 0,01$) больше, чем у самок. В связи с привязанностью к индивидуальным участкам для взрослых особей характерно территориальное поведение. При высокой плотности населения участки обитания, в том числе охраняемые территории самцов, часто пе-

рекрываются, и нередко проявляется агрессия, которая может быть одним из регуляторов численности и экологической плотности [Шилов, 1984]. Охраняемая территория самца часто перекрывается с индивидуальными участками самок, по отношению к которым агрессия практически не проявляется. Сеголетки и полувзрослые особи, не проявляющие территориального поведения, чаще встречаются в «контактных зонах». Мозаичное распределение служит проявлением пространственной дифференциации, а взаимоотношения особей – функциональной интеграции. Проявление дифференциации и интеграции дает основание использовать понятие «пространственно-этологическая структура популяций» [Шилов, 1977].

4.5 Соотношение полов и размерная структура

Среди взрослых животных в западной и белоярской популяции соотношение самцов и самок близко к равным долям. В других популяциях самки встречаются чаще на 22–35% ($\chi^2 = 6,81$; $p = 0,015$). По литературным данным соотношение полов в разных популяциях должно стремиться к паритетному [Щепотьев, 1948; Прыткая ящерица..., 1976]. В то же время в северных популяциях, в техногенных и селитебных ландшафтах преобладают самки [Куранова, 1998; Гассо, 2002; Хайрутдинов, 2009]. Преобладание самок стратегически выгодно, поскольку сохраняет или увеличивает репродуктивный потенциал популяции, а снижение доли самок может со временем привести к ее вымиранию. Среди факторов, влияющих на наблюдаемое соотношение, стоит отметить высокую активность взрослых самцов, и как следствие, их возможную пониженную выживаемость в восточных предгорьях.

Размерный «срез» через популяции приведен на рисунке 5.

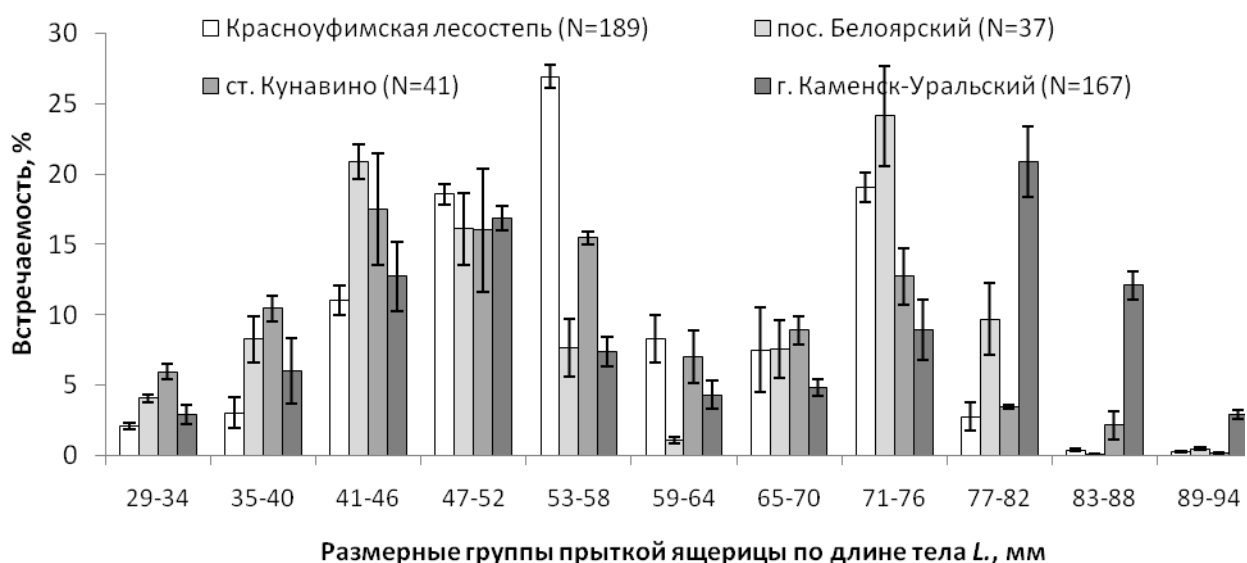


Рисунок 5 – Встречаемость размерных групп прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в популяциях западных и восточных предгорий Среднего Урала

Пики образуют молодые особи с длиной тела 41–58 мм и половозрелые – 70–88 мм. Анализ гетерогенности указывает на большее разнообразие размерных категорий в городской популяции в сравнении с другими ($F = 39,51$; $p < 0,001$). Некоторые авторы [Пианка, 1981; Солбриг О., Солбриг Д., 1982] рассматривают повышенный уровень гетерогенности как проявление стабильности популяции. Также он может служить одним из проявлений изменчивости периферических групп.

