



УДК 598.112.23:591.3

DOI <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.13.2025.10>

АЛОМЕТРИЧНИЙ РІСТ І ФОРМУВАННЯ СТАТЕВОГО ДИМОРФІЗМУ В ОНТОГЕНЕЗІ СКЕЛЬНОЇ ЯЩІРКИ *DAREVSKIA LINDHOLMI* (SZCZERBAK, 1962)

В. М. Песков¹, І. О. Синявська², І. Б. Доценко³, Р. К. Романюк⁴

Рід скельних ящірок *Darevskia* є важливим модельним об'єктом вивчення процесів видоутворення в рептилій, зокрема як приклад ретикулярної еволюції. Цей рід включає не лише бісексуальні, але й партеногенетичні види. Його систематика та таксономія постійно ускладнюються, базуючись на результатах молекулярно-генетичних, морфологічних і екологічних досліджень.

У літературі є дуже нечисленні відомості про особливості зовнішньої морфології єдиного в українській фауні аборигенного бісексуального виду скельної ящірки – *D. lindholmi*. Зокрема, майже відсутні дані про її вікову мінливість, зміни розмірів і пропорцій тіла та його частин у різних вікових групах різностатевих особин. Вивчення цих питань має значення для методики формування та дослідження вибірок, оскільки очевидно, що вибірки з різним віковим і статевим складом можуть показувати різні результати щодо ознак зовнішньої морфології під час складання видових описів. Тому метою роботи стало вивчення особливостей росту, формування статевого диморфізму в онтогенезі *D. lindholmi*; з'ясування ефективності використання статистичного аналізу для корекції похибок у порівнянні вибірок з особин різного віку та статі.

Матеріалом для дослідження стали 43 особини *D. lindholmi* із Криму. Було використано 33 ознаки розмірів і пропорцій тварин. Дані обробляли за допомогою факторного та дискримінантного аналізів. Виявлено, що дискримінантний аналіз дозволяє достовірно віднести кожну особину до окремої статеві-вікової групи та дає змогу формувати зіставні вибірки для будь-яких порівняльних описів. Мінливість морфометричних ознак в онтогенезі на 91,5% характеризується першими

¹ кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник
(Національний науково-природничий музей НАН України, м. Київ)
e-mail: vladimir.peskov53@gmail.com
ORCID: 0000-0002-2389-6546

² кандидат біологічних наук, науковий співробітник
(Інститут зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України, м. Київ)
e-mail: irasinyavska@gmail.com
ORCID: 0000-0002-7778-6254

³ кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник
(Національний науково-природничий музей НАН України, м. Київ)
e-mail: icoronella@gmail.com
ORCID: 0000-0003-2127-1064

⁴ кандидат біологічних наук, доктор педагогічних наук, професор,
професор кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи
(Житомирський державний університет імені Івана Франка, м. Житомир)
e-mail: romaniuk-r@zu.edu.ua
ORCID: 0000-0002-6306-7427

двома головними компонентами. Перша становить 89,1% дисперсії, має високі факторні навантаження всіх ознак, що свідчить про їхню корельовану мінливість. Статеві відмінності за більшістю мірних ознак у ящірки Ліндгольма практично відсутні. За загальним розміром тіла самці більші за самок, проте, маючи майже однакові розміри тіла, мають більші абсолютні та відносні розміри голови та кінцівок. Зі збільшенням віку мінливість пропорцій тіла зростає. Вплив віку на мінливість лінійних розмірів тіла вищий, ніж на його пропорції.

Ключові слова: скельні ящірки, *Darevskia lindholmi*, зовнішня морфологія, вікові та статеві відмінності, видові ознаки, факторний та дискримінантний аналіз, вибірки.

ALLOMETRIC GROWTH AND THE FORMATION OF SEXUAL DIMORPHISM IN THE ONTOGENY OF THE ROCK LIZARD, DAREVSKIA LINDHOLMI (SZCZERBAK, 1962)

V. M. Peskov, I. A. Syniavska, I. B. Dotsenko, R. K. Romaniuk

The genus of rock lizards *Darevskia* is an important model object for studying speciation processes in reptiles, in particular as an example of reticulate evolution. This genus includes not only bisexual but also parthenogenetic species. Its systematics and taxonomy are constantly becoming more complex, based on the results of molecular genetic, morphological, and ecological studies.

There is very little information in the literature about the external morphology of the only aboriginal bisexual species of rock lizard in the Ukrainian fauna – *D. lindholmi*. In particular, there is almost no data on its age variability, changes in the size and proportions of the body and its parts in different age groups of heterosexual individuals. The study of these issues is important for the methodology of sample formation and research, since it is obvious that samples with different age and sex compositions may show different results regarding external morphological characteristics when compiling species descriptions. Therefore, the aim of this work was to study the characteristics of growth and the formation of sexual dimorphism in the ontogenesis of *D. lindholmi* and to determine the effectiveness of statistical analysis for correcting errors when comparing samples of individuals of different ages and sexes.

The material for the study was 43 individuals of *D. lindholmi* from Crimea. Thirty-three characteristics of the size and proportions of the animals were used. The data were processed using factor and discriminant analyses. It was found that discriminant analysis allows each individual to be reliably assigned to a specific sex-age group and enables the formation of comparable samples for any comparative descriptions. The variability of morphometric characteristics in ontogenesis is 91,5% characterized by the first two principal components. The first accounts for 89,1% of the variance and has high factor loadings for all traits, indicating their correlated variability. There are practically no sex differences in most measured traits in Lindholm's lizard. In terms of overall body size, males are larger than females, but with almost identical body sizes, they have larger absolute and relative head and limb sizes. With increasing age, the variability of body proportions increases. The influence of age on the variability of linear body dimensions is higher than on its proportions.

Key words: rock lizards, *Darevskia lindholmi*, external morphology, age and sex differences, species characteristics, factor and discriminant analysis, samples.

