

Оригинальная статья / Original article  
УДК 574.3:575.23  
DOI: 10.18470/1992-1098-2021-3-47-58

## Генетические и фенотипические характеристики в оценках популяционной дифференциации прыткой ящерицы

Иван Г. Блохин, Валерий И. Глазко

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева», Москва, Россия

### Контактное лицо

Иван Г. Блохин, магистр, кафедра зоологии, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»; 127550 Россия, г. Москва, Тимирязевская улица, 44.  
Тел. +79779756570  
Email [blokhin.ivan96@gmail.com](mailto:blokhin.ivan96@gmail.com)  
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0548-6201>

### Формат цитирования

Блохин И.Г., Глазко В.И. Генетические и фенотипические характеристики в оценках популяционной дифференциации прыткой ящерицы // Юг России: экология, развитие. 2021. Т.16, N 3. С. 47-58. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-3-47-58

Получена 23 сентября 2020 г.  
Прошла рецензирование 14 января 2021 г.  
Принята 26 апреля 2021 г.

### Резюме

**Цель.** Сравнение двух методов оценки полиморфизма популяций восточной прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua*) – генетического и морфологического в двух экологически отличающихся локалитетах.

**Материал и методы.** Для этого использовали метод полилокусного генотипирования участков геномной ДНК, фланкированных инвертированными повторами микросателлитов и фрагментов длинных концевых повторов эндогенных ретровирусов, а также оценки ряда фенотипических характеристик. Материалом послужили ящерицы, отловленные в двух локалитетах – в Новониколаевском районе Волгоградской области и в окрестностях горы Стрижамент Ставропольского края, всего 55 взрослых особей.

**Результаты.** Из двух способов оценки состояния популяционно-генетической структуры прыткой ящерицы наиболее информативным для выявления межпопуляционных и половых отличий оказался сравнительный анализ спектров, полученных с использованием микросателлитных последовательностей и участков эндогенных ретровирусов. Этот метод позволил выявить наиболее полиморфные ДНК маркеры, позволяющие получать наиболее информативные по количеству локусов и полиморфизму спектры, необходимые для описания генетических структур и их динамики у восточной прыткой ящерицы с высоким разрешением.

**Заключение.** Выполненные исследования позволили выявить наиболее информативные показатели для описания популяционных структур и их динамики у восточной прыткой ящерицы. Впервые получены данные, свидетельствующие о том, что наибольший вклад в межпопуляционную дифференциацию в разных локалитетах отлова вносит изменчивость самцов по сравнению с самками.

### Ключевые слова

Прыткая ящерица, популяционные отличия, полилокусное генотипирование, ДНК маркеры, морфометрия, фоллидоз.

# Genetic and phenotypic characteristics in assessments of population differentiation of the eastern sand lizard (*Lacerta agilis exigua*)

Ivan G. Blokhin and Valery I. Glazko

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

## Principal contact

Ivan G. Blokhin, Master, Department of Zoology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 44 Timiryazevskaya, Moscow, Russia 127550. Tel. +79779756570

Email [blokhin.ivan96@gmail.com](mailto:blokhin.ivan96@gmail.com)

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0548-6201>

## How to cite this article

Blokhin I.G., Glazko V.I. Genetic and phenotypic characteristics in assessments of population differentiation of the eastern sand lizard (*Lacerta agilis exigua*). *South of Russia: ecology, development*. 2021, vol. 16, no. 3, pp. 47-58. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2021-3-47-58

Received 23 September 2020

Revised 14 January 2021

Accepted 26 April 2021

## Abstract

**Aim.** Comparison of two methods (genetic and morphological) for assessing the polymorphism of populations of the eastern sand lizard (*Lacerta agilis exigua*) in two ecologically different localities.

**Material and Methods.** For this, we used the method of polylocus genotyping of genomic DNA regions flanked by inverted repeats of microsatellites and fragments of long terminal repeats of endogenous retroviruses, as well as the assessment of a number of phenotypic characteristics. The material was lizards (a total of 55 adults) caught in two localities: in the Novonikolaevsky District of the Volgograd Region and in the vicinity of the Strizhament mountain, Stavropol Territory.

**Results.** Of the two methods for assessing the state of the population genetic structure of the eastern lizard, the most informative for identifying interpopulation and sex differences was a comparative analysis of the spectra obtained using microsatellite sequences and sites of endogenous retroviruses. This method made it possible to identify the most polymorphic DNA markers, which make it possible to obtain the most informative spectra in terms of the number of loci and polymorphism necessary for describing the genetic structures and their dynamics in the eastern darting lizard with high resolution.

**Conclusion.** The studies carried out allowed us to identify the most informative indicators for describing population structures and their dynamics in the eastern darting lizard. For the first time, data were obtained indicating that the greatest contribution to interpopulation differentiation in different localities of capture is made by the variability of males compared to females.

## Key Words

Sand lizard, population differences, polylocus genotyping, DNA markers, morphometry, pholidosis.

## ВВЕДЕНИЕ

Подбор объективных характеристик для оценок популяционных структур и их динамики является одной из традиционных проблем в мониторинге биоразнообразия и выявления причин его изменчивости. В этой связи важной задачей является сопоставление внутри- и межпопуляционной изменчивости по разным характеристикам, как традиционно фенотипическим, так и генотипическим. Особое значение такой подход имеет для видов, которые можно рассматривать как биоиндикаторные для выявления действия неблагоприятных экологических факторов. Несмотря на очевидный интерес к прыткой ящерице (*Lacerta agilis*) в связи с её широким ареалом и высокой плотностью популяций, делающими её удобным модельным объектом, до сих пор недостаточно исследованными остаются подвидовые, популяционно-генетические особенности её разнообразия. Наиболее подробно эти вопросы рассматривались в исследованиях Гречко В.В. и соавторов по ряду молекулярно-генетических маркеров ядерных геномов и митохондриальной ДНК [1]. В этих работах отмечается, что оценки популяционно-генетических дифференциаций существенно отличались в зависимости от используемых для генотипирования геномных элементов.

Помимо этого, прыткая ящерица является биоиндикаторным видом, с помощью которого возможно выявление антропогенного давления и загрязнений разного происхождения [2; 3].

Прыткая ящерица является важным объектом исследований еще и в связи с особенностями своей репродукции. Так, подвиды вида прыткой ящерицы могут отличаться по размерам между самцами и самками: например, для подвида *Lacerta agilis agilis* характерно преобладание по размерам самок относительно самцов, для подвида *Lacerta agilis exigua* таких отличий не обнаруживается, что может объясняться экологическими особенностями условий воспроизводства [4].

У разных таксонов половой диморфизм может проявляться не только по размерам тела, но и по другим фенотипическим характеристикам, тесно связанным с особенностями полового поведения [5], на которые могут оказывать влияния условия воспроизводства животных [6]. Оказалось, также, что у разных видов, в том числе и у ящериц, может наблюдаться половой диморфизм по чувствительности к различным неблагоприятным экзогенным факторам. Так, например, обнаружено, что уровень поврежденных ДНК в эритроцитах скальных ящериц *Darevskia raddei*, статистически достоверно выше у самок по сравнению с самцами в регионах с повышенной загрязненностью тяжелыми металлами [7], а у прытких ящериц половой диморфизм по геномной нестабильности, оцениваемый по микроядерному тесту, уменьшается от центра ареала к его краям [8].

