

Перераспределение мест обитания между прыткой (*Lacerta agilis*) и живородящей (*Zootoca vivipara*) ящерицами (Lacertidae, Squamata) в подзоне южной тайги: реакция на повышение температуры среды или результат процессов, не связанных с изменениями климата?

А. Ю. Целлариус

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33*

Информация о статье

Оригинальная статья

УДК 598.112:591.5

[https://doi.org/10.18500/1814-6090-](https://doi.org/10.18500/1814-6090-2024-24-3-4-171-183)

2024-24-3-4-171-183

EDN: MAHWDS

Поступила в редакцию 13.05.2024,

после доработки 16.06.2024,

принята 16.06.2024

Аннотация. Основные данные получены на пробной площади (около 10 км²) в Костромской области в 1999 – 2023 гг. В 1999 г. около 40% пробной площади занимали пахотные земли. В 2000 – 2003 гг. распашка большей части земель прекратилась, и на песчаных участках бывших пашен начали формироваться пустоши. В 1999 – 2005 гг. *Z. vivipara* с высокой плотностью заселяла опушки припойменного леса, а распространение *L. agilis* ограничивалось небольшим участком торфяников (около 25 га). С 2006 г. *L. agilis* начала расселяться по возникающим пустошам и к 2019 г. заселила пустоши с высокой плотностью, вытеснив *Z. vivipara* с опушек припойменного леса в пойму. Сравнение размещения ящериц на пробной площади с таковым на других участках показывает, что главной причиной изменений численности и пространственного размещения ящериц в данном случае являются снижение антропогенного пресса на территорию, естественные сукцессионные процессы и межвидовая конкуренция. Климатические изменения могли способствовать увеличению скорости роста численности на вновь заселяемых участках, но триггером расселения как такового не являются.

Ключевые слова: ящерицы, биотопы, конкуренция, антропогенный пресс, изменения климата

Образец для цитирования: Целлариус А. Ю. 2024. Перераспределение мест обитания между прыткой (*Lacerta agilis*) и живородящей (*Zootoca vivipara*) ящерицами (Lacertidae, Squamata) в подзоне южной тайги: реакция на повышение температуры среды или результат процессов, не связанных с изменениями климата? // Современная герпетология. Т. 24, вып. 3/4. С. 171 – 183. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2024-24-3-4-171-183>, EDN: MAHWDS

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

ВВЕДЕНИЕ

В связи с глобальными изменениями климата многолетние наблюдения как за состоянием биоценозов в целом, так и за популяциями отдельных видов приобрели особую актуальность. В качестве объекта таких наблюдений могут быть интересны изменения численности и биотопического размещения ящериц. Рептилии, во всяком случае рецентные Squamata, в период активности вынуждены поддерживать высокую температуру тела, сравнимую с температурой тела птиц и млекопитающих (Черлин, 2014), при этом почти исключительно за счет внешних источников тепла. Большинство ящериц, будучи сравнительно мелкими животными, быстро нагреваемыми, но и быстро остывающими, должны быть тесно связаны как с

температурными условиями в целом, так и с биотопами, допускающими эффективную поведенческую терморегуляцию.

В лесной зоне Европы перспективными объектами мониторинга могут оказаться два вида ящериц – живородящая (*Zootoca vivipara* Licht.) и прыткая (*Lacerta agilis* L.). Это виды с обширными, широко перекрывающимися ареалами, довольно заметные и сравнительно легко поддающиеся учету. Однако многолетние наблюдения за изменениями численности и биотопического размещения этих видов практически отсутствуют. Нам удалось найти лишь два исследования такого рода: посвященное живородящей ящерице на южной границе ее ареала (Табачишин, Ермохин, 2020) и прыткой ящерице на северной границе ее ареала (Berglind, 2005). Однако и в этих работах отсут-

✉ Для корреспонденции. Лаборатория сравнительной этологии и биокommunikации Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адрес: Целлариус Алексей Юрьевич: ale5386@yandex.ru.

ствуют картографические данные, позволяющие повторить исследование для контроля дальнейших изменений. Настоящее сообщение содержит ряд литературных данных, важных для организации мониторинга этих видов, а также привязанные к местности материалы наших наблюдений за биотопическим размещением обоих видов в течение двадцати четырех, с перерывами, лет в подзоне южной тайги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1999 – 2003 гг. с целью изучения распространения ящериц в регионе обследовали долину р. Унжа в ее среднем течении (Костромская область). Поиски ящериц велись на территории приблизительно 30×40 км (рис. 1), на пеших экскурсиях на обоих берегах р. Унжа. Одновременно проводились опросы работавших в этом районе зоологов и местных жителей на предмет нахождения в той или иной местности *L. agilis* (последним вопросом задавался о встречах «больших зеленых ящериц»). На правом берегу р. Унжа поселение этого вида было обнаружено только в одной точке, где и была заложена пробная площадь (далее – полигон) размером около 10 км² (см. рис. 1). Наблюдения на полигоне велись в 1999 – 2009, 2019 и 2023 гг. В период с мая по август проводились регулярные экскурсионные обследования территории полигона, в ходе экскурсии регистрировалось место и время встречи каждой ящерицы. Общая продолжительность учетов на полигоне в 1999 –

2009 гг. составляла от 100 до 250 ч за сезон (приблизительно 30 – 85 км), в 2019 и 2023 гг. – по 50 часов. На левобережье р. Унжа в те же годы и в те же сроки проводились по одному и тому же маршруту экскурсионные обследования общей продолжительностью около 16 – 30 ч за сезон.

При выборе метеорологических показателей, более или менее адекватно характеризующих температурные условия среды, важные для ящериц, мы руководствовались следующими соображениями. Средняя температура поверхности почвы (T_n), при которой ящерицы появляются из ночных убежищ, при прочих равных условиях (работы проводились в смежных открытых вольерах с одинаковым набором микробиотопов) составляет для *Z. vivipara* 19.6°C, а для *L. agilis* 23.6°C (House et al., 1980). По данным полевых исследований, эти же величины составляют для *Z. vivipara* 16°–20°C (Куранова, 1983), для *L. agilis* 22.1°C (Либерман, Покровская, 1943). Для оценки температурных условий в период активности использовали данные о T_n в период с апреля по сентябрь в светлое время суток (сроки 9, 12, 15 и 18 часов, время местное). Температурной характеристикой года служило число условных дней (общее число сроков делилось на 4) с T_n выше 20° для живородящей ящерицы и с T_n выше 24°C для прыткой.

Сложнее обстоит дело с определением условий зимовки. Гибель / выживание на зимовках зависят от группы факторов: абсолютные минимумы и максимумы диапазона температур в зимовочном убежище, продолжительность и скорость чередования периодов с разными уровнями температуры, содержание антифризов в тканях животного, влажность субстрата и т.п. Исследования, учитывающие одновременно все факторы выживания ящериц, нам неизвестны. Исходя из в общем-то косвенных данных, для *L. agilis* мы будем условно считать верхним уровнем критических температур величину -2°C (Либерман, Покровская, 1943; Горбунова и др., 2017), для *Z. vivipara* – величину -5° (Costanzo et al., 1995; Berman et al., 2016).