Вступ

Скельні ящірки вже понад 70 років є важливим модельним об'єктом для вивчення еволюції та процесів видоутворення в рептилій, зокрема як приклад сітчастої еволюції. Систематика й таксономічна структура роду скельних ящірок *Darevskia* Agribas, 1999 є досить складною і неперервно ускладнюється та поповнюється відкриттями й описами нових видів. Особливо це характерно в останні два десятиліття, коли відбувається зростання еволюційних філогенетичних досліджень з використанням молекулярно-генетичних методів, застосу-

вання їх у систематиці рептилій (що привело до її бурхливого розвитку та появи багатьох нових нижчих таксонів). Щодо роду *Darevskia* цей процес ускладнюється ще й тим, що рід включає не тільки двостатеві, бісексуальні, а й партеногенетичні види, які утворилися шляхом гібридизації близьких і симпатричних видів роду *Darevskia* у процесі еволюції. Це дозволило партеногенетичним скельним ящіркам утворити стійкі локальні популяції, зберегтися і розселитися у складних умовах гірських біотопів завдяки підвищеній ефективності розмноження, а також змінам моделі поведінки партено-

видів, що складаються майже виключно із самок, у бік зменшення агресивності в територіальних і репродуктивних відносинах.

Молекулярно-генетичні дослідження останніх років, здійснені за допомогою електрофорезу алозимів, вивчення мітохондріальної та ядерної ДНК (MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1997; Fu et al., 1998; Fu et al., 2000; MacCulloch et al., 2000), інші, доводять, що партеновиди кавказьких скельних ящірок виникли в результаті гібридизації бісексуальних видів і розмножуються шляхом клонування. Аналіз мітохондріальної ДНК двох партеногенетичних видів *D. armeniaca* та *D. dahli*, які мають гібридне походження та спільного предка *D. mixta* (Tarkhnishvili et al., 2017), доводить, що зворотні схрещування та мутації є найбільш імовірними причинами генетичного розмаїття як між партеногенетичними формами, так і всередині них.

Деякі герпетологи (Ahmadzadeh et al., 2013) підкреслюють, що скельні ящірки роду *Darevskia* містять багато криптичних видів або видових комплексів, де висока загальна морфологічна схожість між видами поєднується з порівняно високою морфологічною мінливістю всередині популяцій. Це ще більше ускладнює систематику цього роду, для розмежування видів скельних ящірок, які поширені в північному Ірані, авторами було застосовано дослідження ядерних і мітохондріальних генів у поєднанні з екологічним моделюванням і аналізом морфологічних ознак тварин.

Загалом варто зазначити, що рід *Darevskia* Arribas, 1999 є одним із найбільш перспективних щодо дослідження еволюційних шляхів розвитку рептилій. Його філогенія та генетична структура становлять стійкий науковий інтерес, а систематика й таксономія залишаються не досить вивченими. В одній з найбільш відомих баз даних із систематики рептилій (The Reptile ..., 2025) рід *Darevskia* Arribas, 1999 налічує 42 види, а в базі Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2025) – 37 видів, в останній базі вид *D. lindholmi* наводиться двічі – за авторством (Lantz & Cyren, 1936) та (Szczerbak, 1962). Варто зазначити, що перші автори, хоча й дали назву виду, не наводять його опису, тоді як вітчизняний герпетолог М. Щербак, який скористався вже існуючою назвою, уперше дає його опис, тому саме його авторство треба визнати згідно із правилами Міжнародного кодексу зоологічної номенклатури (International ..., 1999).

У фауні України скельні ящірки роду *Darevskia* представлені одним аборигенним видом (*D. lindholmi*) та двома видами-вселенцями (*D. armeniaca* та *D. dahli*) (Список ..., 2025). Їх вивчення має великий науковий потенціал (експериментальний також) щодо дослідження походження рептилій, особливостей їхнього еволюційного розвитку, становлення та порівняльного аналізу популяцій двостатевих і партеногенетичних видів, питань порівняльної морфології плазунів тощо. Саме згідно з такими міркуваннями в 1963 р. видатні герпетологи М. Щербак та І. Даревський, скориставшись подібністю скелястих ландшафтів по берегах р. Тетерів із гірськими масивами Закавказзя, започаткували експеримент з інтродукції в с. Дениші Житомирської області партеногенетичного виду *Lacerta armeniaca* (нині рід *Darevskia*). Згодом виявилося, що випадково інтродуковано було ще один партеновид скельних ящірок – *D. dahli*. Історія цього експерименту, його результати, сучасний стан популяцій, інвазивний потенціал двох партеногенетичних видів-вселенців описано в попередніх роботах авторів (Доценко та ін., 2008–2009; Доценко, 2014; Гарбар та ін., 2022). Авторами також були виконано дослідження морфології нативного (кримського) двостатевого виду *D. lindholmi* (Peskov & Syniavska, 2016). У всіх цих роботах наведено огляди літератури з вивчення роду *Darevskia* та дані щодо зовнішньої морфології партеногенетичних і бісексуальних видів.

Про єдиний в українській герпетофауні нативний двостатевий вид скельних ящірок – *D. lindholmi* (Szczerbak, 1962), зокрема, про особливості його зовнішньої морфології та вікову мінливість, даних у літературі небагато. Вони майже вичерпуються видовими описами у джерелах, наведених в оглядах і списках літератури робіт, згаданих вище. В описах переважно містяться дані по фолідозу, що стосуються кількості, форми та пропорцій рогових щитків і лусок. Щодо розмірів і пропорцій тіла та його частин ящірки Ліндгольма, їх змін у різних вікових групах різної статі, даних дуже мало. Проте дослідження саме цих питань є важливим з погляду методів формування та вивчення вибірок, складання видових описів, оскільки зрозуміло, що різні за віковим і статевим складом вибірки показують різні результати під час дослідження зовнішньої морфології саме розмірних ознак. Статистичні ж методи дозволяють досто-

вірно віднести кожну особину до окремої статеві-вікової групи і, таким чином, мати змогу формувати зіставні вибірки в будь-яких порівняльних описах.

Тому метою роботи стало вивчення особливостей аллометричного росту та формування статеві диморфізму в онтогенезі скельної ящірки *D. lindholmi*, з'ясування ефективності використання його результатів для порівняння і виявлення онтогенетичних відмінностей різних статеві-вікових груп ящірок.