Имеется множество методов, позволяющих оценивать изменчивость животных, как на уровне традиционных фенотипических признаков, так и по генетическим и геномным характеристикам. К одним из последних относится метод оценки полиморфизма фрагментов геномной ДНК, фланкированных инвертированными повторами микросателлитов (Inter-Simple Sequence Repeat - ISSR), с использованием

полимеразной цепной реакции (ПЦР, или PCR) [9]. ISSR-PCR маркеры позволяют получать множественные спектры продуктов амплификации различных участков геномной ДНК (ампликоны). Каждый ампликон рассматривается как отдельный локус, отсутствие фрагмента ДНК в спектре ампликонов принимается как гомозигота по рецессивному аллелю, присутствие – как доминантный фенотип. Такие спектры позволяют сравнивать полиморфизм геномов по разных участкам и оценивать своеобразие генофондов групп животных, их гетерозиготность и генетические взаимоотношения с другими группами. Составление представлений о популяционно-генетической структуре групп животных с учётом не только их оценок по фенотипическим и физиологическим показателям, но и полилокусным генотипам, а также значений генетического сходства, может способствовать объективности и точности оценок своеобразия их генофондов, наблюдений их динамики, влияния на них различных биотических и абиотических факторов окружающей среды, что может существенно увеличить эффективность работы и контроля природных популяций.

Учитывая тот факт, что большинство геномов позвоночных на половину представлено диспергированными повторами, дополнительным инструментом к полилокусному генотипированию является получение полилокусных спектров продуктов амплификации с использованием в качестве геномных «якорей» в ПЦР инвертированных повторов участков эндогенных ретровирусов (IRAP – Inter-Retrotransposon Amplified Polymorphism) [10; 11]. Такое геномное сканирование может варьировать от использования пары сотен маркеров до истинного геномного сканирования путем полного секвенирования геномов.

Традиционно популяционно – генетические особенности и филогенетические отношения внутри вида прыткая ящерица оцениваются с использованием митохондриальной ДНК и комплекса фенотипических характеристик, однако по литературным данным все фенотипические характеристики прыткой ящерицы имеют высокий уровень полиморфизма, а также межпопуляционной и клинальной изменчивости [12-14], а построение филогенетических связей на основании лишь митохондриального генома несет в себе проблему материнского типа наследования данного вида ДНК, что полностью исключает из выборки самцов. Поэтому для установления филогенетической связи на популяционном уровне удобней всего и достоверней использование ядерной ДНК, включая в выборку оба пола.

В этой связи нами выполнен сравнительный анализ популяционно-генетической дифференциации групп прыткой ящерицы Волгоградской области и Ставропольского края по высокополиморфным геномным элементам (микросателлиты, длинные концевые повторы эндогенных ретровирусов) и фенотипическим характеристикам (47 признаков).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 2018-2020 гг. на базе Центра нанобиотехнологий РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Ящериц отлавливали в двух локалитетах – в Новониколаевском районе (50°58'00" с. ш. 42°22'00" в. д.) Волгоградской области (26 самок, 15 самцов) и в окрестностях горы Стрижамент (44°48'33" с. ш. 42°02'01"

в. д.) Ставропольского края (7 самок, 7 самцов), всего 55 особей. Оба локалитета находятся в зоне умеренно-континентального климата, но экологические ниши, занимаемые изучаемым видом, имеют различия по ряду характеристик (высота над уровнем моря: Новониколаевский район – 100 метров, Ставропольская возвышенность – 600 метров. Почва Новониколаевского района представлена, в основном, чернозёмами, а Ставропольской возвышенности – лесными, бурыми и чёрными почвами с ракушечниками и песком).

Вопросы численности особей и локусов, генотипирование которых может отражать генетическую структуру популяций, остается дискуссионным. На основании экспериментальных исследований принято считать, что генотипирование случайно выбранных 30-ти представителей и 13 локусов в общем случае достаточно, чтобы выявлять межпопуляционные отличия [15]. Такой подход был обусловлен двумя задачами соответствующих исследований: отличить редкие аллельные варианты, встречающиеся с частотой не менее 1% или 5% (в зависимости от количества исследуемых особей) от всех аллелей в популяции от мутаций, встречающихся с меньшей частотой, а также нивелировать отличия между полиморфизмом разных локусов. Нередко в природных условиях количество отловленных животных может не достигать указанных значений, что может компенсироваться увеличением количества локусов, включенных в анализ [16; 17]. Зоологи и эволюционист Н. Воронцов, с учетом трудностей отлова животных в естественных условиях, полагал, что любое количество добытых животных позволяют получать представления об особенностях генетической структуры популяции в конкретном местообитании [18].

У пойманных ящериц прижизненно купировали хвосты, мышцы которых и служили источником геномной ДНК. В качестве маркеров оценивали полиморфизм фрагментов геномной ДНК, фланкированных инвертированными повторами микросателлитов (Inter Simple Sequence Repeat - ISSR-PCR маркеры), а также участками длинных концевых повторов (Long Terminal Repeat – LTR) эндогенных ретровирусов (Inter Retrotransposon Amplified Polymorphism - IRAP-PCR маркеры).

Геномную ДНК выделяли из биообразцов мышц хвоста стандартным набором ДНК Экстран II («Синтол»). Полимеразная цепная реакция (PCR) проводилась на амплификаторе «Терцик» со следующими параметрами: первичная денатурация ( $t=94\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 2 мин), денатурация ( $t=94\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 30 сек), отжиг ( $t=58\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 30 сек), элонгация ( $t=72\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 2 мин) – 40 циклов, финальная элонгация ( $t=72\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 10 мин).

В качестве праймеров были использованы тринуклеотидные микросателлиты  $(\text{ACC})_6\text{T}$ ,  $(\text{TGC})_6\text{C}$ ,  $(\text{GAG})_6\text{C}$  и участки длинных концевых повторов эндогенных ретровирусов LTR-SIRE1 (5' – GCAGTTATGCAAGTGGGATCAGCA – 3') и Sabrina 111 (5' – AAACAAGAACTGCACTTGGCACT – 3'). Элементы семейства эндогенного ретровируса Sabrina впервые описаны у ячменя [19], LTR-SIRE1 – у сои [20]. Из недостатков маркеров можно выделить доминантный тип наследования, из преимуществ – высокий полиморфизм.

Продукты амплификации разделяли в 1,5% агарозном геле в ТАЕ-буфере. Визуализация производилась при помощи УФ трансиллюминатора.

