

ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS*) (LACERTIDAE, SAURIA) ОКРЕСТНОСТЕЙ ГОРОДОВ ТЮМЕНЬ И СТЕРЛИТАМАК

И. И. Больных, О. Н. Жигилева

Тюменский государственный университет
Россия, 625003, Тюмень, Семакова, 10
E-mail: zhigileva@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2015 г.

Представлены данные об изменчивости основных морфологических признаков прыткой ящерицы *Lacerta agilis*, обитающей в окрестностях г. Тюмень (Западная Сибирь) и г. Стерлитамак (Южный Урал). Выделено пять подтипов окраски спины. Описаны типичные и атипичные варианты рисунка. Выявлен высокий уровень генетической изменчивости прыткой ящерицы по ISSR-маркерам. В группе половозрелых особей он значительно меньше, чем среди ювенильных.

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, морфология, экстерьерные признаки, полиморфизм окраски, генетическая изменчивость, ДНК-маркеры, Западная Сибирь, Южный Урал.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-107-112

ВВЕДЕНИЕ

Ареал прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) охватывает большую часть умеренного пояса России, а также большую часть северной Европы. На территории большинства европейских стран, где обитает *L. agilis*, вид занесён в Красную книгу и находится под охраной (Банников, Даревский, 1969). Несмотря на широкое распространение, вид относительно мало изучен. Исследованию особенностей окраски тела и морфологии в целом посвящено немного работ, особенно в восточной части ареала вида (Баранов, 1973; Прыткая ящерица, 1976; Булахова, 2004; Симонов, 2008; Щепина, 2009; Котенко, Свириденко, 2010).

В генетическом аспекте прыткая ящерица изучена на протяжении ареала также фрагментарно. В частности, было показано, что вид представлен тремя хорошо обособленными филогруппами – западной, кавказской и восточной (Kalyabina et al., 2001). Эти молекулярно-генетические данные хорошо согласуются с данными традиционной зоологической систематики, основанной на морфологических критериях (Гречко и др., 2006). В западной группе уровень генетического разнообразия ящериц сопоставим с другими видами (Gullberg et al., 1997). В пределах восточной группы генетическое разнообразие не очень велико, несмотря на обширный ареал (Гречко и др., 2006; Ryabinin et al., 1996). При этом показатели изменчивости, оцененные по нейтральным генетическим маркерам, не коррелируют ни с размером популяций ящериц (Madsen et al., 2000), ни с признаками их приспособленности (Olsson et al., 2005).

Целью данной работы является изучение генетической изменчивости и изменчивости морфологических признаков прыткой ящерицы, обитающей в окрестностях г. Тюмень и г. Стерлитамак.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в двух частях ареала *Lacerta agilis*. Первая область исследования располагается в Тюменском районе, в 37 км от г. Тюмень, на 26-м км старого Тобольского тракта (57°10' N, 66°08' E). Вторая область исследования располагается в окрестностях г. Стерлитамак Республики Башкортостан у подножия трех гор-шиханов: Юрактау, Куштау и Тратау. Гора Юрактау располагается в 23 км от г. Стерлитамак в северо-восточном направлении (53°44' N, 56°05' E), гора Куштау – в 18 км от города в северо-восточном направлении (53°42' N, 56°05' E), гора Тратау – в 15 км в юго-восточном направлении (53°33' N, 56°05' E).

Всего было отловлено 128 особей *L. agilis*, в том числе в Башкирии – 86 половозрелых особей, в Тюмени – 16 половозрелых и 26 ювенильных особей. После отлова животных помещали в пластиковые контейнеры, снимали морфометрические показатели, фотографировали. Благодаря хорошо развитой способности к регенерации утраченного хвоста у ящериц были взяты образцы тканей концевой части хвоста для генетического анализа. Затем все ящерицы были выпущены.

ДНК экстрагировали из образца тканей фрагмента хвоста, фиксированного в 70%-ном этаноле, методом щелочного лизиса (Bender et al., 1983). Генетическую изменчивость изучали методом поли-