Динамика увеличения размеров тела указывает на высокую скорость роста сеголетков ($\Delta L./L.$ 69,3–77,2%). Большинство половозрелых особей в городской популяции имеют более крупные размеры в сравнении с другими популяциями, что означает более позднее наступление половой зрелости.

5 Ритмы активности и трофическая ниша прыткой ящерицы в уральских популяциях

5.1 Суточная и сезонная активность

Описаны ритмы суточной активности *L. agilis* на фоне динамики температурного фактора. Установлены различия ректальной температуры и температуры среды. Коэффициент корреляции Пирсона указывает на их достоверную связь ($r = 0,69–0,82$; $p < 0,01$). Динамика суточной активности *L. agilis* в изучаемых популяциях имеет двухпиковый характер (рисунок 6).

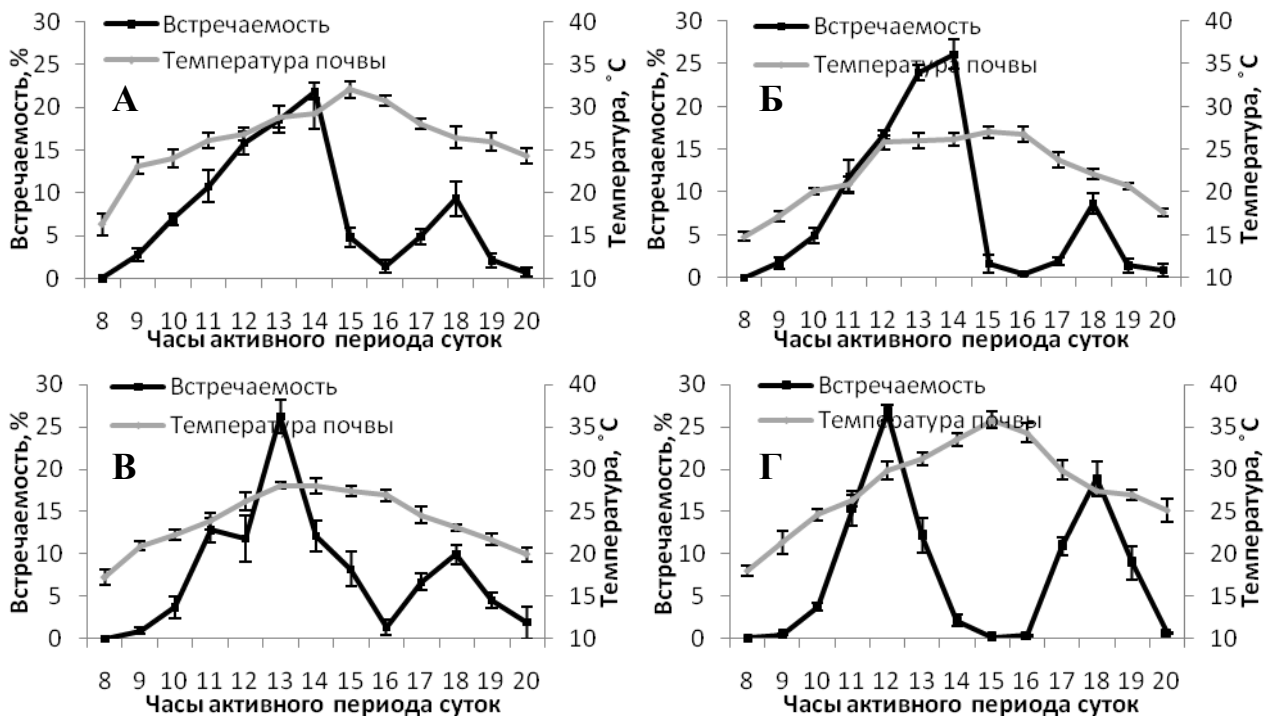


Рисунок 6 – Суточная активность прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на фоне динамики температуры подстильно-войлочного горизонта почвы.