Размеры фрагментов ДНК определяли при помощи маркера молекулярных масс 100 bp+1.5 Kb+3 Kb (12 фрагментов от 100 до 3000 bp) M27 (СибЭнзим, Россия). Математическая обработка полученных результатов выполнялась с помощью программы MSExcel и TFPGA. Для каждого спектра продуктов амплификации, полученного с соответствующим праймером, строилась матрица, отображающая присутствие, либо отсутствие конкретного продукта амплификации (ампликона), каждый из которых рассматривался как локус. В случае отсутствия фрагмента ДНК соответствующей длины такой генотип оценивали, как гомозиготу по рецессивному аллелю. В качестве популяционно-генетических характеристик оценивали долю полиморфных локусов (% полиморфных фрагментов ДНК по отношению к общему количеству ампликонов, выявленных в спектре каждого праймера) и полиморфное информационное содержание спектра – Polymorphic Information Content (PIC). Расчет PIC выполнялся по формуле для диаллельных локусов, для которых  $\text{PIC} = 2f(1-f)$ , где  $f$  – частота одного из двух аллелей. Поскольку ISSR-PCR маркеры имеют доминантный характер проявления при присутствии в спектре продукта амплификации, рассчитывали ожидаемую гетерозиготность, исходя из подсчета частоты встречаемости гомозигот по условно рецессивному аллелю (отсутствию фрагмента ДНК соответствующей длины). Статистическая обработка полученных данных проводилась по стандартной методике [21]. Расчет генетических дистанций и построение дендрограмм проводилось с помощью программы TFPGA. Дендрограммы строились с использованием не менее 1000 итераций с выведением в конечный результат наиболее часто воспроизводимого результата.

У 30-ти особей выполнен анализ показателей щиткования (24 признака), морфометрии (12 характеристик) и 11 индексов (относительные признаки на основе морфометрических показателей) по стандартным методикам. Результаты оценивали с использованием критерия Манна-Уитни на наличие статистически достоверных различий при помощи приложения Exel и SPSS.

#### ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарно с использованием двух групп праймеров (ISSR-PCR и IRAP-PCR) у прытких ящериц было выделено 70 фрагментов ДНК (локусов). Выполнен сравнительный анализ полиморфизма геномных фрагментов ДНК разной длины, фланкированных инвертированными повторами каждого из праймеров. В результате получены следующие данные, представленные в табл. 1.

В общем, наибольшее количество амплифицируемых фрагментов (ампликонов) и наиболее высокие показатели полиморфизма (в среднем на спектр ампликонов одного праймера) обнаруживается по IRAP-PCR маркерам по сравнению с ISSR-PCR маркерами (табл. 1). Пониженный полиморфизм по сравнению со всеми остальными выявлен в спектрах ампликонов праймера  $(\text{GAG})_6\text{C}$ , первичная последовательность которого представлена пурин/пиримидиновым треком, предрасположенным к формированию вторичных структур ДНК (триплексы, G4 квадруплексы). Можно ожидать, что такой относительный консерватизм может быть обусловлен

повышенной предрасположенностью таких последовательностей к формированию сложных вторичных структур ДНК, в частности, к ДНК:РНК триплексам,

вовлекаемым в регуляцию генной экспрессии [22], G4 квадруплексам, наличие которых типично в участках промоторов [23].

**Таблица 1.** Сравнительные показатели PIC (полиморфный информационный контент) и ДПЛ (доли полиморфных локусов) у исследованных групп животных по ISSR-PCR и IRAP-PCR маркерам

**Table 1.** Comparative indices of PIC (polymorphic information content) and PPL (proportion of polymorphic loci) in the groups of animals studied by ISSR-PCR and IRAP-PCR markers

Праймаер Primer	PIC	Количество фрагментов ДНК Number of DNA fragments			ДПЛ (%) PPL (%)
		Всего Total	Консервативные Conservative	Полиморфные Polymorphic	
Sabrina	0,30±0,05	19	0	19	100
LTR-SIRE1	0,34±0,05	16	0	16	100
(ACC) <sub>6</sub> T	0,28±0,04	16	5	11	69
(TGC) <sub>6</sub> C	0,24±0,04	8	1	7	88
(GAG) <sub>6</sub> C	0,17±0,02	11	7	4	36

Следует отметить, что поиск участков гомологии к последовательностям LTR Sabrina 111, LTR SIRE 1, (ACC)<sub>6</sub>T, (GAG)<sub>6</sub>C и (TGC)<sub>6</sub>C использованных в качестве праймеров (см. Материалы и методы) в геноме *Lacerta agilis* с применением алгоритмов программы BLAST позволил выявить большое количество таких участков разной длины в ряде подвидов *Lacerta agilis*, в том числе и *Lacerta agilis exigua*, в последовательностях нуклеотидов, представленных в Генбанке.

На основании частот встречаемости фрагментов геномной ДНК, фланкированных участками

микросателлитов (ISSR-PCR маркеры) и LTR эндогенных ретровирусов рассчитаны генетические расстояния [24], отражающие популяционно-генетические взаимоотношения между группами ящериц, отловленных в Волгоградской области и Ставропольском крае.

Построенные на основании частот встречаемости в спектрах ампликонов фрагментов ДНК разной длины генетические дистанции с учетом половой принадлежности свидетельствуют о том, что оценки генетической дифференциации между ними варьируют в зависимости от праймера.

**Таблица 2.** Генетические дистанции между самками и самцами

**Table 2.** Genetic distances between females and males

Группы / Groups	Праймаеры / Primers					
	Самки/самцы / Females/males	Sabrina	SIRE 1	(GAG) <sub>6</sub> C	(TGC) <sub>6</sub> C	(ACC) <sub>6</sub> T
Ставропольская возвышенность Stavropol upland	0,0376	0,0892	0,1441	0,0450	0,0641	0,1340
Новониколаевский район Novonikolaevsky District	0,0081	0,0148	0,0110	0,0343	0,0016	0,0184
Самцы/самцы / Males/Females	0,0754	0,1994	0,0543	0,2075	0,1886	0,1864
Самки/самки / Females/Females	0,0303	0,0585	0,0669	0,1006	0,1530	0,0856
<b>Все особи / All samples</b>	<b>0,0237</b>	<b>0,0861</b>	<b>0,0282</b>	<b>0,1109</b>	<b>0,1573</b>	<b>0,0844</b>

Из расчёта генетических дистанций между самцами и самками прыткой ящерицы одного локалитета, можно сделать заключение, что по всем праймерам генетические дистанции между самками и самцами больше у животных Ставропольской возвышенности. При этом генетические дистанции между самками и самцами Новониколаевского района во всех случаях были меньше этих значений (табл. 2).

Следует отметить, что генетические расстояния между всеми особями двух популяций в разных местообитаниях всегда меньше дистанций между самцами в разных популяциях, но иногда превышают их между самками (табл. 2).

Кроме того, дистанции между самцами и самками Ставропольской возвышенности превышают расстояния между всеми особями, кроме дистанций, построенных по встречаемости фрагментов ДНК, фланкированных праймерами (TGC)<sub>6</sub>C и (ACC)<sub>6</sub>T (табл. 2).

При этом генетические дистанции между самцами двух локалитетов почти во всех случаях значительно превышают дистанции между самками (табл. 2). Исключение составляют генетические

дистанции, рассчитанные по частотам встречаемости фрагментов ДНК, фланкированных праймерами (GAG)<sub>6</sub>C и (ACC)<sub>6</sub>T, которые между самками оказались относительно близкими к расстояниям между самцами.

Исходя из полученных данных, необходимо обратить внимание на очень высокий уровень полиморфизма LTR праймеров (фрагментов длинных концевых повторов эндогенных ретровирусов) в спектрах ДНК прыткой ящерицы, не наблюдающийся, например, у млекопитающих [25]. Среди праймеров микросателлитов уровень полиморфизма был не так высок, среди них по количеству консервативных локусов выделяется праймер (GAG)<sub>6</sub>C, по спектрам ампликонов которого наблюдаются и значительно меньшие значения генетических дистанций между всеми группами ящериц.