Живородящая ящерица зимует на глубине до 20 см (Булахова и др., 2011; Grenot, Neulin, 1988), прытка на глубине 12 – 40 см (Тертышников и др., 1976a), в районе исследований на глубине до 25 см (наши наблюдения). Оценкой температурных условий зимовки для обоих видов мы считаем число дней с температурой ниже критической на глубине 20 см за период с ноября по март. Говоря об условиях зимовки определенного года, мы подразумеваем год ее окончания,

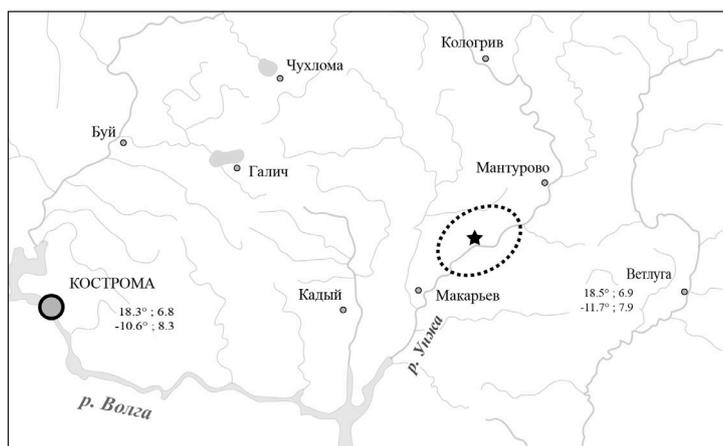


Рис. 1. Карта-схема Костромской области: пунктирная линия – обследованный район; звездочка – полигон; цифры через запятую – многолетние среднемесячные значения температуры воздуха и общей облачности (по 10-балльной шкале), верхняя строка – июль, нижняя – январь

Fig. 1. Map-scheme of Kostroma region: dotted line – surveyed area, asterisk – test area. Numbers separated by semicolon are long-term monthly average values of air temperature (°C) and total cloud cover (on a 10-point scale), top line – July, bottom line – January

т.е. зимовка, упомянутая как зимовка 2010 г., началась в 2009 г.

Источником метеорологических данных служили «Специализированные массивы данных для климатических исследований» (Веселов и др., 2024) и сайт «Архив климатических данных» (<http://climatebase.ru>). Для региона, в котором расположен полигон, более или менее полные (непрерывные) данные о температурах поверхности почвы за длительный период доступны только для метеостанции 27277 (Ветлуга, 1968 – 2021 гг.), а для температур на глубине 20 см – для станции 27333 (Кострома, 1978 – 2021 гг.). Поскольку полигон и обе станции находятся в одной ландшафтной зоне и в одном климатическом районе, мы сочли возможным использовать данные этих метеостанций для характеристики многолетней динамики температурных условий в месте исследований. Кроме того, в 2023 г. нами в течение двух дней в конце июля измерялась температура в лесной подстилке в пойме и на опушке припойменного леса (подробней далее). Измерения производились ртутным термометром ТМ-6, в 12 часов местного времени, в десяти точках в каждом биотопе ежедневно.

При оценке различия средних величин мы использовали сравнение фактической величины нормированного отклонения с его стандартным значением (Лакин, 1973). При сравнении частоты встречаемости использовался критерий углового преобразования Фишера. Расчеты производились в программе Excel по формулам из руководства по

биометрии (Лакин, 1973). В тексте использовались следующие обозначения: SD – стандартное отклонение; t_f – фактическое нормированное отклонение; φ^* – критерий Фишера; lim – предельные значения, n – объем выборки; P – доверительная вероятность.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Район исследований. Рельеф региона исследований равнинный, сформирован конечными моренами и зандрами, с перепадами высот от 90 до 140 м над ур. м., крутизна склонов редко превышает 4°. Растительность типична для подзоны южной тайги и относится к Ветлужскому району Восточно-Европейской ботанико-географической провинции (Разумовский, 1981). Леса в большинстве мест нарушены интенсивными рубками 40 – 50-х гг. прошлого столетия. Ландшафт на левом и правом берегах р. Унжа практически одинаков, различия лишь в антропогенной нагрузке – большинство населенных пунктов и сельскохозяйственных угодий в данном районе расположены на правом берегу Унжи; на левом – единичные деревни, в основном заброшенные. Полигон располагался на правом берегу (см. рис. 1). На территории полигона нами выделены девять основных типов биотопов (рис. 2).

Аннотированный список биотопов. 1. *Заболоченные луга.* В травостое преобладают злак (*Deschampsia caespitosa*?) и осока (*Carex* sp.), местами камыш (*Scirpus silvaticus*).

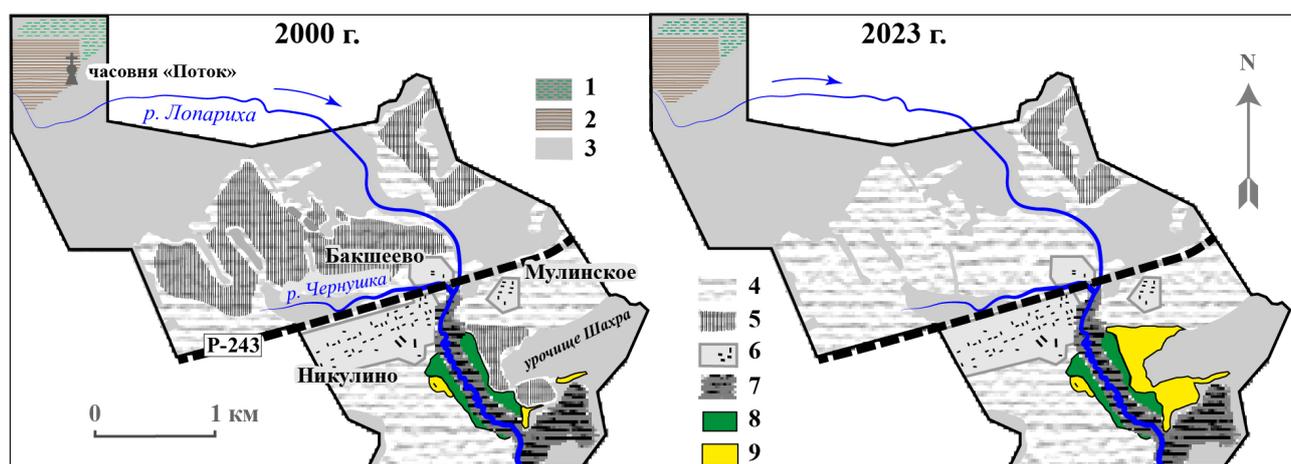


Рис. 2. Карта-схема полигона: 1 – заболоченные луга; 2 – торфяники; 3 – хвойные леса; 4 – пастбища и сенокосы; 5 – пашни; 6 – жилая застройка, огороды и пустыри; 7 – пойма р. Лопариха; 8 – припойменный лес; 9 – пустоши. Пунктирная линия – трасса Р-243. Описания биотопов – см. аннотированный список биотопов в тексте (номера в легенде и списке совпадают)