А – г. Каменск-Уральский, Б – окрестности станции Кунавино,
В – окрестности поселка Белоярский, Г – окрестности деревни Новый Бугалыш

Отмечены формы термостабилизирующего и термонеutralного поведения. Сезонная ритмика подтверждает тенденцию для других частей ареала [Прыткая ящерица..., 1976; Завьялов, Табачишин, Шляхтин, 2000]. Активный период в восточных предгорьях меньше, чем в западных (117 и 136 дней соответственно), что может быть связано с возрастанием континентальности климата с запада на восток.

5.2 Спектр питания

В трофической составляющей экологической ниши *L. agilis* среди беспозвоночных отмечены артроподы, аннелиды и моллюски. Из артропод (91,8 и 90,6% в западных и восточных предгорьях соответственно) отмечены представители 27 семейств 9 отрядов насекомых, 1 отряда многоножек и 2 отрядов паукообразных. Среди насекомых преобладают жесткокрылые и прямокрылые. Заметную роль в питании играют лацертиды, в том числе представители своего вида (особенно в городской популяции – 9,4%). В западных предгорьях «ядро» диеты составляют бегающие и прыгающие формы (57,6%); в восточных – прыгающие и летающие формы (61,8%). Как в западных, так и в восточных предгорьях в диете преобладают обитатели филлобия и герпетобия (до 81,9%); по трофическому уровню доминируют фитофаги (до 53,4%) и зоофаги (до 50,6%). В диете взрослых рептилий западного и восточного макросклона чаще встречаются животные размером 13–17 и 24–28 мм соответственно. Перекрывание спектров питания в западных и восточных предгорьях составляет 79,9%. Наибольшая масса суточной диеты – во второй половине июня на западном склоне (2,43 г) и в конце июня – начале июля на восточном (2,91 г). Часто совокупность средовых параметров в это время благоприятна для наиболее полного извлечения энергии. В диете самцов и самок не обнаружено различий по массе, однако, трофическая составляющая для самцов (особенно в западных предгорьях) более разнообразна. Степень активности самцов выше, чем самок; самцы более склонны нападать на крупную добычу.

5.3 Хищники

Отмечено 17 видов хищников – рептилий, птиц и млекопитающих. Наиболее разнообразны птицы (10 видов). Среди рептилий – обыкновенный уж, обыкновенная гадюка и крупные представители своего вида. Среди млекопитающих чаще встречаются собаки и кошки. Важную роль играет деятельность человека. Косвенным индикатором пресса хищников может быть показатель травматизма [Тертышников, 1993]: в городской популяции ($26,1 \pm 6,2\%$) выше, чем в других ($F(2,513) = 48,17$; $p < 0,00001$). Также высокий процент травматизма может быть связан с регуляцией плотности [Bateman, Fleming, 2009].

6 Репродуктивные особенности и перспективы охраны периферических популяций прыткой ящерицы

6.1 Особенности репродукции

В результате изучения репродуктивных показателей самок *L. agilis* (таблица 3) установлена отрицательная корреляция ($r = -0,432$, $p < 0,01$) объема яйца и плодовитости. Объем яйца в западной популяции меньше, чем в городской ($F = 28,75$, $p < 0,001$); по плодовитости тенденция противоположна.

Таблица 3 – Репродуктивные показатели самок прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в уральских популяциях

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

Самки в восточных предгорьях крупнее, чем в западных ($F = 98,43$, $p < 0,001$). В восточных предгорьях отмечена положительная корреляция размеров самки и объема яйца ($r = 0,67$; $F = 13,35$, $p = 0,001$), в западной популяции такой связи не выявлено. Вероятно, более крупные размеры самок в восточных предгорьях обусловлены замедлением их полового созревания, ингибиторами которого могут выступать как более пессимальные условия, так и регуляция плотности. Поскольку размеры сеголетков обычно хорошо соответствуют размерам яиц [Roitberg et al., 2015], выживаемость в восточных предгорьях должна обеспечиваться также за счет крупных сеголетков. Наблюдается асимметрия яйцеводов: у большинства самок (до 68,2%) в правом яйцеводе яиц больше (до 9), чем в левом (до 5). Плотность кладок в городской популяции выше, чем в других ($F = 36,19$, $p < 0,001$), что связано с плотностью популяции.