Относительно меньшие значения генетических дистанций между самками по ряду праймеров, полученные нами, совпадают с литературными источниками, свидетельствующими о том, что у целого ряда видов млекопитающих и рептилий геномы самцов характеризуются повышенной геномной нестабильностью по сравнению с самками [26]. Рядом

исследователей получены данные о более высоком уровне смертности самцов по сравнению с самками у прыткой ящерицы после вылупления, что также может вносить вклад в их дифференциацию [27]. Повышенная нестабильность генома у самцов была выявлена у прыткой ящерицы при помощи микроядерного теста. При этом половой диморфизм по геномной нестабильности, оцениваемый по микроядерному тесту, увеличивается от центра ареала к его краям, в результате чего уменьшаются половые различия между ящерицами. По литературным данным половой диморфизм становится более выраженным в неблагоприятных условиях среды на границе ареала, где требуется более высокая эволюционная

пластичность популяции [28; 29]. Нами получены похожие данные, показывающие, что у животных Ставропольской возвышенности, половой диморфизм выражен сильнее, чем у ящериц Новониколаевского района, что может свидетельствовать о том, что половая дифференциация по генетической структуре может быть разной в зависимости от местообитания группы животных.

#### Морфометрия

Между всеми особями Волгоградской и Ставропольской групп выявлено 11 достоверно различных морфометрических признаков и 4 индекса (табл. 3).

**Таблица 3.** Показатели морфометрии  
**Table 3.** Indicators of morphometry

Признак (мм) Feature	$M \pm m$ min - max		Уровень P P-level
	Ставропольская возвышенность Stavropol Upland	Новониколаевский район Novonikolaevsky District	
L (длина тела) L (body length)	$89,50 \pm 2,31$ 74,60 – 98,40	$79,75 \pm 1,56$ 70,50 – 91,40	**
Pil (длина от кончика морды до заднего края теменных щитков) Pil (length from tip of muzzle to posterior edge of parietal scutes)	$19,22 \pm 0,42$ 17,00 – 21,90	$16,38 \pm 0,61$ 10,50 – 19,00	**
L.c (длина головы) L.c (head length)	$18,45 \pm 0,42$ 16,50 – 21,30	$15,68 \pm 0,58$ 10,00 – 19,20	**
Lt.c.max (ширина головы) Lt.c.max (head width)	$12,87 \pm 0,44$ 11,20 – 15,90	$10,17 \pm 0,40$ 8,40 – 13,40	**
Lt.c.oc (ширина головы на уровне центров глаз) Lt.c.oc (width of the head at the level of the centres of the eyes)	$7,50 \pm 0,15$ 7,00 – 8,90	$6,61 \pm 0,18$ 5,50 – 8,20	**
Alt.c (высота головы) Alt.c (head height)	$10,32 \pm 0,29$ 9,50 – 11,80	$8,21 \pm 0,38$ 6,70 – 11,10	**
L.an (длина анального щитка) L.an (anal plate length)	$6,75 \pm 0,17$ 5,60 – 7,50	$5,27 \pm 0,29$ 2,90 – 7,20	**
L.a (длина передней конечности) L.a (forelimb length)	$29,06 \pm 0,60$ 25,10 – 32,20	$24,91 \pm 0,50$ 21,90 – 28,40	**
L.p (длина задней конечности) L.p (hind limb length)	$43,40 \pm 1,35$ 36,00 – 54,10	$36,20 \pm 0,71$ 31,80 – 40,30	**
L.pes (длина ступни) L.pes (foot length)	$18,81 \pm 0,65$ 16,00 – 23,60	$16,14 \pm 0,33$ 14,70 – 18,60	**
L.cru (длина голени) L.cru (shin length)	$10,98 \pm 0,35$ 9,00 – 12,70	$10,43 \pm 0,55$ 8,30 – 16,70	**
L.c / Lt.c.max	$1,44 \pm 0,02$ 1,31 – 1,54	$1,60 \pm 0,04$ 1,06 – 1,74	**
L.c / Alt.c	$1,79 \pm 0,03$ 1,67 – 1,98	$1,92 \pm 0,05$ 1,54 – 2,18	*
L.p / L.cru	$3,99 \pm 0,15$ 3,17 – 5,06	$3,56 \pm 0,15$ 2,11 – 4,53	*

Здесь и далее: \* – различия статистически значимы при  $P \leq 0,01$ ; \*\* – различия статистически значимы при  $P \leq 0,05$   
Here and further below: \* – the differences are statistically significant at  $P \leq 0.01$ ; \*\* – differences are statistically significant at  $P \leq 0.05$

Между самками Волгоградской и Ставропольской групп выявлено 9 достоверных различия по признакам морфометрии, 2 – по индексам (табл. 4), между сам-

цами двух локалитетов – 10 достоверных различий по признакам морфометрии и 1 – по индексам (табл. 4-5).

**Таблица 4.** Морфометрические показатели самок двух локалитетов

**Table 4.** Morphometric parameters of females in two localities

Самки Female	$M \pm m$ min - max		Уровень P P-level
	Ставропольская возвышенность Stavropol Upland	Новониколаевский район Novonikolaevsky District	
L	$80,20 \pm 2,84$ 70,05 – 91,4	$92,40 \pm 2,56$ 83,00 – 98,40	**
Pil.	$18,64 \pm 0,27$ 17,70 – 19,40	$16,16 \pm 0,44$ 15,20 – 18,10	**
L.c.	$17,82 \pm 0,21$ 17,20 – 18,50	$15,50 \pm 0,40$ 14,40 – 16,90	**
Lt.c.max	$9,51 \pm 0,28$ 8,40 – 10,70	$12,17 \pm 0,35$ 11,20 – 13,40	**
Lt.c.oc	$7,33 \pm 0,13$ 7,10 – 8,00	$6,36 \pm 0,23$ 5,50 – 7,00	**
Alt.c	$10,08 \pm 0,35$ 8,90 – 11,60	$7,66 \pm 0,32$ 6,70 – 8,80	**
L.an	$6,70 \pm 0,26$ 5,60 – 7,40	$5,00 \pm 0,50$ 2,90 – 6,80	**
L.a.	$29,07 \pm 0,92$ 25,10 – 32,20	$24,26 \pm 0,95$ 21,90 – 28,40	**
L.p.	$42,10 \pm 1,09$ 38,70 – 47,20	$35,93 \pm 0,82$ 33,80 – 39,60	**
L.c/L.t.c.max	$1,43 \pm 0,03$ 1,37 – 1,54	$1,63 \pm 0,03$ 1,52 – 1,74	**
L.c./Alt.c	$1,78 \pm 0,54$ 1,58 – 1,96	$2,03 \pm 0,43$ 1,92 – 2,18	**