Fig 2. Map-scheme of test area: 1 – swampy meadow, 2 – peatland, 3 – coniferous forests, 4 – pastures and grasslands, 5 – arable lands, 6 – residential buildings and vegetable gardens, 7 – Loparikha river floodplain, 8 – floodplain forest, 9 – heathlands. Dotted line – highway P-243. Detailed descriptions of habitats – see annotated list in the text (numbers in the map legend and in the annotated list are identical)

2. *Торфяники*. Зброшенныя торфяныя разрабoтки, прeдставлyют собой ровное пространство, разбитое дренажными канавами на прямоугольники $\approx 50 \times 100$ м. В 2000–2006 гг. по канавам густо росли молодняки сосны (*Pinus sylvestris*) с участием березы (*Betula pendula?*) и ольхи (*Alnus incana*), в центре прямоугольников – голая ровная поверхность темно-бурого плотного торфа, с единичным подростом сосны и отдельными куртинами осоки. К 2023 г. торфяники практически полностью заросли сосной и березой, под пологом которых появился подрост ели (*Picea abies*).

3. *Хвойные леса*. Сомкнутые насаждения, в 1-м ярусе сосна, часто с участием ели и березы (*Betula pendula? pubescens?*), или ель с участием сосны и березы. К 2023 г. на многих участках зеленомошных сосновых боров подрост ели вышел во второй ярус, образовав сомкнутый полог.

4. *Пастбища и сенокосы*.

5. *Пашня*. В основном кормовые культуры: овес, ячмень, подсолнух, кукуруза.

6. *Жилая и хозяйственная застройка, приусадебные участки и огороды*.

7. *Пойма р. Лопариха*. Разреженные насаждения ели с участием березы (*Betula pubescens?*). Во 2-м ярусе ольха и черемуха (*Prunus padus*), в приземном ярусе доминирует папоротник (*Matteuccia struthiopteris*). Более 50% площади – открытые пространства с густым и высоким травостоем, достигающим высоты полутора метров, преобладают таволга (*Filipendula ulmaria*) и крапива (*Urtica dioica*).

8. *Припойменный лес*. Лес вдоль поймы р. Лопариха в ее низовье. В первом ярусе древостоя ель с участием сосны, березы, осины (*Populus tremula*) и единичными куртинами пихты (*Abies sibirica*). Во 2-м ярусе рябина (*Sorbus aucuparia*) и отдельные деревья липы (*Tilia cordata*). Травяной и моховой покровы мозаичны. В 2009 г. на восточной опушке появились проростки дуба (*Quercus robur*), к 2023 г. их число составляло уже около 30–40 особ./га (отдельные старые деревья дуба мы встречали на прирусловых валах стариц р. Унжа за пределами полигона).

9. *Пустоши*. Песчаные участки, которые до 2000–2002 гг. использовались под пашню. Затем поля были заброшены и заросли разреженными молодняками сосны. На поверхности почвы развился покров из ягеля (*Cladonia* sp.) (15–40% площади). Травяной покров разрежен, преобладают золотарник (*Solidago virgaurea*) и ястребинка (*Pilosella officinarum*), местами мятлик (*Poa* sp.), обычны бодриец (*Pimpinella saxifraga*), тысячелистник (*Achillea millefolium*), пижма (*Tanacetum vulgare*), букашник (*Jasione montana*), гвоздика (*Dian-*

thus deltooides), на опушках местами заросли вереска (*Calluna vulgaris*).

Изменения естественного растительного покрова за период наблюдений весьма заметны, наиболее заметным является формирование пустошей на песчаных участках бывших пашен. В 1999–2003 гг. этот биотоп ограничивался тремя маленькими участками на Ю-В полигона. Расширение пустошей началось в 2004 г., и уже к 2009 г. они заняли здесь обширную площадь, которую занимали до конца наблюдений (см. рис. 2).

Возникшие на месте пашен и торфоразработок растительные ассоциации не отличаются от пионерных сообществ, описанных для Ветлужского ботанико-географического района около пятидесяти лет назад (Разумовский, 1981) или от типичных для обширного региона рудеральных комплексов. Это же касается и изменений в лесах (биотопы 3 и 8). То есть мы имеем дело с нормальными для данного района естественными сукцессионными процессами (Киселева, 1975; Разумовский, 1981), не отличающимися заметно от существовавших ранее. Иными словами, наблюдавшиеся изменения растительного покрова вызваны эндогенными биоценоотическими факторами, на которые климатические изменения не повлияли или повлияли незначительно.

Основные термобиологические характеристики и биотопические предпочтения *Lacerta agilis* и *Zootoca vivipara*. По данным лабораторных исследований, в которых животным был доступен широкий диапазон температур среды, у *Z. vivipara* средняя температура тела в период активности составляет 32.0°C ($SD = 1.17$, $n = 2034$, $lim = 25.5 - 36.5^\circ\text{C}$) (по объединенным нами данным Van Damme et al. (1986) и Carretero et al. (2005)). У *L. agilis* средняя T° тела составляет 32.9°C ($SD = 2.30$, $n = 162$, $lim = 28.0 - 38.0^\circ\text{C}$) (Либерман, Покровская, 1943). Сходные данные получены в полевых условиях для *L. agilis* на севере Нижнего Поволжья ($26 - 34^\circ\text{C}$) (Завьялов и др., 2000). Различия между средними хотя и малы, но статистически значимы ($t_f = 10.8$, $P > 0.999$).

Виды отличаются друг от друга по массе тела: 20–26 г у взрослой *L. agilis* и 5–9 г у взрослой *Z. vivipara*. В результате время, необходимое для нагревания, у *L. agilis* должно быть существенно больше. По-видимому, с этими различиями связаны и различия в терморегуляционном поведении и характере активности прыткой и живородящей ящериц. По нашим наблюдениям, в биотопах с густым и высоким травостоем *Z. vivipara* поднимается для баскинга на нижние ветки древесного подраста или кустов или на верхушки трав, что не свойственно более крупной и тяжелой *L. agilis*. При пе-

ременной облачности баскинг у *Z. vivipara* перемежается охотничьими вылазками, чего у *L. agilis* не наблюдается (House et al., 1980). Период активности у *Z. vivipara* длиннее, в дни с переменной облачностью *L. agilis* может вообще не появляться на поверхности (House et al., 1980). В силу указанных различий *L. agilis* вынуждена ограничиваться «теплыми» биотопами, а *Z. vivipara* способна существовать в относительно «холодных», что подтверждается и полевыми наблюдениями. *L. agilis* чаще регистрировалась в местах с высоким уровнем солнечной радиации и низкорослой травянистой растительностью, тогда как размещение *Z. vivipara* относительно этих факторов в пределах того же биотопа не отличалось от случайного (Dent, Spellerberg, 1987).