Поврежденные кладки составляют $37,5 \pm 17,8\%$ на восточном склоне и $27,6 \pm 13,8\%$ на западном.

Согласно принципу «адаптивной игры в орлянку», вариант с большей плодовитостью реализуется в западной популяции; вариант с большим объемом яйца – в городской популяции восточного макросклона. Подобная пластичность может быть проявлением адаптаций при сохранении высокой вероятности успешного воспроизводства.

6.2 Перспективы длительного существования и охраны

Анализ лимитирующих факторов позволяет выделить ключевые моменты, определяющие судьбу северных уральских популяций *L. agilis*. Подходящие станции встречаются фрагментарно и популяции в значительной степени изолированы, поэтому для прогноза их существования можно применить теорию равновесия [MacArthur, Wilson, 1967]. Степень изоляции станции будет определять интенсивность иммиграции, а площадь – величину популяции и интенсивность вымирания. В пригородной и белоярской популяции интенсивность вымирания, вероятно, будет преобладать над иммиграцией, что повышает риск их исчезновения. Численность и плотность городской популяции существенно выше, поэтому ее существование главным образом должны регулировать факторы, зависящие от плотности. Западная популяция имеет наибольшую численность и занимаемую площадь, поэтому она должна быть более устойчива. Городская и западная популяции служат примерами относительно крупных периферических группировок в связи с расселением. Поскольку наличие *L. agilis* связано с открытыми участками, скальными выходами и кустарниковыми зарослями, присутствие этого вида является косвенным свидетельством смены сообществ в станциях. Так как рептилии довольно легко наблюдаемы, *L. agilis* можно считать индикатором для территорий с высоким уровнем биоразнообразия. Вид не включен в Красную книгу Свердловской области, в то время как сохранение популяций на региональном уровне представляется целесообразным. На уровне городской, пригородной и белоярской популяций целесообразно включить *L. agilis* в Красную книгу Свердловской области в статусе III категории. Две последние популяции могут соответствовать II категории. Меры охраны должны сочетаться с практическими методами контроля уязвимых групп. Сочетание демографического и средового управления может дать возможность поддержания устойчивости метапопуляционной системы.

Заключение

В ходе настоящего исследования уточнено биотопическое распределение прыткой ящерицы на северной периферии ареала в пределах Уральской горной стра-

ны. Прыткая ящерица населяет типичные лесостепные участки с агроландшафтами на западном макросклоне Среднего Урала и изолированные станции с открытыми прогреваемыми участками и кустарниковыми зарослями на восточном. В локалитетах присутствуют признаки хозяйственной деятельности человека. Учитывая способность вида к расселению и формированию локальных группировок, в дальнейшем на Урале могут быть найдены другие внутривидовые группы, соответствующие рангу экологических или географических популяций.

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

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

В качестве перспектив дальнейшей разработки темы можно отметить проведение филогеографического исследования прыткой ящерицы на уровне географических и экологических популяций с применением молекулярно-генетических методов и подходов. Это даст возможность проанализировать генезис локальных внутривидовых групп в контексте исторического расселения рептилий и определить главные направления этого расселения. Также следует провести более детальное изучение экологии размножения и индивидуального развития рептилий в природных и модельных условиях с целью апробации методов управления и контроля популяций.

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

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

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

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

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

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

6. Значения индекса сердца увеличиваются от западных предгорий к восточным в популяционном ряду: «западная» → «белоярская» → «пригородная» → «городская», в то время как для индексов печени и упитанности характерна противоположная тенденция, что может служить примером морфофизиологических изменений в более пессимальных условиях восточного макросклона.

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

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

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

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

1. **Галицын Д. И.** Специфика ряда морфологических параметров популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) на Среднем Урале / Д. И. Галицын, В. Л. Вершинин // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2014. – № 6 (167). – С. 50–55. – 0,33 / 0,17 а.л.

2. **Галицын Д. И.** Экология питания прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) в популяциях Среднего Урала / Д. И. Галицын // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. – Т. 16, № 5 (1). – С. 413–417. – 0,42 а.л.