**Таблица 5.** Морфометрические показатели самцов двух локалитетов

**Table 5.** Morphometric parameters of males in two localities

Самцы Male	$M \pm m$ min - max		Уровень P P-level
	Ставропольская возвышенность Stavropol Upland	Новониколаевский район Novonikolaevsky District	
Pil.	$19,90 \pm 0,84$ 17,00 – 21,90	$16,58 \pm 1,15$ 10,50 – 20,30	*
L.c.	$19,16 \pm 0,85$ 16,50 – 21,30	$15,85 \pm 1,10$ 10,00 – 19,20	**
Lt.c.max	$13,68 \pm 0,79$ 11,50 – 15,90	$10,74 \pm 0,67$ 8,50 – 13,40	**
Lt.c.oc	$7,70 \pm 0,30$ 7,00 – 8,90	$6,83 \pm 0,27$ 6,00 – 8,20	*
Alt.c	$10,60 \pm 0,52$ 9,60 – 11,80	$8,70 \pm 0,64$ 6,50 – 11,10	*
L.an.	$6,62 \pm 0,25$ 6,10 – 7,50	$5,51 \pm 0,36$ 3,20 – 7,20	**
Lt.an.	$2,95 \pm 0,37$ 1,50 – 3,90	$2,26 \pm 0,12$ 1,90 – 2,90	*

L.a.	$\frac{29,55 \pm 0,77}{27,60 - 32,20}$	$\frac{25,48 \pm 0,46}{23,70 - 27,20}$	**
L.p.	$\frac{44,98 \pm 2,77}{36,00 - 54,10}$	$\frac{36,44 \pm 1,23}{31,80 - 40,30}$	**
L.pes.	$\frac{20,13 \pm 1,12}{16,30 - 23,60}$	$\frac{15,90 \pm 0,41}{15,00 - 18,30}$	**
L.p./L.cru.	$\frac{4,04 \pm 0,28}{3,56 - 5,06}$	$\frac{3,51 \pm 0,12}{3,00 - 4,07}$	*

В целом, исходя из данных таблиц 4 и 5, можно заключить, что ящерицы Ставропольской возвышенности по всем показателям превосходили ящериц Новониколаевского района (кроме индексов), что может объясняться тем, что Новониколаевский район находится севернее Ставропольской возвышенности.

При сравнении особей Ставропольской группы, самок и самцов, обнаружены достоверные различия по двум признакам – (L.t.c.max., L.pes.) и двум индексам (L/L.c., L/L.p.). В результате сравнения самок и самцов из Волгограда достоверных различия выявлены по трём индексам – L.c/Lt.c.max., L.c/Alt.c., L.an/Lt.an (табл. 6).

**Таблица 6.** Морфометрические показатели самцов и самок

**Table 6.** Morphometric parameters of males and females

Ставропольская возвышенность Stavropol Upland	Самки Female	Самцы Male	Уровень P P-level
L.t.c.max	$\frac{9,51 \pm 0,28}{8,40 - 10,70}$	$\frac{13,68 \pm 0,79}{11,50 - 15,90}$	*
L.pes.	$\frac{17,67 \pm 0,52}{16,00 - 19,60}$	$\frac{20,13 \pm 1,12}{16,30 - 23,60}$	*
L/L.c.	$\frac{5,18 \pm 0,09}{4,83 - 5,41}$	$\frac{4,53 \pm 0,29}{3,89 - 5,70}$	*
L/L.p.	$\frac{2,19 \pm 0,53}{2,05 - 2,37}$	$\frac{1,94 \pm 0,12}{1,60 - 2,38}$	*
Новониколаевский район Novonikolaevsky District	Самки Female	Самцы Male	Уровень P P-level
L.c./Lt.c.max.	$\frac{1,63 \pm 0,03}{1,52 - 1,74}$	$\frac{1,48 \pm 0,07}{1,06 - 1,65}$	*
L.c./Alt.c.	$\frac{2,03 \pm 0,43}{1,92 - 2,18}$	$\frac{1,83 \pm 0,07}{1,54 - 2,14}$	*
L.an./Lt.an.	$\frac{1,50 \pm 0,33}{0,50 - 2,72}$	$\frac{2,46 \pm 0,18}{1,76 - 3,00}$	*

Анализируя данные таблицы 6, можно прийти к выводу, что половой диморфизм по признакам морфометрии больше выражен у ящериц Ставропольской возвышенности, что совпадает с результатами расчёта генетических расстояний, рассчитанным по полиморфизму разных геномных фрагментов (около 50-ти локусов), между этими группами по всем спектрам продуктов амплификации.

#### Фолидоз (щиткование)

Между особями Волгоградской и Ставропольской групп выявлено 1 достоверное различие по параметру фолидоза – P.fem (sin) (количество бедренных пор на левом бедре), между самцами Ставрополя и Волгограда значимое различие обнаружено по параметрам Supcil. (sin) (чешуи по краю верхнего века, слева) и P.fem., между самками Ставрополя и Волгограда значимые различия обнаружены по признаку Sub. (sin) (количество нижнегубных щитков слева) (табл. 7).

При сравнении особей Ставропольской популяции (самок и самцов) были обнаружены

достоверные отличия по одному параметру фолидоза – Supcil. (sin) (чешуи по краю верхнего века, слева) (рис. 1), при сравнении ящериц Новониколаевского района – ни по одному (табл. 8).

Показатели фолидоза подтверждают данные расчёта генетических дистанций, рассчитанных по полиморфизму разных геномных фрагментов, между этими группами: между самцами по 4-м спектрам продуктов амплификации, фланкированными инвертированными повторами участков эндогенных ретровирусов и микросателлитов из 5-ти исследованных, генетические расстояния были существенно больше, чем между самками.

Помимо этого, генетические дистанции между самками и самцами Ставропольской возвышенности по всем спектрам продуктов амплификации превышали те же значения у ящериц Новониколаевского района.

Таким образом, в совокупности между всеми ящерицами Новониколаевского района и Ставропольской возвышенности было обнаружено 16 достоверных отличий по фенотипическим признакам

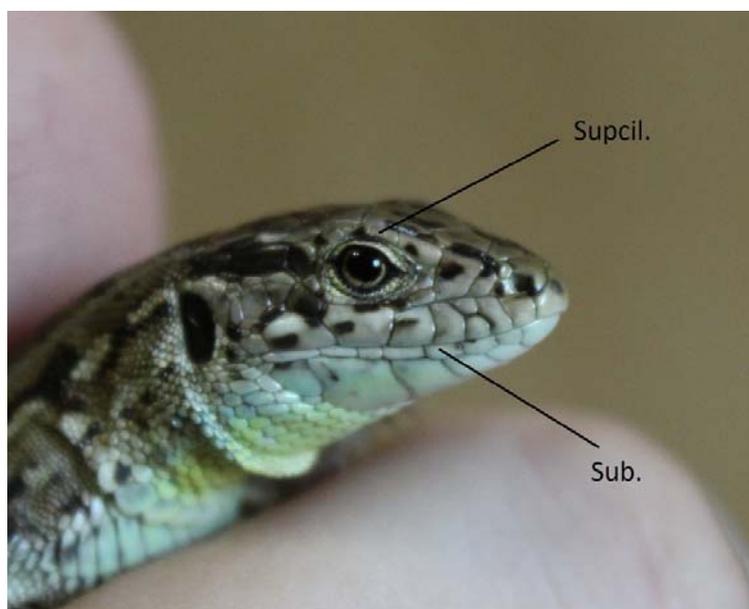
(11 признаков морфометрии, 4 индекса и 1 показатель щиткования), при этом между самками двух локалитетов их оказалось 12 (9 признаков

морфометрии, 2 индекса и 1 – фolidоза), а между самцами – 13 (10 признаков морфометрии, 1 индекс, 2 признака фolidоза).