В подзонах южной и средней тайги *L. agilis* определенно избегает сомкнутых хвойных лесов и мест с высоким увлажнением (Ивантер, Коросов, 2002). По нашим наблюдениям в районе исследований в Костромской области, а также по наблюдениям в Мордовии (1997 г.), *L. agilis* предпочитает участки с песчаным грунтом в местах возобновляющихся на месте рубок или пожаров сосняков с относительно разреженным травяным/кустарничковым покровом (пустоши) что, по-видимому, характерно и для многих других регионов (Южная Англия (Dent, Spellerberg, 1987); Латвия (Šeigāns, 2007); Швеция (Berglind, 2005)). Этот вид избегает сплошных массивов возделываемых земель (посевы зерновых, огороды и т.п.) (Тертышников и др., 1976a). В Южной Англии и Швеции отмечено негативное влияние на численность и распространение *L. agilis* не только распашки, но и лесовосстановления, и предупреждения низовых пожаров. Эти мероприятия резко снижают площадь пустошей (Dent, Spellerberg, 1987; Berglind, 2005) – характерного для *L. agilis* местообитания.

Z. vivipara предпочитает биотопы с высокой влажностью и с высоким и густым травостоем (Ивантер, Коросов, 2002; Епланова, 2009; Табачишин, Ермохин, 2020). Высокая плотность населения *Z. vivipara* отмечена также на верховых болотах с сосной (Глазов и др., 1977; Глазов, Замолодчиков, 1985; Strijbosch, 1988). Кроме того, *Z. vivipara*, в отличие от *L. agilis*, не столько поверхностнообитающий, сколько почвенный, подстилочный житель. По нашим наблюдениям, на верховых болотах большую часть периода активности *Z. vivipara* проводит в толще мха, а на лугах с высоким травостоем активна преимущественно в верхних слоях лугового войлока, выходя на поверхность только для баскинга.

Изменения биотопического размещения ящериц. В течение всего периода наблюдений

L. agilis была обычна на левом берегу Унжи в посадках сосны на месте гарей и вырубок (фактически аналог биотопа «пустошь» на правобережье) – от 6 до 11 особей за час экскурсирования. Спорадически встречалась по обочинам немногочисленных дорог, на просеках и нерекультивированных вырубках, в заброшенных деревнях. На правом берегу в 1999 – 2005 гг. она была обнаружена только на небольшом, около 25 га, участке, на заброшенных торфоразработках в С-3 части полигона (рис. 2, 3); нигде более на правобережье этот вид найден не был. На торфяниках была обычна, встречались 4 – 11 особ. / ч.

Живородящая ящерица в этот же период (1999 – 2005 гг.) более или менее регулярно встречалась по всему району исследований, как на правом, так и на левом берегах р. Унжа. В С-3 части по-

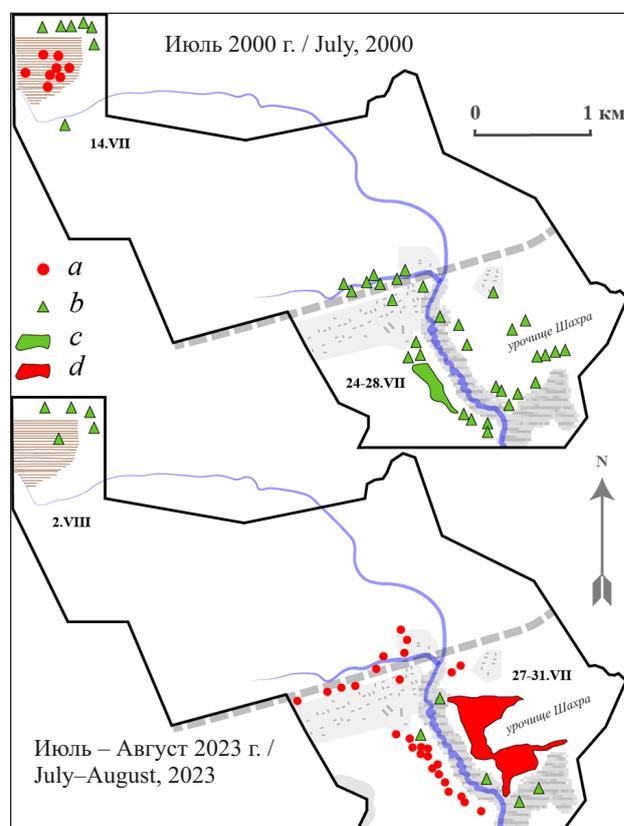


Рис. 3. Распространение ящериц в юго-восточной части полигона в начале и конце наблюдений: *a* – точки регистрации *L. agilis*, *b* – то же *Z. vivipara*, *c* – область сплошного заселения *Z. vivipara*, *d* – то же *L. agilis*. На карту-схему нанесены не все биотопы. Обозначения см. рис. 2

Fig. 3. Distribution of lizards in the south-east part of test area: *a* – places of detection of *L. agilis*, *b* – the same of *Z. vivipara*, *c* – the close settlement of *Z. vivipara*, *d* – the same of *L. agilis*. Not all habitats are mapped, map symbols as in Fig. 2

лигона *Z. vivipara* была обычна на примыкающему к торфянику заболоченном лугу (см. рис. 3, этот же луг – единственный в округе участок с высокой численностью обыкновенной гадюки *Vipera (Pelias) berus*). На самих торфяниках отсутствовала. В центральной части полигона единичные встречи и не каждый год. На Ю-В полигона была обычна, а на западной опушке припойменного леса и на полянах в этом лесу, на которых сваливались отходы с лесопилки, существовала зона сплошного заселения *Z. vivipara* (см. рис. 3), где в каждое посещение регистрировалось до двух десятков особей за час экскурсирования.

Первые признаки изменения ситуации были зарегистрированы в 2006 г., когда на маленьком участке пустоши на Ю-В полигона был обнаружен взрослый самец *L. agilis*, еще одна особь – на прирусловом валу р. Унжа (1.5 км к югу от границы полигона). В 2007 – 2009 гг. этот вид стал обычен на всех пустошах полигона и на прилегающих к ним опушках, в том числе в зоне сплошного заселения живородящей ящерицы. К 2023 г. здесь сформировалась зона сплошного заселения *L. agilis* (см. рис. 3), где за час экскурсии регистрировалось до 24 особей. В то же время на торфяниках, заросших к этому времени лесом, в 2023 г. не было встречено ни одной особи.