Матеріал і методи

У роботі використано дані з морфометрії ящірки Ліндгольма – *D. lindholmi*, одержані в результаті опрацювання наукової колекції Відділу зоології Національного науково-природничого музею НАН України. Матеріал зібрано М. Щербак у період з 1956 по 1976 рр. та Є. Писанцем у 2003 р. у різних ділянках гірського Криму. Усього опрацьовано 43 екз., з яких 31 дорослих особин (15 самок, 16 самців), 4 напівдорослі самки ($L = 46,0\text{--}47,0$ мм) і 8 ювенільних ящірок без визначення статі ($L = 25,5\text{--}39,0$ мм) (табл. 1).

Виміри здійснено за 33 ознаками згідно зі схемою зовнішніх промірів, що зазвичай використовуються у вивченні ящірок. Список ознак наводиться в таблиці 2 разом зі значеннями факторних навантажень на перші три головні компоненти (далі – ГК). Проміри робилися з використанням штангенциркуля з точністю до 0,1 мм та стереомікроскопа МБС-9 за збільшення 1х8. Дані мінливості вимірюваних ознак опрацьовані з використанням факторного (Kim & Mueller, 1994) та дискримінантного (Клеска, 1980) аналізів. Порівняння

груп ящірок, попередньо сформованих за розміром, статтю та статевію зрілістю, здійснено із застосуванням тесту Крускала – Воліса (Kruskal – Wallis test) (Ostertagova et al., 2014). Розрахунки виконані за допомогою пакета “STATISTICA 6.0”.

Результати та їх обговорення

Розподілоособин за значеннями ГК 1 (табл. 2) відображає збільшення лінійних розмірів тіла ящірок в онтогенезі за всіма 33 морфометричними ознаками. Довжина тіла (L , мм) варіює від 25,5 мм у ювенільних особин до 63 мм у дорослих самців і до 65 мм – у дорослих самок.

ГК 2 (2,42%) має незначну долю залишкової дисперсії використаних ознак у досліджуваному матеріалі та малу величину факторних навантажень, які варіюють в інтервалі від $-0,32$ до $0,44$ (див. табл. 2). Зважаючи на те, що кореляція довжини тіла з ГК 2 майже відсутня ($0,03$), робиться висновок, що дана компонента описує мінливість відносної величини деяких ознак, які характеризують зміну пропорцій різних частин тіла в онтогенезі *D. lindholmi*.

У ювенільних ящірок з довжиною тіла від 25,5 до 27 мм пропорції тіла майже не змінюються, у напівдорослих статеві незрілих ($L = 38,0\text{--}47,0$ мм), у дорослих статеві зрілих ($L = 50,0\text{--}65,0$ мм) особин диференціація за пропорціями тіла помітно зростає. У частини дорослих самців (43,8%) і самок (60,0%), які мають позитивні значення ГК 2, відносна величина шести ознак (7, 9, 5, 6, 4 і 8)¹ зростає зі збільшенням значень ГК 2,

¹ Тут і далі в тексті номери ознак наведені в порядку збільшення їхніх факторних навантажень.

Таблиця 1

Матеріал дослідження

№ у колекції	Місце збору* (дані етикетки)	Дата	Кількість	Колектор
SR2043	Алуштинський р-н, заказник «Веселий шпиль».	3 травня 1959 р.	8	М. Щербак
SR2046/14031, SR2046/14032	Околиці с. Генеральське. Там само.	5 травня 1958 р. 13 липня 1958 р.	2	М. Щербак
			1	М. Щербак
SR162F	Феодосійський р-н, с. Громівка.	липень 1974 р.	12	М. Щербак
SR2100	Окол. Сонцегорська.	травень 1958 р.	8	М. Щербак
SR2081	Крим	1956–1959 рр.	3	М. Щербак
SR2101	Південний берег Криму.	1957 р.	2	М. Щербак
SR2075	Крим	1956 р.	1	М. Щербак
SR2089	Крим	–	2	М. Щербак
SR2094	Крим	–	3	М. Щербак
SR4127	Куйбишівський р-н	2003 р.	1	Є. Писанець

*Примітка. Збори проведено на території АР Крим, «–» – точна дата відбору невідома.

тоді як шести інших (33, 24, 27, 23, 22 і 10), навпаки, зменшується (табл. 3). Перша група ознак характеризує мінливість пропорцій тулуба (4–7) і хвоста (8, 9), друга – пропорцій голови (10) і кінцівок (22–24, 27, 33). У другій частини дорослих самців (56,2%) і самок (40,0%) з негативними значеннями ГК 2 відмічається протилежний характер мінливості пропорцій тіла. Зі збільшенням значень ГК 2 зменшується відносна величина ознак першої групи (7, 9, 5, 6, 4, 8) і збільшується другої (33, 24, 27, 23, 22 і 10).

Наведені вище дані свідчать про те, що з віком у ящірки Ліндгольма суттєво зро-

стає мінливість пропорцій тіла. Водночас вплив віку на мінливість лінійних розмірів тіла (Kruskal – Wallis test: $H = 18,29468$, $p = 0,0001$) вище, ніж на мінливість його пропорцій (Kruskal – Wallis test: $H = 7,185434$, $p = 0,0275$). Достовірних відмінностей між самцями і самками за лінійними розмірами (Kruskal – Wallis test: $H = 3,219048$, $p = 0,0728$) та пропорціями тіла (Kruskal – Wallis test: $H = 0,6857143$, $p = 0,4076$) не виявлено.