**Таблица 7.** Показатели фolidоза прыткой ящерицы

**Table 7.** Indicators of pholidosis of an eastern sand lizard

Все особи All individuals	Новониколаевский район Novonikolaevsky District	Ставропольская возвышенность Stavropol Upland	Уровень P P-level
P.fem (sin)	$14,29 \pm 0,33$ 12,00–17,00	$15,36 \pm 0,32$ 14,00–17,00	*
Самцы Male	Новониколаевский район Novonikolaevsky District	Ставропольская возвышенность Stavropol upland	Уровень P P-level
Supcil (sin)	$5,13 \pm 0,13$ 5,00–6,00	$9,00 \pm 1,74$ 5,00–14,00	*
P. fem (sin)	$14,00 \pm 0,45$ 12,00–16,00	$14,60 \pm 0,22$ 15,00–16,00	*
Самки Female	Новониколаевский район Novonikolaevsky District	Ставропольская возвышенность Stavropol upland	Уровень P P-level
Sub. (sin)	$6,57 \pm 0,22$ 6,00–7,00	$5,71 \pm 0,30$ 4,00–6,00	*



**Рисунок 1.** Голова прыткой ящерицы (вид сбоку)

**Figure 1.** The head of an eastern sand lizard (side view)

**Таблица 8.** Показатели фolidоза самок и самцов

**Table 8.** Indicators of pholidosis in females and males

Ставропольская возвышенность Stavropol Upland	Самки Female	Самцы Male	Уровень P P-level
Supcil. (sin)	$6,00 \pm 0,94$ 4,00–11,00	$9,00 \pm 1,74$ 5,00–14,00	*

В целом, статистически достоверные отличия между самцами и самками двух локалитетов по фенотипическим признакам выражены существенно меньше, чем по генетическим расстояниям, рассчитанным по полиморфизму разных геномных фрагментов (около 50-ти локусов), между этими группами: между самцами по 4-м спектрам продуктов амплификации, фланкированными инвертированными повторами участков эндогенных ретровирусов и микросателлитов из 5-ти исследованных, генетические

расстояния были существенно больше, чем между самками.

Традиционно морфометрические признаки и показатели фolidоза используют для выявления половых отличий у прытких ящериц и других чешуйчатых. Так, половой диморфизм наблюдается по 3 признакам морфометрии и 3 индексам: L (длина туловища), L.cd (длина хвоста), L.cap (длина головы), L.cd/L, L.cap/L, Lt.an/L.an (отношение ширины анального щитка к его длине) [30-32].

Половой диморфизм выявлен также по следующим признакам фolidоза: Vent (кол-во рядов брюшных чешуй), Sq. (количество рядов спинных чешуй), P.fm. (кол-во бедренных пор) [30-32].

Помимо этого, имеется ряд публикаций, в которых по упомянутым ранее фенотипическим характеристикам половой диморфизм не удавалось обнаружить [30-32].

В нашем исследовании половой диморфизм был обнаружен по одному из 47-ми (см. Материал и методы) изучаемых фенотипических характеристик (Supcil.), по которому обычно он не обнаруживается. Стоит отметить, что достоверные отличия по данному признаку были обнаружены между самками и самцами Ставропольской возвышенности.

Эти данные подтверждают высокую изменчивость фенотипических характеристик изучаемых животных и необходимость дополнения исследований путем использования менее зависимых от влияния окружающей среды индивидуальных признаков, таких, как ДНК маркеры, для более точной характеристики популяций и контроля их динамики.

Обращает на себя внимание то, что нами был обнаружен половой диморфизм по признаку фolidоза у ящериц Ставропольской возвышенности, при этом достоверные различия по фенотипическим признакам между самцами двух локалитетов и между самками не совпали со значениями генетических дистанций, хотя 4 праймера из 5 суммарно по 50 локусам выявляют наличие половой дифференциации.

Полученные нами данные могут свидетельствовать о том, что выраженность полового диморфизма у целого ряда видов может отличаться в зависимости от локалитета.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из результатов нашего исследования, можно заключить, что из двух способов оценки состояния популяционно-генетической структуры прыткой ящерицы (использование ДНК – маркеров и фенотипических признаков) наиболее информативным для выявления межпопуляционных и половых отличий оказался сравнительный анализ спектров, полученных с использованием микросателлитных последовательностей и участков эндогенных ретровирусов. Этот метод позволил выявить наиболее полиморфные ДНК маркеры, позволяющие получать наиболее информативные по количеству локусов и полиморфизму спектры, необходимые для описания генетических структур и их динамики у восточной прыткой ящерицы с высоким разрешением. Комплексный анализ полиморфизма разных геномных элементов позволил обнаружить, что каждый из них вносит свой индивидуальный вклад в формирование популяционно – генетических отличий восточной прыткой ящерицы по полу и локалитету отлова. Это позволяет предлагать наиболее «чувствительный» метод контроля динамики популяционной структуры в связи с такими характеристиками, как половая дифференциация и влияние факторов окружающей среды.

#### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Гречко В.В. Федорова Л.В., Рябинин Д.М., Рябинина Н.Л., Чобану Д.Г., Косушкин С.А., Даревский И.С. Молекулярные маркеры ядерной ДНК в исследовании

видообразования и систематики на примере ящериц комплекса «*L. agilis*» (Sauria: Lacertidae) // Молекулярная биология. 2006. Т. 40. N 1. С. 61-73.

2. Hopkins W.A., Roe J.H., Snodgrass J.W., Jackson B.P., Kling D.E., Rowe C.L., Congdon J.D. Nondestructive indices of trace element exposure in squamate reptiles // Environ Pollut. 2001. V. 115. Iss. 1. P. 1-7. DOI: 10.1016/s0269-7491(01)00098-7

3. Филатова Л.Н. Структурно функциональная характеристика семенников прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) и озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в зоне влияния предприятия черной металлургии // Вестник ОГУ. 2011. N 16 (135). С. 225-226.

4. Roitberg E.S., Eplanova G.V., Kotenko T.I., Amat F., Carretero M.A., Kuranova V.N., Bulakhova N.A., Zinenko O.I., Yakovlev V.A. Geographic variation of life history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity advantage hypothesis // Journal of Evolutionary Biology. 2015. V. 28. Iss. 3. P. 613-29. DOI: 10.1111/jeb.12594

5. Fernández-Montraveta C., Marugán-Lobón J. Geometric morphometrics reveals sex-differential shape allometry in a spider // Peer J. 2017. V. 5. e3617. DOI: 10.7717/peerj.3617

6. Olsson M., Schwartz T.S., Wapstra E., Shine R. How accurately do behavioural observations predict reproductive success in free ranging lizards? // Biol Lett. 2019. V. 15. Iss. 2. Article: 20190030. DOI: 10.1098/rsbl.2019.0030

7. Симонян А.Э. Анализ повреждений ДНК у ящериц *Darevskia raddei*, обитающих в зонах с различным уровнем загрязнения почв, методом ДНК – комет // Биологический журнал Армении. 2015. Т. 4 (67). С. 65-67.

8. Дробот Г.П., Ремизова О.С. Использование гематологических показателей *lacerta agilis* l. для оценки антропогенно нарушенных территорий // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. N 1(8). С. 1887-1889.

9. Zietkiewicz E. Genome fingerprinting by sequence repeat (SSR) anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. 1994. V. 20. P. 176-183.