Что касается *Z. vivipara*, то ее зона сплошного заселения (см. рис. 3) стала размываться в 2008 г., вскоре после появления здесь *L. agilis*, и в 2009 г. эта зона полностью исчезла. В 2023 г. сравнительно высокая частота встречаемости *Z. vivipara* сохранилась только на заболоченном лугу на С-3 полигона; в то же время она стала встречаться на торфяниках (см. рис. 3).

Не исключено, однако, что на Ю-В полигона *Z. vivipara* в достаточно большом числе сохранилась в пойме Лопарихи¹, во всяком случае частота ее встречаемости в этом биотопе достоверно повысилась. Число встреченных в пойме особей в 2000 г. составило 0.04 особ./ч (1 особь за 23 часа экскурсирования), в 2023 г. – 1.0 особ./ч (4 особи за 4 часа). Хотя выборка кажется слишком маленькой, однако при сравнении доли часовых экскурсий, в ходе которых в пойме были зарегистрированы ящерицы (4.4 и 75.0% соответственно), различия оказываются статистически значимыми ($\varphi^* = 3.08, P = 0.998$).

¹ Следует иметь в виду, что в пойме, в высокой, почти в рост человека траве, живородящую ящерицу удастся заметить в основном тогда, когда она поднимается для баскинга на верхушки трав или ветки кустов, и только в том случае, когда она не успела спрыгнуть вниз до того, как оказалась в поле зрения наблюдателя, а оно в этих условиях весьма ограничено.

Таким образом, в течение периода наблюдений (1999 – 2023 гг.), на полигоне сократилась область распространения *Z. vivipara*. В то же время *L. agilis* исчезла с участка своего первоначального обитания (заброшенные торфяники) и широко распространилась по пустошам и опушкам припойменного леса. Заселение шло, по-видимому, с торфяников, расположенных в четырех километрах от зоны заселения. Расселение *L. agilis* с левобережья представляется маловероятным. Ширина Унжи в этом районе не менее 40 м, а температура воды даже в середине лета не превышает 20°C. Прыткая же ящерица плохой пловец и при попытке преодоления водных преград шириной более 10 – 15 м просто тонет (Тертышников и др., 1976б).

Изменения температурных условий в районе исследований. За последние пятьдесят лет T° поверхности почвы в регионе повышалась (рис. 4, а). В результате продолжительность годового периода, с $T^\circ_{\text{н}}$, благоприятной для активности как *Z. vivipara*, так и *L. agilis*, в 2006 – 2019 гг. стала на 16 – 17 дней больше, чем до начала наблюдений (1978 – 1999 гг.) (рис. 5). В то же время, для периода с 1993 по 2015 гг. характерны зимы с температурами грунта на глубине 20 см ниже критического уровня (рис. 4, б).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Расселение *L. agilis* практически синхронно повышению летних температур поверхности почвы. Кажется логичным предположить, что ключевым фактором изменения пространственного размещения вида являются непосредственно климатические изменения. Однако принять эту гипотезу мешает одно обстоятельство – до начала расселения *L. agilis* на правом берегу (а судя по опросным данным, как минимум за 2-3 десятилетия до начала наших наблюдений) она была обычна и широко распространена на левобережье р. Унжа, в тех же биотопах, в которые она расселилась в 2006 – 2019 гг. на правобережье. Какие-либо погодные различия между берегами не наблюдались; в условиях равнинного ландшафта различия в таком пространственном масштабе вообще маловероятны. Косвенным подтверждением того, что не температурные условия служили причиной расселения, является и то обстоятельство, что расселение началось в период с неблагоприятными температурными условиями зимовки (см. рис. 4, б).

На правобережье за период наблюдений наиболее заметные изменения важных для *L. agilis* условий связаны с изменением хозяйственной деятельности человека (см. рис. 2) и последовавшим за ним нормальным для региона течением сукцессионных процессов. Изменение землепользова-

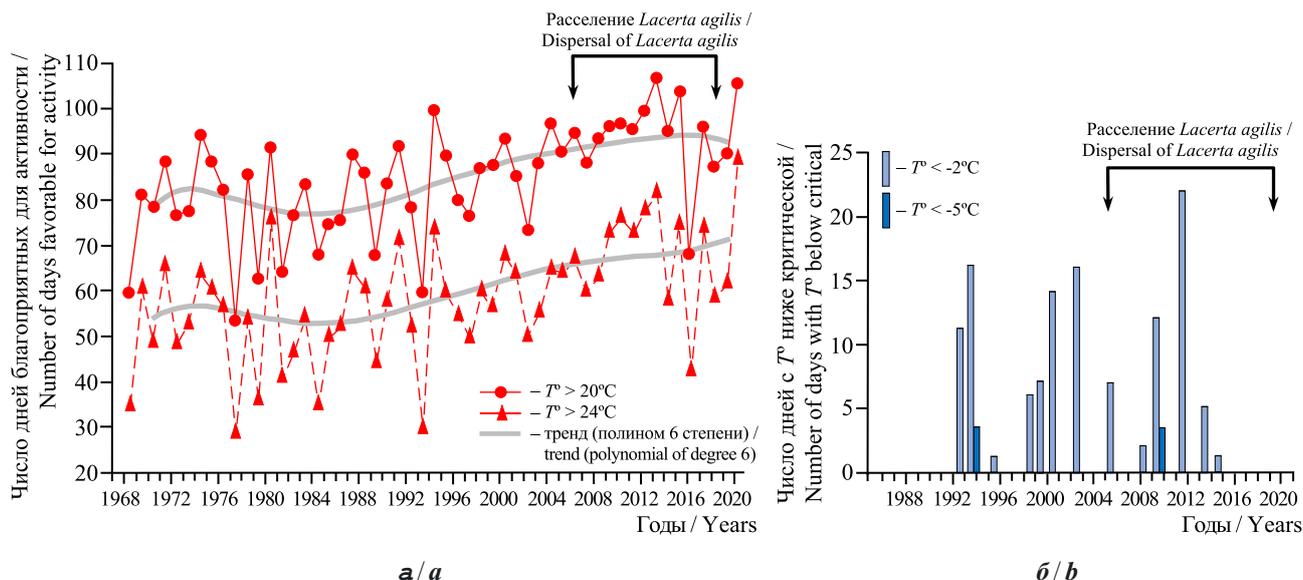


Рис. 4. Многолетние изменения температурных условий в районе исследований: **а** – годовая сумма дней с благоприятными для активности ящериц температурами поверхности почвы в летний период (апрель – сентябрь); **б** – годовая сумма дней с температурами грунта ниже критического уровня на глубине 20 см в период зимовки (ноябрь – март). Для *L. agilis* благоприятной считалась T° поверхности выше 24° , для *Z. vivipara* выше 20° ; верхним пределом критических температур считалось -2° на глубине 20 см для *L. agilis* и -5° для *Z. vivipara* (подробней см. раздел Методы)

Fig. 4. Long-term change in the temperature conditions in surveyed region: **a** – annual sum of days in summer (April–September) with temperatures of soil surface favourable for lizard activity; **b** – annual sum of days in wintering period (November–March) with soil temperatures below the critical level at a depth of 20 cm. Surface temperatures above 20° were considered as favourable for *L. agilis*, for *Z. vivipara* – those that above 24° , critical temperature level was considered as -2° for *L. agilis* and -5° for *Z. vivipara* (see section “Methods”)

ния в данном случае имеет исключительно социально-экономическую природу. Иными словами, по независимым от температуры среды причинам просто увеличилась площадь благоприятных для вида биотопов, каковые и были заселены.