Усі основні статистичні показники варіаційного ряду (межі варіювання (min – max), середнє їх значення (M), а також середнє квадратичне відхилення (Sx) для вибірки

Таблиця 2
Факторні навантаження морфометричних ознак на перші три головні компоненти (ГК)
у *D. lindholmi*

№	Морфометричні ознаки, мм	ГК 1	ГК 2	ГК 3
1	Загальна довжина тіла	-0,98	0,03	-0,03
2	Довжина тулуба	-0,95	0,06	-0,02
3	Довжина гленоацетобулярної відстані	-0,93	0,04	-0,03
4	Ширина тулуба на рівні грудної клітки	-0,93	0,19	-0,23
5	Висота тулуба на рівні грудної клітки	-0,94	0,23	-0,10
6	Ширина тулуба на рівні таза	-0,93	0,22	0,10
7	Висота тулуба на рівні таза	-0,85	0,44	0,07
8	Висота хвоста біля його основи	-0,97	0,10	-0,01
9	Ширина хвоста біля основи	-0,92	0,29	0,09
10	Довжина голови	-0,98	-0,12	-0,03
11	Відстань від кінчика носа до слухового отвору	-0,99	-0,09	-0,02
12	Ширина голови спереду слухових отворів	-0,98	0,05	0,01
13	Ширина пілеуса між 2–3 надорбітальними щитками	-0,96	0,03	-0,10
14	Відстань між куточками очей	-0,96	-0,01	-0,03
15	Відстань між ніздрями	-0,86	0,09	0,17
16	Максимальна висота голови	-0,97	0,06	0,04
17	Відстань від кінчика морди до переднього краю ока	-0,98	-0,03	-0,02
18	Відстань від переднього краю ока до слухового отвору	-0,98	-0,02	-0,04
19	Довжина ока	-0,90	-0,06	0,26
20	Вертикальний діаметр слухового отвору	-0,94	0,00	0,17
21	Відстань від кінчика морди до краю комірця	-0,98	-0,08	-0,07
22	Довжина передньої кінцівки	-0,97	-0,14	-0,01
23	Довжина плеча	-0,93	-0,18	-0,16
24	Довжина передпліччя	-0,91	-0,29	-0,21
25	Довжина кисті	-0,95	-0,05	0,07
26	Довжина 4-го пальця кисті	-0,94	-0,04	0,05
27	Довжина кігтя 4-го пальця кисті	-0,90	-0,25	0,26
28	Довжина задньої кінцівки	-0,98	-0,08	-0,06
29	Довжина стегна	-0,96	0,03	-0,05
30	Довжина гомілки	-0,93	-0,08	-0,21
31	Довжина ступні	-0,97	-0,01	0,05
32	Довжина 4-го пальця стопи	-0,95	0,01	-0,02
33	Довжина кігтя на 4-му пальці стопи	-0,87	-0,32	0,18
Загальна варіація (of total variance), %		89,06	2,42	1,40

Таблиця 3

Варіювання морфометричних ознак у дорослих самців і самок *D. lindholmi*

№	Males (n = 16)				Females (n = 15)			
	min	max	M	Sx	min	Max	M	Sx
1	51,0	63,0	57,58	3,892	50,0	65,0	57,18	5,093
2	32,0	41,0	36,58	2,720	31,0	44,0	37,26	3,904
3	23,0	32,0	27,23	2,644	23,5	33,0	27,92	3,154
4	5,5	8,3	6,87	0,869	5,2	8,8	6,88	1,136
5	4,8	7,3	6,21	0,707	4,8	8,0	6,19	1,054
6	6,0	8,1	7,08	0,616	5,3	9,0	7,38	1,187
7	4,0	7,4	5,75	0,995	4,9	7,5	6,13	0,894
8	5,0	6,3	5,60	0,433	4,4	6,4	5,44	0,644
9	3,9	5,4	4,69	0,489	3,1	5,5	4,46	0,776
10	12,7	15,3	14,27	0,911	11,9	15,4	13,66	1,127
11	13,1	16,0	14,79	0,999	12,1	15,8	14,05	1,187
12	7,0	9,9	8,56	0,802	6,4	9,8	8,19	1,036
13	5,0	6,8	5,90	0,621	5,1	6,7	5,80	0,486
14	4,3	5,8	5,07	0,541	4,2	5,5	4,89	0,417
15	1,6	2,0	1,85	0,138	1,5	2,1	1,78	0,186
16	5,1	7,1	5,99	0,645	4,5	7,0	5,79	0,799
17	5,0	6,6	5,79	0,543	4,5	6,5	5,69	0,600
18	4,9	6,8	5,76	0,584	4,3	6,6	5,60	0,688
19	2,0	2,7	2,34	0,221	2,0	2,5	2,27	0,167
20	2,0	2,6	2,18	0,177	1,8	2,4	2,08	0,163
21	18,5	23,0	20,92	1,552	17,0	22,0	19,80	1,461
22	17,3	23,7	20,56	1,943	16,4	22,0	19,26	1,899
23	4,7	7,3	6,14	0,723	5,2	6,7	5,94	0,458
24	4,0	6,4	5,34	0,682	4,4	5,9	5,02	0,485
25	7,3	10,6	9,08	0,922	7,2	9,8	8,52	0,845
26	5,5	7,9	6,82	0,760	5,6	8,2	6,66	0,811
27	1,2	1,8	1,46	0,192	1,1	1,7	1,41	0,201
28	28,4	36,4	32,43	2,712	27,5	36,1	31,36	2,643
29	8,0	12,2	10,30	1,227	8,1	12,0	9,92	1,243
30	6,3	8,3	7,23	0,722	5,4	8,4	6,82	0,859
31	13,3	17,4	15,31	1,210	13,0	17,1	14,85	1,312
32	9,8	12,7	11,32	0,924	9,4	13,0	11,07	1,148
33	1,2	2,2	1,82	0,337	1,4	2,5	1,86	0,347

дорослих самців (n = 16) і самок (n = 15) подано в таблиці 3.

Статеві відмінності за окремими ознаками. Довжина тіла (L, мм) у дослідженій вибірці варіює: від 25,5 мм (у ювенільних особин) до 63 мм (у дорослих самців) і до 65 мм (у дорослих самок). За різними літературними даними, довжина тіла в дорослих статевозрілих особин може сягати понад 70 мм (у самців 72,6 мм, у самок 71,2 мм).