10. Календарь Р.В., Глазко В.И. Типы молекулярно генетических маркеров и их применение // Физиология и биохимия культурных растений. 2002. Т. 34. N 4. С. 279-295.

11. Kalendar R., Schulman A.H. Transposon-based tagging: IRAP, REMAP, and iPBS // Methods Mol Biol. 2014. V. 1115. P. 233-255. DOI: 10.1007/978-1-62703-767-9\_12

12. Кукушкин О.В., Ермаков О.А., Иванов А.Ю., Доронин И.В., Свириденко Е.Ю., Симонов Е.П., Горелов Р.А., Храмова М.А., Блохин И.Г. Филогеография прыткой ящерицы в Крыму по результатам анализа гена цитохрома b: древний рефугиум на полуострове, поздняя экспансия с севера и первые свидетельства гибридизации подвидов *Lacerta agilis tauridica* и *L. a. exigua* (Lacertidae: Sauria) // Труды Зоологического института РАН. 2020. Т. 324. N 1. С. 56-99. DOI: 10.31610/trudyzin/2020.324.1.56

13. Свириденко Е.Ю., Кукушкин О.В. К морфологической характеристике прыткой ящерицы (*Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927) юго-западной части Крымского полуострова // Материалы юбилейной научно-практической конференции «Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны», Курск : Центрально Черноземный заповедник. 2005. С. 348-352.

14. Епланова Г.В. Анализ окраски прыткой ящерицы из двух популяций самарской области // Известия

Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. N 5-2. С. 264-274.

15. Левонтин Р.Ч. Генетические основы эволюции. Москва: Мир, 1978. 352 с.

16. Nevo E. Genetic variation in natural populations: patterns and theory // *Theoretical Population Biology*. 1987. V. 13. N 1. P. 121-177.

17. Глазко В.И. Генетика изоферментов сельскохозяйственных животных. Москва: ВИНТИ, 1988. 212 с.

18. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М: КМК, 2004. 432 с.

19. Shirasu K.A., Schulman A.H., Lahaye T., Schulze-Lefert P. Contiguous 66-kb barley DNA sequence provides evidence for reversible genome expansion // *Genome Research*. 2000. V. 10. Iss. 7. P. 908-915. DOI: 10.1101/gr.10.7.908

20. Glazko V.I., Elkina M.A., Glazko T.T. Genomic Scanning Using the Retrotransposon Fragments as «Anchors», in *Animals and Plants // Biogeosystem Technique*. 2015. V. 6. Iss. 4. P. 363-373. DOI: 10.13187/bgt.2015.6.363

21. Плохинский Н.А. Биометрия. М: МГУ, 1970. 367 с.

22. Antonov I., Medvedeva Y.A. Purine-rich low complexity regions are potential RNA binding hubs in the human genome // *F1000Research*. 2018. V. 7. Iss. 76. DOI: 10.12688/f1000research.13522.2

23. Zybailov B.L., Sherpa M.D., Glazko G.V., Raney K.D., Glazko V.I. G4-quadruplexes and genome instability // *Mol Biol*. 2013. V. 47. P. 197-204. DOI: 10.1134/S0026893313020180

24. Nei M. Genetic distance between populations // *American Naturalist*. 1972. V. 106. P. 283-292.

25. Глазко В.И., Косовский Г.Ю., Блохина Т.В., Есин А.Г., Глазко Т.Т. Геномный «портрет» некоторых видов псовых, полученный с помощью ISSR PCR и IRAP PCR маркеров // *Кролиководство и звероводство*. 2020. N 1. С. 28-39. DOI: 10.24411/0023-4885-2020-00004

26. Fischer K.E., Riddle N.C. Sex Differences in Aging: Genomic Instability // *The Journals of Gerontology: Series A*. 2018. V. 73. Iss. 2. P. 166-174. DOI: 10.1093/gerona/glx105

27. Геодакян В.А. Онтогенетическое правило полового диморфизма // *ДАН СССР*. 1983. Iss. 2. С. 477-481.

28. Булахова Н.А., Куранова В.Н., Савельев С.В. Некоторые демографические характеристики популяций прыткой (*Lacerta agilis* L., 1758) и живородящей (*Zootoca vivipara* Jacq., 1787) ящериц Юго-востока Западной Сибири // *Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН*. Новосибирск, 2004. С. 232-237.

29. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В. Морфологическая характеристика и особенности биологии двуполой прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua*) на севере Нижнего Поволжья // *Современная герпетология*. 2000. Вып. 1. С. 6-14.

30. Симонов Е.П. Морфологическая характеристика и некоторые аспекты экологии прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на территории Пензенской области // *Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии*. 2007. Вып. 10. С. 141-147.

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

32. Орлова В.Ф., Тэрбиш К. Семейство Настоящие ящерицы – *Lacertidae* Cope. М.: Т-во науч. издан. КМК, 1997. С. 133-266.

## REFERENCES

1. Grechko V.V., Fedorova L.V., Ryabinin D.M., Ryabinina N.L., Kosushkin S.A., Ciobanu D.G., Darevsky I.S. The use of nuclear dna molecular markers for studying speciation and systematics as exemplified by the "Lacerta agilis complex" (Sauria: Lacertidae). *Molekulyarnaya biologiya* [Molecular biology]. 2006, vol. 40, no. 1, pp. 61-73. (In Russian)
2. Hopkins W.A., Roe J.H., Snodgrass J.W., Jackson B.P., Kling D.E., Rowe C.L., Congdon J.D. Nondestructive indices of trace element exposure in squamate reptiles. *Environ Pollut.*, 2001, vol. 115, iss. 1, pp. 1-7. DOI: 10.1016/s0269-7491(01)00098-7
3. Filatova L.N. Structural-functional characteristic seed plant of the nimble lizard and lake frog in the zone of influence of the enterprises of ferrous meta. *Vestnik OGU* [Vestnik of the Orenburg State University]. 2011, no. 16 (135), pp. 225-226. (In Russian)
4. Roitberg E.S., Eplanova G.V., Kotenko T.I., Amat F., Carretero M.A., Kuranova V.N., Bulakhova N.A., Zinenko O.I., Yakovlev V.A. Geographic variation of life history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity advantage hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 2015, vol. 28, iss. 3, pp. 613-29. DOI: 10.1111/jeb.12594
5. Fernández-Montraveta C., Marugán-Lobón J. Geometric morphometrics reveals sex-differential shape allometry in a spider. *Peer J*, 2017, vol. 5, e3617. DOI: 10.7717/peerj.3617
6. Olsson M., Schwartz T.S., Wapstra E., Shine R. How accurately do behavioural observations predict reproductive success in free ranging lizards? *Biol Lett*, 2019, vol. 15, iss. 2, article: 20190030. DOI: 10.1098/rsbl.2019.0030
7. Simonyan A.E. Analysis of DNA damage in lizards *Darevskia raddei* living in zones with different levels of soil contamination by DNA comet method. *Biologicheskii zhurnal Armenii* [Biological Journal of Armenia]. 2015, vol. 4 (67), pp. 65-67. (In Russian)
8. Drobot G.P., Remizova O.S. Using hematological parameters *lacerta agilis* l. for assessing anthropogenically disturbed territories. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Bulletin of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2012, vol. 14, no. 1(8), pp. 1887-1889. (In Russian)
9. Zietkiewicz E. Genome fingerprinting by sequence repeat (SSR) anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*. 1994, vol. 20, pp. 176-183.
10. Kalendar' R.V., Glazko V.I. Types of molecular genetic markers and their uses. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii* [Physiology and biochemistry of cultivated plants]. 2002, vol. 34, no. 4, pp. 279-295. (In Russian)
11. Kalendar R., Schulman A.H. Transposon-based tagging: IRAP, REMAP, and iPBS. *Methods Mol Biol*, 2014, vol. 1115, pp. 233-255. DOI: 10.1007/978-1-62703-767-9\_12
12. Kukushkin O.V., Ermakov O.A., Ivanov A.Yu., Doronin I.V., Sviridenko E.Yu., Simonov E.P., Gorelov R.A., Khramova M.A., Blokhin I.G. Cytochrome b mitochondrial gene analysis-based phylogeography of a sand lizard in the Crimea: ancient refugium at the peninsula, late expansion from the north, and first evidence of *Lacerta agilis tauridica* and *L. a. exigua* (Lacertidae: Sauria) hybridization. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2020, vol. 324, no. 1, pp. 56-99. (In Russian) DOI: 10.31610/trudyzin/2020.324.1.56
13. Sviridenko E.Yu., Kukushkin O.V. K morfologicheskoi kharakteristike prytkoi yashcheritsy (*Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927) yugo-zapadnoi chasti Krymskogo poluostrova [To the morphological characteristics of the fast lizard (*Lacerta agilis tauridica* Suchow, 1927) in the southwestern part of the Crimean peninsula]. *Materialy yubileinoi*