В то же время, не являясь причиной расселения как такового, температурные изменения могли привести к повышенной скорости роста численности на вновь заселяемых участках. Известно, что в северных областях ареала *L. agilis* повышение летних температур благоприятно сказывается на выживании кладок и молодняка (Rykena, 1988; Olsson, Shine, 1997; Ljungström et al., 2015 и др.). Повышение летних температур привело также к удлинению на 2-3 недели периода возможного поиска мигрантами подходящих для заселения мест (см. рис. 5). Кроме того, стабильное повышение к 2016 г. зимних температур грунта до уровня выше критического (см. рис. 4, б) могло привести к снижению смертности на зимовках.

Иначе обстоит дело с живородящей ящерицей. К 2023 г. *Z. vivipara* практически исчезла из мест своего прежне-

го обитания и начала встречаться в биотопе, для нее во многих частях ареала типичном (пойма), но в котором ранее на полигоне она регистрировалась редко. При этом маловероятно, что исчезновение *Z. vivipara* с опушек припойменного леса связано с повышением температуры. С одной стороны, повышение температур может отрицательно влиять на воспроизводство этого вида (Rutschmann et al., 2016). С другой – *Z. vivipara* благополучно заселяет регионы, например Среднее Поволжье, где

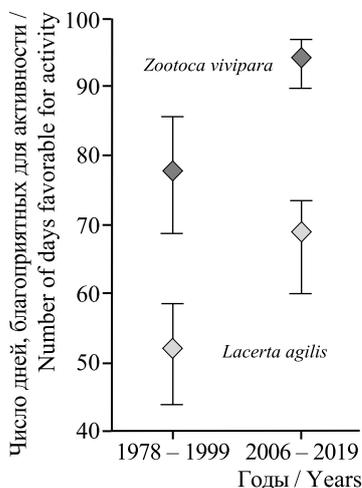


Рис. 5. Среднегодовое число дней, благоприятных для активности *L. agilis* и *Z. vivipara* в периоды до расселения *L. agilis* (1978 – 1999 гг.) и во время расселения (2006 – 2019 гг.). Приведены медианные значения и квартили
Fig. 5. Annual average number of days favorable to activity of *L. agilis* and *Z. vivipara* in period before the resettlement of *L. agilis* (1978–1999) and during resettlement (2006–2019). Median values and quartiles given

Средние максимальные температуры воздуха (°C) в 1980 – 2000 гг. в летний период в районе Костромы (станция 27333) и в районе Саратова (станция 34172)

Table. Average maximum air temperatures (°C) in 1980–2000 in summer period in the Kostroma region (meteorological station 27333) and in the Saratov region (meteorological station 34172)

Станция / Meteorological station	Месяц / Month			
	Май / May	Июнь / June	Июль / July	Август / August
Кострома / Kostroma	17.3	22.0	23.3	20.6
Саратов / Saratov	21.5	26.6	28.2	26.1

Сост. по: по данным сайта «Архив климатических данных» (climate-base.ru).

Compiled from: According to the website “Climate data archives” (climatebase.ru).

летние температуры всегда были выше чем в районе исследований (таблица). Заметного снижения численности *Z. vivipara* не наблюдалось в зоне симпатрии с *L. agilis* даже в аномально жаркий 2010 г. (Павлов и др., 2014).

Не исключено, что резкое сокращение численности *Z. vivipara* и ее вытеснение в пойму обусловлено высокой встречаемостью в ее «старых» биотопах *L. agilis* (см. рис. 3). К сожалению, мы наблюдали только 4 встречи прыткой и живородящей ящерицы (2009 г., взрослые особи). Во всех случаях *Z. vivipara* обращалась в бегство. Вполне возможно также, что *L. agilis* охотится на ювенильных особей *Z. vivipara*, во всяком случае, мелкие ящерицы в районе *L. agilis* зарегистрированы (Лукина и др., 1976; Nicholson, 1980). То есть изменение биотопического размещения живородящей ящерицы в данном случае, вероятно, связано не с изменением климата, а с интерференционной конкуренцией. Предположение о вытеснении живородящей ящерицы прыткой хорошо согласуется и с отсутствием *Z. vivipara* в 2000 – 2009 гг. на заросших берегах дренажных канав на заселенных в тот период *L. agilis* торфяниках – биотопе, на наш взгляд, идеальном для живородящей ящерицы. В то же время на граничащем с торфяником заболоченном лугу, где *L. agilis* отсутствовала, *Z. vivipara* была обычна, несмотря на присутствие здесь такого эффективного, но «тихого» хищника, как гадюка.

Следует отметить, что пойма по ряду характеристик менее благоприятна, чем опушка. В 2023 г. в середине дня температура в подстилке в пойме составляла 16.8°C, а аналогичная температура на опушке – 24.8°C. Кроме того, поверхность почвы в пойме сильно затенена высоким травостоем. В таких условиях существенно увеличивается время, затрачиваемое на баскинг, при этом снижаются как эффективность кормодобывания, так и успех избегания хищников (Avery et al., 1982). И наконец, пойма заливается весенними, а в отдельные годы и осенними паводками, что делает зимовку ящериц на большей части площади поймы невозможной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В районе исследований фактором, запустившим изменение пространственного размещения ящериц, является прекращение распашки значительной части сельскохозяйственных земель и перевод их в категорию выпасов и сенокосов. На песчаных участках бывших пашен возникли пустоши, которые начали заселяться прыткой ящерицей, место обитания которой до этого было ограничено небольшим участком заброшенных торфяных разработок. В ходе расселения прыткой ящерицы живородящая была вытеснена прыткой из части освоенных ею биотопов в пойму реки – биотоп менее благоприятный, чем ее прежнее место обитания. Зарегистрированное повышение температур среды могло ускорить рост численности прыткой ящерицы на заселяемых участках, но причиной расселения как такового не является.