Варіювання довжини тіла дорослих статевозрілих самок (CV = 8,91%) і самців (CV = 6,76%) майже однакове (див. табл. 3). За середніми значеннями довжини тіла й більшості (31–94%) інших ознак статеві відмін-

ності відсутні ($t = 0,25\text{--}1,88$; $P > 0,05$). Самці і самки достовірно відрізняються тільки за однією ознакою. Зокрема, відстань від кінчика морди до краю комірця (ознака 21 (див. табл. 2)) у самців ($M_s = 20,92$ мм) порівняно із самками ($M_s = 19,80$ мм) у середньому дещо більша ($t = 2,07$; $P < 0,05$).

Факторний аналіз морфологічного розмаїття ящірок за лінійними розмірами тіла проводили шляхом опрацювання матриці DE, яка містить інформацію про узагальнені відмінності між ними за лінійними розмірами тіла². Такий аналіз дозволяє не тільки

² Через значний об'єм самої матрицю DE в тексті статті ми не наводимо.

Таблиця 4

Коефіцієнти кореляції морфологічних дистанцій (DE) з головними компонентами

№ особин	Вік	Стать	L, мм	ГК 1	ГК 2
2–6	juvenis	–	25,5–33,0	0,877–0,952	0,278–0,460
7	?	♀	36,0	0,695	0,686
1, 8–12	subadultus	♀	38,0–47,0	–0,401–0,573	0,784–0,955
13–27	adultus	♀	50,0–65,0	–0,765 – –0,994	–0,229–0,629
28–43	adultus	♂	54,0–63,0	–0,916 – –0,992	–0,212–0,370
			Prp. Totl	79,84	18,11

Примітка: напівжирним шрифтом позначено статистично достовірні коефіцієнти кореляції.

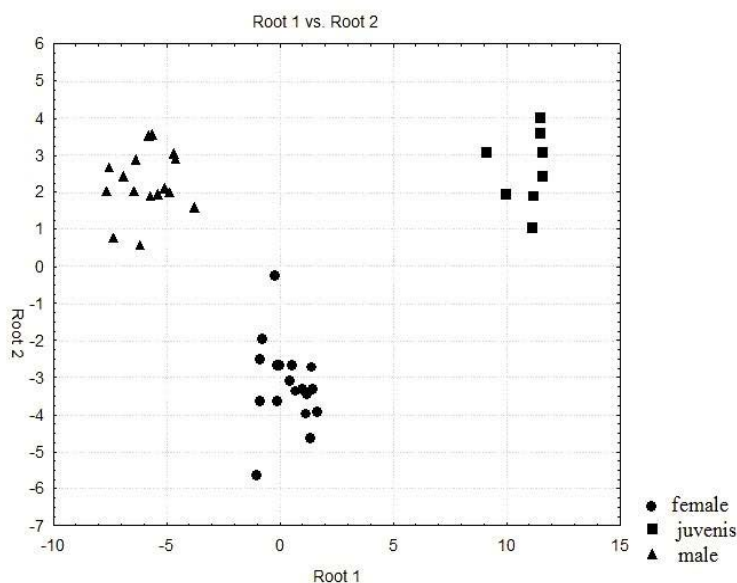


Рис. 1. Розподіл ювенільних (квадрат) і дорослих (самці – трикутник, самки – коло) ящірок Ліндгольма у просторі значень ГК 1 (Root 1) і ГК 2 (Root 2)

виявити розмірно-вікову неоднорідність досліджуваної вибірки, але й оцінити вірогідність правильного віднесення кожної особини до визначеної вікової групи (табл. 4).

Морфологічне розмаїття *D. lindholmi* досить повно (97,95%) характеризується ГК 1 і ГК 2 (див. табл. 4). Перша головна компонента (ГК1) відображає максимальні відмінності між ювенільними та дорослими особинами за лінійними розмірами тіла, маркуючи перших високими позитивними (0,877–0,952), других – негативними (самців – від –0,916 до –0,992; самок – від –0,765 до –0,994) кореляціями. ГК 2 маркує високими позитивними кореляціями (0,784–0,955) групу напівдорослих (subadultus) особин. Самка з $L = 36,0$ мм має практично однакові, але статистично недостовірні коефіцієнти кореляції з ГК 1 (0,695) і ГК 2 (0,686), тому однозначно віднести її до будь-якої вікової групи важко. За

результатами дискримінантного аналізу виявилось, що ця самка ($L = 36,0$ мм) за лінійними розмірами тіла майже у 2,3 раза ближче до напівдорослих особин ($SqMD = 181,98$), ніж до ювенільних ($SqMD = 425,40$), що дозволяє віднести її до вікової групи subadultus.

За результатами факторного аналізу, мінливість 33 морфометричних ознак у постембріональному розвитку ящірки Ліндгольма на 94% описується першими трьома головними компонентами. На ГК 1 припадає 89,1% від загальної дисперсії. Усі ознаки мають досить значну величину факторних навантажень на цей фактор, які варіюють від 0,85 (висота тулуба на рівні таза) до 0,99 (відстань від кінчика носа до слухового отвору). Це є свідченням високого рівня скорельованості в мінливості морфометричних

ознак скельної ящірки, що зумовлено домінуванням ростового фактору.

Характер розподілу у просторі значень першої і другої головних компонент (рис. 1) свідчить, що мінімальні загальні розміри тіла характерні для ювенільних екземплярів, максимальні – для дорослих самців. Загальні розміри тіла самок більші порівняно з ювенільними, але помітно поступаються дорослим самцям.

Збільшення лінійних розмірів тіла в постнатальному розвитку скельної ящірки становить основу онтогенетичного тренду в мінливості морфометричних ознак.