3. **Галицын Д. И.** Репродуктивные особенности самок прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) Уральской горной страны на северном пределе распространения вида [Электронный ресурс] / Д. И. Галицын, В. Л. Вершинин // Принципы экологии. – 2018. – № 2 (27). – С. 19–28. – URL: <http://ecopri.ru/journal/article.php?id=6102> (дата обращения: 23.10.2020). – DOI: 10.15393/j1.art.2018.6102. – 0,83 / 0,42 а.л.

Web of Science Zoological Record:

Galitsyn D. I. Reproductive characteristics of sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) females in northern limit of species distribution in the Ural mountains / D. I. Galitsyn, V. L. Vershinin // Principy Ekologii. – 2018. – Vol. 7, № 2. – P. 19–28.

Публикации в прочих научных изданиях:

4. **Галицын Д. И.** Пространственное распределение и морфология прыткой ящерицы Среднего Урала (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) / Д. И. Галицын // Антропогенная трансформация природной среды. Научные чтения памяти Н.Ф. Реймерса и Ф.Р. Штильмарка : материалы международной школы-семинара молодых ученых. Пермь, 12–14 декабря 2012 г. – Пермь, 2012. – С. 100–104. – 0,27 а.л.

5. **Галицын Д. И.** Хорологическое распределение прыткой ящерицы трансформированных территорий (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) / Д. И. Галицын // Решение экологических проблем промышленного региона : тезисы докладов всероссийской научно-технической конференции. Тула, 25 декабря 2012 г. – Тула, 2012. – С. 44–46. – 0,21 а.л.

6. Галицын Д. И. Территориальность и характер поселения прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) на трансформированных территориях Среднего Урала / Д. И. Галицын // Известия Уфимского научного центра Российской академии наук. – 2013. – № 3. – С. 7–10. – 0,22 а.л.

7. Галицын Д. И. О спектре питания и пространственном распределении прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) на трансформированных территориях Среднего Урала / Д. И. Галицын // Современные проблемы контроля качества природных и техногенных сред : материалы VI Международной заочной научно-практической конференции. Тамбов, 14 октября 2013 г. – Тамбов, 2013. – С. 14–19. – 0,28 а.л.

8. Галицын Д. И. К изучению трофической ниши прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) на Среднем Урале / Д. И. Галицын // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии : материалы Международной научной конференции, посвященной 135-летию Томского государственного университета, 125-летию кафедры зоологии позвоночных и экологии и Зоологического музея и 20-летию научно-исследовательской лаборатории биоиндикации и экологического мониторинга ТГУ. Томск, 14–18 октября 2013 г. – Томск, 2013. – С. 31. – 0,09 а.л.

9. Галицын Д. И. Девиации в фолидозе уральских популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) / Д. И. Галицын // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы международной школы-конференции. Екатеринбург, 23–26 сентября 2013 г. – Екатеринбург, 2014. – С. 52–58. – 0,25 а.л.

10. Галицын Д. И. Плодовитость и выживаемость прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) в фрагментированных ландшафтах Среднего Урала / Д. И. Галицын // Актуальные проблемы экологии : материалы X международной научно-практической конференции : в 2 ч. Гродно, 01–03 октября 2014 г. – Гродно, 2014. – Ч. 1. – С. 76–77. – 0,19 а.л.

11. Галицын Д. И. Некоторые аспекты термобиологии прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) Среднего Урала / Д. И. Галицын // Modern European Science – 2014 : Materials of the X International scientific and practical conference. Sheffield, June 30 – July 07, 2014. – Sheffield, 2014. – Vol. 12 : Biological sciences. – С. 29–31. – 0,19 а.л.

12. Галицын Д. И. К репродуктивной биологии прыткой ящерицы Среднего Урала / Д. И. Галицын // Симбиоз-Россия 2014 : материалы VII Всероссийского конгресса молодых биологов. Екатеринбург, 06–11 октября 2014 г. – Екатеринбург, 2014. – С. 196–198. – 0,18 а.л.

Издание подготовлено в авторской редакции.
Отпечатано на участке цифровой печати
Издательского Дома Томского государственного университета
Заказ № 7203 от «30» октября 2020 г. Тираж 100 экз.
г. Томск Московский тр.8, тел. 53-15-28