меразной цепной реакции (ПЦР) последовательностей, ограниченных простыми повторами (ISSR-PCR), с использованием 8 праймеров: (AG)₈C, (AG)₈G, (AG)₈T, (CA)₈G, (GT)₈C, (AC)₈T, (TC)₈C, (TG)₈A. Амплификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей ПЦР буфер (0.01 М трис-HCl, 0.05 М KCl, 0.1 % тритон X-100), 4 мМ MgCl₂, 0.2 мМ каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной ДНК, 2.5 мМ праймера и 0.2 ед./мкл *Taq*-полимеразы («Fermentas») в следующем режиме: 94 С – 7 мин; затем 94 С – 30 с, 52(56) С – 45 с, 72 С – 2 мин (40 циклов); 72 С – 7 мин. Продукты ПЦР разделяли в 2%-ном агарозном геле. Длины фрагментов определяли с помощью маркера молекулярных масс ДНК 100bp («Fermentas»). Гели документировали с помощью системы VersaDoc (Bio-Rad). Расчет стандартных популяционно-генетических характеристик производили с использованием программы Popgen (Yeh et al., 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для сравнительного изучения морфометрических показателей отбирались половозрелые самки, поскольку у них, в отличие от самцов, легко определить половую зрелость, значительно влияющую на значения признаков. Показатели большинства признаков (длина головы, ширина головы, длина хвоста, длина тела, индекс хвоста) ящериц, обитающих в Башкирии, достоверно больше, чем у особей, обитающих в Тюмени (табл. 1). Несмотря на более высокие значения минимума и максимума морфологических признаков особей башкирской популяции, существенной разницы между коэффициентами вариации башкирских и тюменских особей не наблюдается. Все морфологические признаки имеют довольно низкую вариабельность (см. табл. 1).

Для прыткой ящерицы характерна радиальная географическая изменчивость показателей морфологических признаков, центр которой рас-

полагается на Северном Кавказе, с небольшим продвижением в сторону Южного Кавказа, Крыма и Казахстана, и совпадает с центром максимального значения показателей большинства морфологических признаков (Сухов, 1948; Терентьев, Чернов, 1949; Яблоков, Баранов, 1971; Прыткая ящерица, 1976). Полученные нами данные подтверждают эти данные о наличии радиальной изменчивости, с характерной депрессией восточнее центра симметрии.

У прыткой ящерицы наблюдается значительный полиморфизм по окраске тела, являющийся уникальным для каждого подвида. Окраска складывается из цвета и рисунка. Цвет широко варьирует в пределах подвида и зависит от многих условий: пола, возраста, половой зрелости, сезона размножения, микроклиматических условий и т.д. Рисунок является более-менее постоянным и изменяется лишь при половом созревании. Возрастные изменения рисунка незначительны, поэтому он используется в качестве основного систематического признака при описании подвидов.

Рисунок складывается из множества компонентов: пятен различной формы, слияний пятен, наличия полос, которые могут быть как сплошными, так и прерывистыми. Пятна и полосы разного размера, формы и степени выраженности встречаются на всех частях тела прыткой ящерицы. Однако основным фактором для причисления к определенному типу окраски являются пятна спины, их количество, форма и цвет, в совокупности с общим цветом спины. У прыткой ящерицы выделяют два основных типа спинного рисунка, характерные для западной и восточной групп популяций. Первый тип носит название *agilis* и характеризуется широкой спинной полосой, покрытой пятнами и окаймленной с боков узкими светлыми теменными линиями. У второго типа (*exigua*) широкая спинная полоса окаймлена широкими теменными линиями и разделена по середине затылочной полосой (Прыткая ящерица, 1976).

Таблица 1

Морфометрические показатели прыткой ящерицы (половозрелые самки)

Признак	Тюмень (n = 16)			Башкирия (n = 18)		
	($\bar{X}_{cp} \pm S\bar{X}$)	Min-max	CV, %	($\bar{X}_{cp} \pm S\bar{X}$)	Min-max	CV, %
Длина головы, мм	14.81±0.26	13 – 17	7.06	17.05±0.20***	15 – 18	5.11
Ширина головы, мм	12.25±0.21	11 – 14	6.99	14.66±0.32***	13 – 16	9.35
Длина туловища, мм	79.31±1.72	68 – 92	8.68	82.61±1.60	73 – 94	8.2
Ширина туловища, мм	15.81±0.44	13 – 20	11.36	16.5±0.21	15 – 18	5.59
Длина хвоста, мм	76.18±1.77	65 – 90	15.47	87.33±2.70**	72 – 110	13.13
Ширина основания хвоста, мм	7.12±0.20	6 – 8	9.30	6.77±0.22	5 – 8	13.91
Длина тела, мм	171.5±3.61	150 – 199	8.42	187±3.50**	157 – 214	7.95
Индекс хвоста, %	44.00±0.46	38.8 – 47.0	4.23	45.94±0.75*	39.3 – 51.4	6.98

Примечание. * Различия между группами достоверны ($P < 0.05$); ** ($P < 0.01$); *** ($P < 0.001$).