Дискримінантний аналіз морфологічної диференціації проводився з метою оцінювання рівня і характеру узагальнених відмінностей ($SqMD$) між особинами різного віку та статі. На його основі можна стверджувати, що за лінійними розмірами тіла самці помітно крупніші за самок; найбільш дифе-

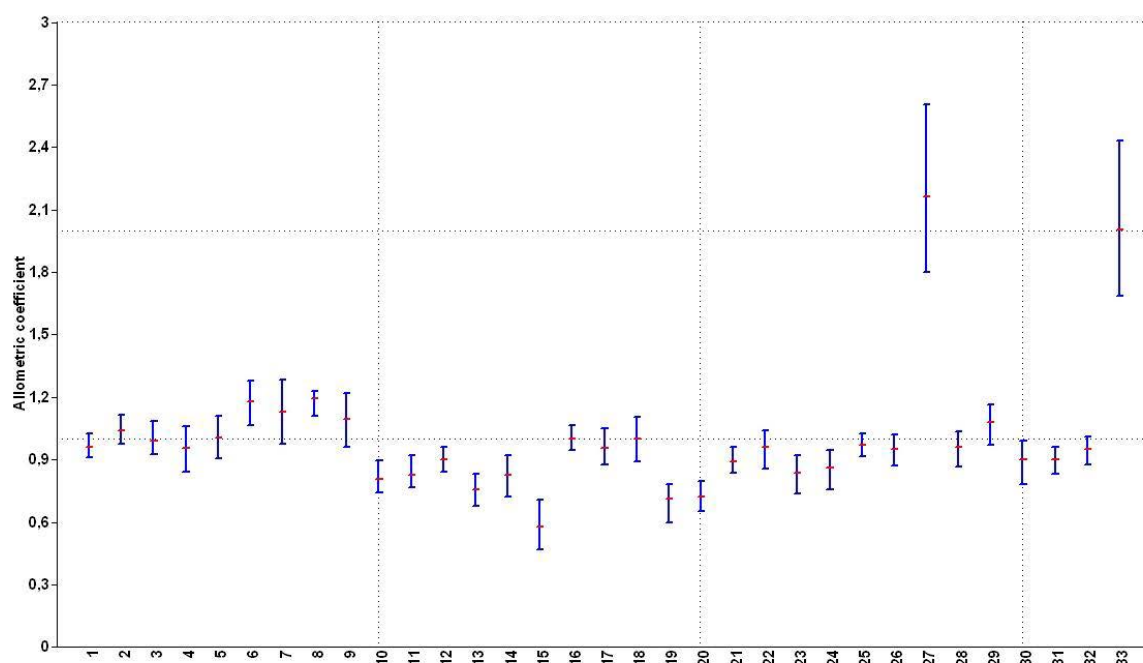


Рис. 2. Алометричний ріст 33 морфометричних ознак в онтогенезі ящірки Ліндгольма

ренційовані одне з одним ювенільні особини й дорослі самці (SqMD = 1 199,14), меншою мірою – дорослі самці і самки (SqMD = 66,35).

За результатами порівняння статевих відмінностей (див. табл. 2) доведено, що вони вірогідні за середніми значеннями довжини голови, відстані від кінчика носа до слухового отвору, вертикального діаметра слухового отвору, відстані від кінчика морди до краю комірця, довжини передньої кінцівки, довжини передпліччя, довжини кисті, довжини гомілки. Середні значення перелічених восьми ознак (10, 11, 20–25, 30) більші в самців, ніж у самок.

Друга компонента (2,42% від загальної дисперсії) має незначну величину факторних навантажень і описує два незалежні тренди деяких ознак, які лежать в основі формування пропорцій тіла ящірок.

По середніх значеннях довжини тіла й деяких інших ознак статеві відмінності не доведено. Вони вірогідні по довжині голови, відстані від кінчика носа до слухового отвору, вертикальному діаметру слухового отвору; відстані від кінчика морди до краю комірця, довжині передньої і задньої кінцівок, передпліччя, кисті, гомілки. Середні значення перелічених ознак більші у дорослих самців, ніж у самок.

Збільшення середніх значень алометричного росту більшості ознак у постембріогенезі самців і самок відбувається нерівномірно (рис. 2). Позитивна алометрія або ізометрія характерні для значної кількості ознак: ширина тулуба на рівні грудної клітки; ширина тулуба на рівні таза; висота тулуба на рівні таза; висота хвоста в основі; ширина хвоста в основі; довжина задньої кінцівки, а також кігтів на 4-му пальці кисті й стопи. Негативну алометрію відмічено для промірів голови (ознаки 10–15), довжини ока, вертикального діаметра слухового отвору; а також довжини передньої кінцівки, плеча й передпліччя, гомілки; стопи та 4-го пальця стопи. Інші морфометричні ознаки характеризуються ізометрією, позитивною або негативною алометрією, вірогідність яких не підтверджена. Формування морфологічних ознак, властивих дорослим ящіркам, відбувається приблизно однаково, вірогідні статеві відмінності відсутні.

Другий тренд мінливості – 6 ознак, які характеризують пропорції тулуба (ознаки 4–9), що збільшуються від мінімальних значень у самок до максимальних у самців.

Третій тренд – відносна довжина голови (ознака 10), передньої кінцівки (ознаки 22–24), а також кігтів на 4-х паль-

цях кисті та стопи (ознаки 27 і 33) збільшуються від мінімальних значень у самок до максимальних у самців (табл. 3).

Мінливість пропорцій тіла в молодих особин зовсім незначна, у дорослих особин індивідуальна мінливість і статеві відмінності визначають більш високий рівень диференціації ящірок за пропорціями тіла. Формування пропорцій тіла, властивих дорослим особинам, починається в самок за довжини тіла 50 мм, у самців – 55 мм.

Онтогенетичні канали самців і самок не цілком відокремлені один від одного, деяка частина самців (3 ос. – 18,7%) і самок (3 ос. – 16,6%) потрапляють у протилежний канал. Незважаючи на це, дискримінантний аналіз дозволяє повністю (100%) диференціювати кожну ящірку за віком та статтю. Величина відмінностей за віком більша, ніж за статтю, проте самці майже вдвічі більше відрізняються від молодих особин, ніж самки (SqMD = 304,08). Для самок характерні більш педоморфні пропорції тіла.

Висновки

Згідно з результатами проведеного дослідження, мінливість 33 морфометричних ознак в онтогенезі *D. lindholmi* на 91,5% характеризується першими двома головними компонентами (ГК 1 і ГК 2). ГК 1, на долю якої припадає 89,1% залишкової дисперсії, має високі факторні навантаження всіх ознак, що є свідченням їхньої корельованої мінливості.