- nauchno-prakticheskaya konferentsiya «Izuchenie i sokhranenie prirodnikh ekosistem zapovednikov lesostepnoi zony», Kursk, 2005* [Materials of the jubilee scientific practical conference study and preservation of natural ecosystems of reserves of the forest-steppe zone, Kursk, Central Chernozem Reserve, 2005]. Kursk, 2005, pp. 348-352. (In Russian)
14. Eplanova G.V. Colour pattern analysis of sand lizard from two populations in the Samara Region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2016, vol. 18, no. 5-2, pp. 264-274. (In Russian)
15. Levontin R.Ch. *Geneticheskie osnovy evolyutsii* [Genetic basis of evolution]. Moscow, Mir Publ., 1978, 352 p. (In Russian)
16. Nevo E. Genetic variation in natural populations: patterns and theory. *Theoretical Population Biology*. 1987, vol. 13, no. 1, pp. 121-177.
17. Glazko V.I. *Genetika izofermentov sel'skokhozyaistvennykh zhitovnykh* [Genetics of isoenzymes of farm animals]. Moscow, VINITI Publ., 1988, 212 p. (In Russian)
18. Vorontsov N.N. *Razvitie evolyutsionnykh idei v biologii* [Development of the evolutionary idea in biology]. Moscow, KMK Publ., 2004, 432 p. (In Russian)
19. Shirasu K.A., Schulman A.H., Lahaye T., Schulze-Lefert P. Contiguous 66-kb barley DNA sequence provides evidence for reversible genome expansion. *Genome Research*, 2000, vol. 10, iss. 7, pp. 908-915. DOI: 10.1101/gr.10.7.908
20. Glazko V.I., Elkina M.A., Glazko T.T. Genomic Scanning Using the Retrotransposon Fragments as «Anchors», in *Animals and Plants. Biogeosystem Technique*, 2015, vol. 6, iss. 4, pp. 363-373. DOI: 10.13187/bgt.2015.6.363
21. Plokhinskii N.A. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, MSU Publ., 1970, 367 p. (In Russian)
22. Antonov I., Medvedeva Y.A. Purine-rich low complexity regions are potential RNA binding hubs in the human genome. *F1000Research*, 2018, vol. 7, iss. 76. DOI: 10.12688/f1000research.13522.2
23. Zybailov B.L., Sherpa M.D., Glazko G.V., Raney K.D., Glazko V.I. G4-quadruplexes and genome instability. *Mol Biol*, 2013, vol. 47, pp. 197-204. DOI: 10.1134/S0026893313020180
24. Nei M. Genetic distance between populations. *American Naturalist*. 1972, vol. 106, pp. 283-292.
25. Fischer K.E., Riddle N.C. Sex Differences in Aging: Genomic Instability. *The Journals of Gerontology: Series A*, 2018, vol. 73, iss. 2, pp. 166-174. DOI: 10.1093/gerona/glx105
26. Geodakyan V.A. [Ontogenetic rule of sexual dimorphism]. In: *Doklady Akademii nauk SSSR* [Doklady Akademii Nauk USSR]. 1983, iss. 2, pp. 477-481. (In Russian)
27. Bulakhova N.A., Kuranova V.N., Savel'ev S.V. Nekotorye demograficheskie kharakteristiki populyatsii prytkoi (*Lacerta agilis* L., 1758) i zhivorodyashchei (*Zootoca vivipara* Jacq, 1787) yashcherits Yugo vostoka Zapadnoi Sibiri [Some demographic characteristics of populations of fast lizards (*Lacerta agilis* L., 1758) and viviparous (*Zootoca vivipara* Jacq, 1787) lizards of the southeast of Western Siberia]. *Sibirskaya zoologicheskaya konferentsiya, posvyashchennaya 60-letiyu Instituta sistematiki i ekologii zhitovnykh SO RAN, Novosibirsk, 2004* [Siberian Zoological Conference dedicated to the 60th anniversary of the Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, 2004]. Novosibirsk, 2004, pp. 232-237. (In Russian)
28. Zavyalov E.V., Tabachishin V.G., Shlyakhtin G.V. Morphological characters and peculiarities of sand lizards (*Lacerta agilis exigua*) biology in the north of the Lower Volga Area. *Sovremennaya gerpetologiya* [Current Studies in Herpetology]. 2000, vol. 1, pp. 6-14. (In Russian)
29. Simonov E.P. [Morphological characteristics and some aspects of ecology of the fast lizard *Lacerta agilis* in the Penza region]. In: *Aktual'nye problemy gerpetologii i toksinologii* [Actual problems of herpetology and toxinology]. 2007, iss. 10, pp. 141-147. (In Russian)
30. Simonov E.P. Sexual dimorphism analysis of *Lacerta agilis* populations in different native zones of West Siberia. *Sovremennaya gerpetologiya* [Current Studies in Herpetology]. 2008, vol. 8, iss. 1, pp. 39-49. (In Russian)
31. Orlova V.F., Terbish K. *Semeistvo Nastoyashchie yashcheritsy – Lacertidae Cope* [Family True lizards – Lacertidae Cope]. Moscow, KMK Publ., 1997, pp. 133-266. (In Russian)

#### КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Иван Г. Блохин собрал материал, провёл генотипирование и снятие параметров морфометрии и фоллидоза. Валерий И. Глазко и Иван Г. Блохин проанализировали данные, написали рукопись. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

Ivan G. Blokhin collected the material, carried out genotyping and recorded the parameters of morphometry and pholidosis. Valery I. Glazko and Ivan G. Blokhin analysed the data and wrote the manuscript. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

#### NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

#### ORCID

Иван Г. Блохин / Ivan G. Blokhin <https://orcid.org/0000-0002-0548-6201>

Валерий И. Глазко / Valery I. Glazko <https://orcid.org/0000-0002-8566-8717>