С учетом коренного типа *exigua*, у отловленных в окрестностях г. Тюмень половозрелых особей были выделены 5 подтипов окраса (рисунков).



А В С D E

Варианты окраса спины прыткой ящерицы в окрестностях г. Тюмень

Подтип А. Затылочная и теменные полосы имеют четко выраженные более-менее ровные границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет этих полос белый или светло-серый. Характерная черта подтипа – все пятна, расположенные между полосами среднего размера, округлой формы. Пятна иногда сливаются, образуя овалы и эллипсы. Основной цвет светло-коричневый, с серым оттенком. Пятна бурого, реже черного цвета.

Подтип В. Затылочная и теменные полосы имеют четкие, но не ровные, «рваные», границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет полос белый или серый, иногда темного оттенка. У особей с более темным оттенком серого полосы имеют тонкую белую окантовку. Характерная черта подтипа – очень большие, с округленными углами, пятна прямоугольной формы, значительная часть которых сливается, зачастую закрывая большую часть пространства между затылочной и теменными полосами. Основной цвет – светло-коричневый, иногда с темным оттенком. Пятна темно-бурого, реже черного цвета.

Подтип С. Затылочная и теменные полосы имеют четкие, но «рваные» границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет полос светло-серый или белый. Характерная черта подтипа – крупные пятна прямоугольной и трапецевидной формы. Сливаются пятна редко. Основной цвет светло-коричневый с заметным желтым оттенком. Пятна бурого либо темно-кирпичного цвета. У пятен темно-кирпичного цвета бывает бурое обрамление.

Подтип D. Затылочная и теменные полосы имеют четкие, но «рваные» границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет полос светло-серый. Характерная черта подтипа – крупные, с большим количеством изгибов, разрывов и впадин, пятна.

Основной цвет светло-коричневый, с небольшим песчаным оттенком. Пятна темно-бурого, чаще черного цвета. В некоторых случаях обрамление приобретает форму окантовки белого цвета с четкими границами.

Подтип E. Затылочная и теменные полосы имеют четкие, но «рваные» границы. Затылочная полоса уже теменных. Цвет полос белый или светло-серый. Характерная черта подтипа – сочетание большого разнообразия форм пятен в одном рисунке. Форма пятен варьирует от округлой до треугольной, прямоугольной и трапецевидной. При этом углы таких пятен также в разной степени округлены. Основной цвет варьирует от коричневого до песчаного с коричневым оттенком. Пятна черного или темно-бурого цвета.

Наиболее часто у ящериц тюменской популяции встречался тип E, он обнаружен у 31% особей. Тип А встречался с частотой 25%, тип В – 19%, типы С и D – по 12.5%.

Разнообразие вариантов окраски у ящериц Башкирии оказалось намного больше. На основе анализа литературных данных были выделены типичные варианты рисунка *L. agilis*, указанные как наиболее часто встречаемые в большинстве определителей пресмыкающихся, и атипичные варианты, упоминавшиеся разными авторами (Сухов, 1948; Терентьев, Чернов, 1949; Гагина, Скалон, 1965; Банников, Даревский, 1969; Яблоков, Баранов, 1971; Баранов, 1973; Прыткая ящерица, 1976; Ананьева, Даревский, 2004; Ручин, Майсова, 2009) (табл. 2).

Рисунок спины является наиболее хорошо изученным и имеет большую вариативность, чем рисунок остальных частей тела. Ящерицы с типичным и атипичным вариантами рисунка спины встречаются в исследованных нами популяциях примерно в равном соотношении, причем преобладают атипичные варианты. Только у ящериц, отловленных у подножия горы Юрактау, типичный рисунок спины встречался чаще, чем атипичный (табл. 3). Во всех местах отлова частота самцов с атипичным рисунком спины была выше, чем с типичным, в то время как среди самок чаще встречались особи с типичным рисунком.

Особи тюменской и башкирской популяций ящериц не имели одинаковых вариантов окраски. Это можно объяснить либо действием отбора, который обуславливает преимущественное выживание особей с определенными вариантами окраски в зависимости от биотопических и микроклиматических условий обитания, либо изоляцией, особенно выраженной в горных местностях.