Збільшення загальних лінійних розмірів тіла (абсолютних значень морфометричних

ознак) від ювенільних ($L = 25,5\text{--}33,0$ мм) до дорослих ($L = 50,0\text{--}65,0$ мм) особин відображає основний (онтогенетичний) тренд мінливості 33 ознак в онтогенезі *D. lindholmi*.

За загальними розмірами тіла (значення першої канонічної змінної) самці крупніші за самок. Самці ящірки Ліндгольма мають більші абсолютні і відносні розміри ознак голови та кінцівок порівняно із самками за майже однакових розмірів тіла, тоді як статеві відмінності за іншими ознаками в ящірки Ліндгольма практично відсутні.

У скельних ящірок Ліндгольма вікові узагальнені відмінності за сукупністю морфометричних ознак ($SqMD_M = 304,08$; $SqMD_F = 157,15$) значно перевищують статеві відмінності в дорослих ящірок ($SqMD = 73,34$).

Доведено, що з віком у ящірки Ліндгольма суттєво зростає мінливість пропорцій тіла. Вплив віку на мінливість лінійних розмірів тіла (Kruskal – Wallis test: $H = 18,29468$, $p = 0,0001$) вище, ніж на його пропорції (Kruskal – Wallis test: $H = 7,185434$, $p = 0,0275$).

З використанням дискримінантного аналізу було повністю (100%) диференційовано кожну особину скельної ящірки за віком і за статтю.

За лінійними розмірами тіла найбільш диференційовані одне з одним ювенільні особини й дорослі самці ($SqMD = 1\,199,14$), найменше – дорослі самці та дорослі самки ($SqMD = 66,35$). Напівдорослі самки ближче до дорослих самок ($SqMD = 166,88$) і дорослих самців ($SqMD = 280,38$), ніж до ювенільних особин ($SqMD = 397,21$).

Список використаної літератури

Гарбар О., Романюк Р., Доценко І. Інвазійний потенціал *Darevskia armeniaca* (Mehely, 1909) в Україні: оцінка на основі ГІС-моделювання екологічної ніші. *Український журнал природничих наук*. 2022. № 1. С. 44–59. <https://doi.org/10.35433/naturaljournal.1.2023.43-59>.

Доценко І. Історія експерименту з акліматизації скельних ящірок роду *Darevskia* Arribas, 1999 до каньйону в руслі річки Тетерів у Житомирській області. *Природниче краєзнавство Житомирщини – Волині. Історія та сучасність*. Житомир : Вид-во Марини Косенко, 2014. Вип. 49. С. 128–135.

Доценко І., Песков В., Миропольська М. Порівняльний аналіз зовнішньої морфології скельних ящірок роду *Darevskia*, що живуть на території України, та їх видова приналежність. *Збірник праць Зоологічного музею*. 2008–2009. № 40. С. 130–142.

Список плазунів України [Електронний ресурс]. URL: <https://surl.li/szhjgm> (дата звернення 20.06.2025).

Ahmadzadeh F., Flecks M., Carretero, M.A., Mozaffari, O., Bohme W. et al. Cryptic speciation patterns in Iranian rock lizard sun covered by integrative taxonomy. *PLoS One*. 2013. Vol. 8. № 12. P. 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080563>.

Fu J., MacCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Danielyan F. The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: An example of limited genetic polymorphism. *Journal of Molecular Evolution*. 1998. Vol. 46. P. 127–130. <https://doi.org/10.1007/pl00013146>.

Fu J., McCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S. Clonal variation in the caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin. *Amphibia-Reptilia*. 2000. Vol. 21. P. 83–89. <https://doi.org/10.1163/156853800507291>.

Global Biodiversity Information Facility. *Darevskia* Arribas, 1999. [Електронний ресурс]. URL: <https://www.gbif.org/species/2468734> (дата звернення 10.07.2025).

International Code of the Zoological Nomenclature. Fourth Edition. The Natural History Museum – Cromwell Road – London – UK. The International Trust for Zoological Nomenclature. 1999 [Електронний ресурс]. URL: <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/> (дата звернення 10.06.2025).

Kim J., Mueller C.W. Introduction to factor analysis: what it is and how to do it? In: *Factor analysis and related techniques. International handbooks of quantitative applications in the social sciences* / Editor M.S. Lewis-Beck. London : Sage Publications, 1994. Vol. 5. 75 p.

Klecka W.R. Discriminant Analysis. *Quantitative Applications in the Social Sciences*. London : Sage University Press, 1980. 71 p.

MacCulloch R.D., Murphy R.W., Kupriyanova L.A., Darevsky I.S. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome*. 1995. № 38. P. 1057–1060. <https://doi.org/10.1139/g95-141>.

MacCulloch R.D., Fu Jinzhong, Darevsky I.S., Murphy R.W. Genetic evidence for species status of some Caucasian rock lizards in the *Darevskia saxicola* group. *Amphibia-Reptilia*. 2000. Vol. 21. P. 169–176. <https://doi.org/10.1163/156853800507354>.

Murphy R.W., Darevsky I.S., MacCulloch R.D. et al. Old age, multiple formations or genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizard, *Lacertadahli*. *Genetica*. 1997. № 101. P. 125–130. <https://doi.org/10.1023/A:1018392603062>.

Ostertagova E., Ostertag O., Kovac J. Methodology and Application of the Kruskal-Wallis Test. *Applied of Mechanics and Materials*. 2014. Vol. 611. P. 115–120.

Peskov V.M., Syniavska I.O. Age and sexual variation of morphometric traits in *Darevskia lindholmi*, Szczerbak, 1962 (Sauria, Lacertidae, Darevskia). *Збірник праць Зоологічного музею*. 2016. № 47. С. 3–11. [Електронний ресурс]. URL: http://nbuv.gov.ua/UJRN/Zpzm_2016_47_3 (дата звернення 10.06.2025).

Tarkhnishvili D., Murtskhvaladze D., Anderson C.L. Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2017. Vol. 121. P. 365–378. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw046>.