Таким образом, причиной наблюдавшихся изменений численности и пространственного размещения ящериц в 1999 – 2023 гг. являются снижение антропогенного пресса на территорию, естественные сукцессионные процессы и межвидовая конкуренция, не связанные в данном случае с климатическими изменениями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булахова Н. А., Шамгунова Р. Р., Матковский А. В. 2011. О местах зимовки живородящей ящерицы (*Zootoca vivipara*, Reptilia, Sauria) в Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 90, № 1. С. 115 – 118.
- Веселов В. М., Прибыльская И. Р., Мирзебабов О. А. 2024. Специализированные массивы данных для климатических исследований / Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных. Обнинск. URL: <http://aisori-m.meteo.ru> (дата обращения: 10.06.2024).
- Глазов М. В., Замолодчиков Д. Г. 1985. Структура и продуктивность популяций живородящей ящерицы и их роль в экосистемах // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 55 – 56.
- Глазов М. В., Гуртовая Е. Н., Чернышев Н. В. 1977. Биология живородящей ящерицы в верховых болотах

Валдая // Вопросы герпетологии : авторефераты докладов 4-й Всесоюзной герпетологической конференции. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 65 – 66.

Горбунова А. Г., Четанов Н. А., Мельник А. Г. 2017. Определение летальных и сублетальных температур у двух видов рептилий Камского Предуралья // Вестник Пермского государственного гуманитарно-педагогического университета. Сер. 2. Физико-математические и естественные науки. Вып. 2. С. 19 – 26.

Епланова Г. В. 2009. Биотопическое распределение и численность живородящей ящерицы в Среднем Поволжье // Самарская Лука: Проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18, № 1. С. 59 – 63.

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

Ивантер Э. В., Коросов А. В. 2002. Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского государственного университета. 153 с.

Киселева К. В. 1975. Растительность // Конспект флоры Рязанской Мещеры. М. : Лесная промышленность. С. 12 – 29.

Куранова В. Н. 1983. Некоторые аспекты активности и поведения живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara* Jacq.) в условиях Томской области // Экология наземных позвоночных Сибири. Томск : Изд-во Томского университета. С. 139 – 150.

Лакин Г. Ф. 1973. Биометрия. М. : Высшая школа. 343 с.

Либерман С. С., Покровская Н. В. 1943. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоологический журнал. Т. 22, № 4. С. 247 – 256.

Лукина Г. П., Жаркова В. К., Щепотьев Н. В., Булахов В. Л., Константинова Н. Ф., Щербак Н. Н., Тертышников М. Ф., Рашкевич Н. А., Хонякина З. П., Кутузова В. А., Щербань М. И., Боченко В. Е., Стрельцов А. Б., Окулова Н. М., Козлов В. И., Утробина Н. М. 1976. Питание // Прыткая ящерица. М. : Наука. С. 179 – 213.

Павлов А. В., Аюпов А. С., Гаранин В. И. 2014. Влияние аномальных климатических явлений 2010 г. на фауну тетрапод Волжско-Камского заповедника // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 16, № 5. С. 334 – 339.

Разумовский С. М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. М. : Наука. 231 с.

Табачишин В. Г., Ермохин М. В. 2020. Современное распространение и некоторые особенности биологии ящерицы живородящей – *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Lacertidae, Reptilia) в Саратовской области // Современная герпетология. Т. 20, вып. 1/2. С. 61 – 64. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-61-64>

Тертышников М. Ф., Щепотьев Н. В., Булахов В. Л., Константинова Н. Ф., Даревский И. С., Лукина Г. П., Рашкевич Н. А., Окулова Н. М., Хонякина З. П.,

Стрельцов А. Б., Щербань М. И., Смеловский Л. М., Чащин С. П., Литвинов Н. А., Жаркова В. К., Баранов А. С., Добровольская Г., Шафраньска К. 1976а. Среда обитания // Прыткая ящерица. М. : Наука. С. 162 – 178.

Тертышников М. Ф., Баранов А. С., Яблоков А. В., Борисов В. И., Рашкевич П. А., Кутузова В. А., Лукина Г. П., Чащин С. П., Литвинов Н. А., Инцикова Е. Н., Стрельцов А. Б. 1976б. Поведение и активность // Прыткая ящерица. М. : Наука. С. 252 – 272.

Черлин В. А. 2014. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken : LAP LAM-BERT Academic Publ. 442 p.

Avery R. A., Bedford J. O., Newcombe C. P. 1982. The role of thermoregulation in lizard biology: Predatory efficiency in a temperature diurnal basker // Behavioural Ecology and Sociobiology. Vol. 11, iss. 4. P. 261 – 267.

Berglind S.-Å. 2005. Population dynamics and conservation of the Sand lizard (*Lacerta agilis*) on the edge of its range // Acta Universitatis Upsaliensis. Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology. № 41. 42 p.

Berman D. I., Bulakhova N. A., Alfimov A. V., Meshcheryakova E. N. 2016. How the most northern lizard, *Zootoca vivipara*, overwinters in Siberia // Polar Biology. Vol. 39, iss. 13. P. 2411 – 2425. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1916-z>

Carretero M. A., Roig J. M., Llorente G. A. 2005. Variation in preferred body temperature in an oviparous population of *Lacerta (Zootoca) vivipara* // Herpetological Journal. Vol. 15, iss. 1. P. 51 – 55.

Čeirāns A. 2007. Distribution and habitats of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*) in Latvia // Acta Universitatis Latviensis. Ser. Biology. Vol. 723. P. 53 – 59

Costanzo J. P., Grenot C., Lee Jr. R. E. 1995. Supercooling, ice inoculation and freeze tolerance in the European common lizard, *Lacerta vivipara* // Journal Comparative Physiology, B. Vol. 165, iss. 3. P. 238 – 244. <https://doi.org/10.1007/BF00260815>

Dent S., Spellerberg I. F. 1987. Habitats of the lizards *Lacerta agilis* and *Lacerta vivipara* on forest ride verges in Britain // Biological Conservation. Vol. 42, iss. 4. P. 273 – 286. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(87\)90072-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(87)90072-3)

Grenot C., Heulin B. 1988. Emploi de radioisotopes pour la localisation de *Lacerta vivipara* et l'étude de son métabolisme au cours de l'hivernage // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série III. Sciences de la Vie. Vol. 307. P. 305 – 310.

House S. M., Taylor P. J., Spellerberg I. F. 1980. Patterns of daily behaviour in two lizard species *Lacerta agilis* and *Lacerta vivipara* // Oecologia. Vol. 44, iss. 3. P. 396 – 402. <https://doi.org/10.1007/BF00545244>

Ljungström G., Wapstra E., Olsson M. 2015. Sand lizard (*Lacerta agilis*) phenology in a warming world // BMC Evolutionary Biology. Vol. 15. Article number 206. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0476-0>

Nicholson A. M. 1980. Ecology of the sand lizard (*Lacerta agilis* L.) in Southern England and comparisons

with the common lizard (*Lacerta vivipara* Jacquin): PhD thesis. Southampton : Department of Biology of the University of Southampton. 287 p.