Генотипирование особей тюменской популяции показало отсутствие качественных разли-

Таблица 2

Варианты рисунка разных частей тела ящериц *Lacerta agilis* Башкирии

Часть тела	Пол	Типичный	Атипичный
Спина	Самцы	Полосы светло- или темно-зеленого цвета с черными или темно-коричневыми пятнами	Полосы светло- или темно-коричневого цвета с черными или темно-коричневыми пятнами
	Самки	Полосы светло-коричневого, кремового или темно-серого цвета с черными или темно-коричневыми пятнами	Полосы светло-зеленого цвета с черными или темно-коричневыми пятнами
Голова	Самцы	Темные пятна	Пятна отсутствуют
	Самки	Пятна на теменных щитках иногда заходят на височные щитки или спину	Пятна на всей голове или отсутствуют
Брюхо	Самцы	Все брюхо покрыто пятнами эллипсовидной формы	Пятна частично или полностью отсутствуют
	Самки	Пятна отсутствуют	Округлые пятна на первых рядах брюшных щитков
Бока самцов и самок		Наличие маленьких белых глазков	Глазки сливаются, образуя полосы вдоль тела
Передние конечности самцов и самок		Хаотично расположенные пятна, большее число которых в районе предплечья	Пятна сливаются в звездчатый рисунок
Задние конечности самцов и самок		Два белых пятна с черной окантовкой, которые у самцов с возрастом исчезают	Присутствие пятен у взрослых самцов. Наличие пятен у самок

чий ISSR-паттернов у особей с разными подтипами окраски. Всего с использованием 8 праймеров было получено и проанализировано 83 ISSR-бэнды, из которых 77 (более 92%) были полиморфны (табл. 4). В целом уровень генетической изменчивости прыткой ящерицы оказался достаточно высоким, сопоставимым с показателями широко распространенного на исследованных территориях вида амфибий – остромордой лягушки *Rana arvalis* (Nilsson, 1842), оценка изменчивости которого производилась на основе аналогичного набора генетических маркеров (Zhigileva et al., 2014).

Таблица 3

Частота встречаемости особей с атипичным вариантом рисунка спины ящериц из разных мест отлова в Башкирии, %

Группа	Юрактау	Куштау	Тратау	Всего
Самцы	58	76	64	66
Самки	34	48	41	41
Всего	46	61	52	53

Показатели генетической изменчивости взрослых ящериц были меньше таковых ювенильных особей почти в 2 раза. Это может быть связано с высоким давлением естественного отбора, в результате которого носители определенных генотипов не доживают до половой зрелости, что влияет на разнообразие генотипов среди половозрелых особей популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прытки ящерицы, обитающие в окрестностях г. Тюмень (Западная Сибирь), имеют меньшие размеры тела по сравнению с ящерицами, обитающими в Башкирии (Южный Урал). Вариабельность морфометрических показателей ящериц невысокая в обоих районах исследования. В тюменской популяции выделено 5 подтипов окраски спины взрослых особей прыткой ящерицы, из которых наиболее часто (31%) встречается подтип *E*. Выделенные подтипы окраски являются разновидностями типа *exigua*, преоблада-

Таблица 4

Показатели генетической изменчивости ящериц *Lacerta agilis* по ISSR-маркерам

Показатель	Ювенильные особи	Половозрелые особи	Всего
Количество особей (<i>n</i>)	26	16	42
Наблюдаемое число аллелей (<i>n_a</i>)	1.83	1.46	1.93
Эффективное число аллелей (<i>n_e</i>)	1.45	1.29	1.54
Генетическое разнообразие Неи (<i>h</i>)	0.27	0.17	0.32
Число полиморфных бэндов	69	38	77
% полиморфных бэндов	83.13	45.78	92.77

дающего у восточной группы популяций *L. agilis*. Большая часть особей прыткой ящерицы башкирской популяции имеет атипичный вариант рисунка спины; доля особей с атипичным рисунком выше среди самцов.