The reptile database. *Darevskia* Arribas, 1999 [Електронний ресурс]. URL: https://reptile-database.reptarium.cz/advanced_search?taxon=Lacertidae&submit=Search (дата звернення 10.06.2025).

References

Harbar, O.V., Romanjuk, R.K., & Docenko, I.B. (2022). Invazijnyj potencial *Darevskia armeniaca* (Mehely, 1909) v Ukrajinі: ocinka na osnovi GIS-modeljuvannja ekologichnoji nishi [Invasion Potential of *Darevskia armeniaca* (Mehely, 1909) in Ukraine: Assessment Based on GIS- Modeling of the Ecological Niche]. *Ukrajins'kij zhurnal pryrodnychukh nauk [Ukrainian Journal of Natural Sciences]*, 1, 44–59. <https://doi.org/10.35433/naturaljournal.1.2023.43-59> [in Ukrainian].

Dotcenko, I. (2014). Istorija eksperimentu z aklimatyzaciji skeljnykh jashhirok rodu *Darevskia* Arribas, 1999 do kanjionu u rusli richky Teteriv u Zhytomyr'skij oblasti [History of the experiment on acclimatization of rock lizards of the genus *Darevskia* Arribas, 1999 to the canyon in the Teteriv River bed in the Zhytomyr region]. *Pryrodnyche krajeznastvo Zhytomyrshhyny – Volyni. Istorija ta suchasnistj*. Zhytomyr. Vyd-vo Maryny Kosenko, 49, 128–135 [in Ukrainian].

Dotcenko, I.B., Pjeskov, V.M., & Myropol'sjka, M.V. (2008–2009). Porivnjalnyj analiz zovnishnjoji morfologiji skeljnykh jashhirok rodu *Darevskia*, shho zhyvutj na terytoriji Ukrajinj, ta jikh vydova prynalezhnistj [Comparative analysis of the external morphology of rock lizards of the genus *Darevskia* living in Ukraine and their species affiliation]. *Zbirnyk pracj Zoologichnogho muzeju [Collection of works of the Zoological Museum]*, 40, 130–142 [in Ukrainian].

Spysok plazuniv Ukrajinj [List of reptiles in Ukraine]. [Electronic resource] URL: https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%81%D0%BE%D0%BA_%D0%BF%D0%B%D0%B0%D0%B7%D1%83%D0%BD%D1%96%D0%B2_%D0%A3%D0%BA%D1%80%D0%B0%D1%97%D0%BD%D0%B8 (access date 20.06.2025) [in Ukrainian].

Ahmadzadeh, F., Flecks, M., Carretero, M.A., Mozaffari, O., Bohme, W., et al. (2013). Cryptic speciation patterns in Iranian rock lizard sun covered by integrative taxonomy. *PLoS One*, 8 (12), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080563> [in English].

Fu, J., MacCulloch, R.D., Murphy, R.W., Darevsky, I.S., Kupriyanova, L.A., & Danielyan, F. (1998). The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: An example of limited genetic polymorphism. *Journal of Molecular Evolution*, 46, 127–130. <https://doi.org/10.1007/pl00013146> [in English].

Fu, J., McCulloch, R.D., Murphy, R.W., & Darevsky, I.S. (2000). Clonal variation in the caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin. *Amphibia-Reptilia*, 21, 83–89. <https://doi.org/10.1163/156853800507291> [in English].

Global Biodiversity Information Facility. *Darevskia* Arribas, 1999. [Electronic resource] URL: <https://www.gbif.org/species/2468734> (access date 10.07.2025) [in English].

International Code of the Zoological Nomenclature (1999). Fourth Edition. The Natural History Museum – Cromwell Road – London – UK. The International Trust for Zoological Nomenclature. [Electronic resource] URL: <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/> (access date 10.06.2025) [in English].

Kim, J., & Mueller, C.W. (1994). Introduction to factor analysis: what it is and how to do it? In: Factor analysis and related techniques. International handbooks of quantitative applications in the social sciences. Editor M.S. Lewis-Beck. Sage Publications, London, 5 [in English].

Klecka, W.R. (1980). Discriminant Analysis. In: Quantitative Applications in the Social Sciences. Sage University Press, London [in English].

MacCulloch, R.D., Murphy, R.W., Kupriyanova, L.A., & Darevsky, I.S. (1995). Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome*, 38, 1057–1060. <https://doi.org/10.1139/g95-141> [in English].

MacCulloch, R.D., Fu Jinzhong, Darevsky, I.S., & Murphy, R.W. (2000). Genetic evidence for species status of some Caucasian rock lizards in the *Darevskia saxicola* group. *Amphibia-Reptilia*, 21, 169–176. <https://doi.org/10.1163/156853800507354> [in English].

Murphy, R.W., Darevsky, I.S., & MacCulloch, R.D., et al. (1997). Old age, multiple formations or genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizard, *Lacertadahli*. *Genetica*, 101, 125–130. <https://doi.org/10.1023/A:1018392603062> [in English].

Ostertagova, E., Ostertag, O., & Kovac, J. (2014). Methodology and Application of the Kruskal-Wallis Test. *Applied of Mechanics and Materials*, 611, 115–120 [in English].

Peskov, V.M., & Syniavska, I.O. (2016). Age and sexual variation of morphometric traits in *Darevskia lindholmi*, Szczerbak, 1962 (Sauria, Lacertidae, Darevskia). *Zbirnyk pracj Zoologichnogo muzeju* [Collection of works by the Zoological Museum], 47, 3–11. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Zpzm_2016_47_3 [in English].

Tarkhnishvili, D., Murtskhvaladze, D., & Anderson, C.L. (2017). Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 121, 365–378. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw046> [in English].

The reptile database. *Darevskia* Arribas, 1999. [Electronic resource] URL: https://reptile-database.reptarium.cz/advanced_search?taxon=Lacertidae&submit=Search (access date 10.06.2025) [in English].

Отримано: 21.07.2025
Прийнято: 29.08.2025
Опубліковано: 17.10.2025