Установлен высокий уровень генетической изменчивости прыткой ящерицы по ISSR-PCR-маркерам, более 92% которых полиморфны. Показатели генетической изменчивости в половозрелой части популяции прыткой ящерицы в 1.5 – 2 раза ниже, чем среди ювенильных особей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Даревский И. С. 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии / Зоол. ин-т РАН. СПб. 103 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С. 1969. Жизнь животных. М. : Просвещение. Т. 4, ч. 2. 478 с.
- Баранов А. С. 1973. Особенности окраски прыткой ящерицы Европейской части СССР и Закавказья // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 3-й герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 25 – 27.
- Булахова Н. А. 2004. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (География, экология, морфология) : дис. ... канд. биол. наук. Томск. 283 с.
- Гагина Т. В., Скалон В. Н. 1965. Пресмыкающиеся Восточной Сибири // Герпетология. Ташкент : Наука. С. 17 – 23.
- Гречко В. В., Федорова Л. В., Рябинин Д. М., Рябинина Н. Л., Чобану Д. Г., Косушкин С. А., Даревский И. С. 2006. Молекулярные маркеры ядерной ДНК в исследовании видообразования и систематики на примере ящериц «комплекса *Lacerta agilis*» (Sauria : Lacertidae) // Молекулярная биология. Т. 40, № 1. С. 61 – 73.
- Котенко Т. И., Свириденко Е. Ю. 2010. Изменчивость окраски и рисунка прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae) : методические аспекты // Вестник зоологии. Т. 44, № 2. С. 137 – 162.
- Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / отв. ред. А. В. Яблоков. 1976. М. : Наука. 360 с.
- Ручин А. Б., Майсова А. Н. 2009. Биология прыткой ящерицы в Мордовии // Биологические науки Казахстана. № 3. С. 57 – 65.
- Симонов Е. П. 2008. Анализ полового диморфизма в популяциях прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из разных природных зон юга Западной Сибири // Современная герпетология. Т. 8, вып. 1. С. 39 – 49.
- Сухов Г. Ф. 1948. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 7. С. 101 – 117.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М. : Сов. наука. 340 с.
- Щепина Н. А. 2009. Ящерицы Прибайкалья и Забайкалья // Бюл. Самарская Лука. Т. 18, № 1. С. 138 – 142.
- Яблоков А. В., Баранов А. С. 1971. Некоторые итоги и перспективы изучения прыткой ящерицы в пределах ареала // Материалы заседания межсекционной группы по проблеме «Исследование вида в пределах ареала». Вильнюс : Мокслас. Вып. 2. С. 14 – 15.
- Bender W., Pierre S., Hognes D. S. 1983. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from Ace and rosy loci of bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // J. of Molecular Biology. Vol. 168, № 1. P. 17 – 33.
- Gullberg A., Tegelström H., Olsson M. 1997. Microsatellites in the sand lizard (*Lacerta agilis*) : description, variation, inheritance, and applicability // Biochemical Genetics. Vol. 35, № 7/8. P. 281 – 295.
- Kalyabina S. A., Milto K. D., Ananjeva N. B., Legal L., Joger U., Wink M. 2001. Phylogeography and systematics of *Lacerta agilis* based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences : first results // Russ. J. of Herpetology. Vol. 8, № 2. P. 149 – 158.
- Madsen T., Olsson M., Wittzell H., Stille B., Gullberg A., Shine R., Andersson S., Tegelström H. 2000. Population size and genetic diversity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adders (*Vipera berus*) // Biological Conservation. № 94. P. 257 – 262.
- Olsson M., Madsen T., Wapstra E., Silverin B., Ujvari B., Wittzell H. 2005. MHC, health, color, and reproductive success in sand lizards // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol. 58, № 3. P. 289 – 294.
- Ryabinin D. M., Grechko V. V., Darevsky I. S., Ryskov A. P., Semenova S. K. 1996. Comparative study of DNA repetitive sequences by means of restriction endonucleases among populations and subspecies of some lacertid lizard species // Russ. J. of Herpetology. Vol. 3, № 2. P. 178 – 185.
- Yeh F. C., Yang R., Boyle T. 1999. POPGENE. Version 1.31 / University of Alberta and Centre for International Forestry Research. Edmonton.
- Zhigileva O. N., Kirina I. Y., Burakova A. V. 2014. Genetic diversity and differentiation of the moor frog (*Rana arvalis*) in Western Siberia // Herpetology Notes. Vol. 7. P. 569 – 574.

И. И. Больных, О. Н. Жигилева

**COLOR POLYMORPHISM AND GENETIC VARIABILITY
OF THE SAND LIZARD (*LACERTA AGILIS*) (LACERTIDAE, SAURIA)
IN THE SURROUNDINGS OF THE TYUMEN AND STERLITAMAK CITIES**

I. I. Bolnykh and O. N. Zhigileva

*Tyumen State University
10 Semakova Str., Tyumen 625003, Russia
E-mail: zhigileva@mail.ru*

The paper presents data on the variability of basic morphological characters of the sand lizard (*Lacerta agilis*) inhabiting the vicinities of the cities Tyumen (Western Siberia) and Sterlitamak (Southern Urals). Five subtypes of back coloration were identified. Typical and atypical variants of the coloration pattern are described. A high level of the genetic variability of the ISSR markers of sand lizards was revealed. It was significantly lower in the group of mature individuals as compared to juveniles.

Key words: *Lacerta agilis*, morphology, exterior signs, color polymorphism, genetic variability, DNA markers, Western Siberia, Southern Urals.