Olsson M., Shine R. 1997. The limits to reproductive output: Offspring size versus number in the Sand lizard (*Lacerta agilis*) // *American Naturalist*. Vol. 149, № 1. P. 179 – 188. <https://doi.org/10.1086/285985>

Rutschmann A., Miles D. B., Clobert J., Richard M. 2016. Warmer temperatures attenuate the classic offspring number and reproductive investment trade-off in the common lizard, *Zootoca vivipara* // *Biology Letters*. Vol. 12, iss. 6. Article number 20160101.

<https://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2016.0101>

Rykena S. 1988. Innerartliche Differenzen bei der Eizeitungsdauer von *Lacerta agilis* // *Mertensiella*. № 1. P. 41 – 53.

Strijbosch H. 1988. Habitat selection of *Lacerta vivipara* in a lowland environment // *Herpetological Journal*. Vol. 1. P. 207 – 210.

Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R. F. 1986. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: Variation within and between populations // *Journal of Thermal Biology*. Vol. 11, iss. 4. P. 219 – 222. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(86\)90006-9](https://doi.org/10.1016/0306-4565(86)90006-9)

**Redistribution of habitats between the Sand lizard (*Lacerta agilis*)
and the Common lizard (*Zootoca vivipara*) in the southern taiga subzone.
Reaction to temperature rise or result of processes not related to climate change?**

A. Yu. Tselarius

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prosp., Moscow 119071, Russia*

Article info

Original Article

<https://doi.org/10.18500/1814-6090-2024-24-3-4-171-183>

EDN: MAHWDS

Received May 13, 2024,
revised June 16, 2024,
accepted June 16, 2024

Abstract. Main observations were made in a sample plot (by 10 km²) during 1999–2023. In 1999 about 40% of the sample plot was arable lands. In 2000–2003 the ploughing had been stopped. In sandy patches, former arables began to be replaced by heathlands with xerophytic grass and sparse sprouts of pine. In 1999–2005 *Z. vivipara* inhabited the outer edges of floodplain forest with high density; *L. agilis* distribution was restricted to small patch (about 25 ha) of drained peatland located 4 km away from floodplain forest. Since 2006 *L. agilis* began to inhabit arising heathlands, and by 2019 its population has reached high density there. *Z. vivipara* was pushed out of the forest edges into the floodplain. In 2000–2023, the duration of period with favorable for lizards activity temperature conditions was for 15–17 days longer than in 1978–1999. There is a desire to suggest that spatial redistribution of lizards is dependent on temperature conditions. However, comparison of lizard's distribution in sample plot with the same in adjacent areas, where agricultural lands were absent and heathlands were widely represented, indicates that main factors of lizard's habitat re-distribution are a decrease of anthropogenic pressure, natural succession of vegetation communities and interspecific competition in the lizards. Climate change could be the cause of increase in the growth rate of population on newly settled areas, but it not be a trigger of a spread.

Keywords: lizards, habitats, competition, anthropogenic pressure, climate change

For citation: Tselarius A. Yu. Redistribution of habitats between the Sand lizard (*Lacerta agilis*) and the Common lizard (*Zootoca vivipara*) in the southern taiga subzone. Reaction to temperature rise or result of processes not related to climate change? *Current Studies in Herpetology*, 2024, vol. 24, iss. 3–4, pp. 171–183 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2024-24-3-4-171-183>, EDN: MAHWDS

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

REFERENCES

Bulakhova N. A., Shamgunova R. R., Matkovskii A. V. Hibernation sites of the Common lizard (*Zootoca vivipara*, Reptilia, Sauria) in Western Siberia. *Zoologicheskii zhurnal*, 2011, vol. 90, no. 1, pp. 115–118 (in Russian).

Veselov V. M., Pribylskaya I. R., Mirzeabasov O. A. *Specialized Data Arrays for Climate Research*. Obninsk, All-Russian Research Institute of Hydrometeorological Information – World Data Center, 2024. Available at: <http://aisori-m.meteo.ru> (accessed June 10, 2024).

Glazov M. V., Zamolodchikov D. G. Structure and productivity of Common lizard populations and their role in ecosystems. *The Problems of Herpetology: Abstracts of Sixth Herpetological Conference*. Leningrad, Nauka, 1985, pp. 55–56 (in Russian).

Glazov M. V., Gurtovaya E. N., Chernyshev N. V. Biology of a Common lizard in the Valdaia upland swamps. *The Problems of Herpetology: Abstracts of*

Fourth Herpetological Conference. Leningrad, Nauka, 1977, pp. 65–66 (in Russian).

Gorbunova A. G., Chetanov N. A., Melnik A. G. Determination of lethal and sublethal temperatures in two species of reptiles of Kamsky Predurale. *Vestnik Permskogo gosudarstvennogo gumanitarno-pedagogicheskogo universiteta. Seriya 2. Fiziko-matematicheskie i estestvennye nauki*, 2017, iss. 2, pp. 19–26 (in Russian).

Eplanova G. V. Biotope distribution and quantity of the viviparous lizard from the Middle Volga region. *Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 2009, vol. 18, no. 1, pp. 59–63 (in Russian).

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. *Current Studies in Herpetology*, 2000, iss. 1, pp. 6–14 (in Russian).

Ivanter E. V., Korosov A. V. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya* [Amphibians and Reptiles]. Petro-

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Comparative Ethology and Biocommunication, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Alexey Yu. Tselarius: ale5386@yandex.ru.

- zavodsk, Petrozavodsk State University Publ., 2002. 153 p. (in Russian).
- Kisileva K. V. Vegetation. In: *Konspekt flory Ryazanskoj Meshchery* [Konspekt of the Flora of the Ryazan Meschera]. Moscow, Lesnaya promyshlennost', 1975, pp. 12–29 (in Russian).
- Kuranova V. N. Some aspects of activity and behaviour of Common lizard (*Lacerta vivipara* Jacq.) in the Tomsk region. In: *Ehkologiya nazemnykh pozvonochnykh Sibiri* [Ecology of Terrestrial Vertebrates of Siberia]. Tomsk, Tomsk State University Publ., 1983, pp. 139–150 (in Russian).
- Lakin G. F. *Biometry*. Moscow, Vysshaya shkola, 1973. 343 p. (in Russian)
- Liberman S. S., Pokrovskaya N. V. Materials on the ecology of the Sand lizard. *Zoologicheskij zhurnal*, 1943, vol. 22, no. 4, pp. 247–256 (in Russian).
- Lukina G. P., Zharkova V. K., Shchepotiev N. V., Bulakhov V. L., Konstantinova N. F., Shcherbak N. N., Tertyshnikov M. F., Rashkevich N. A., Khonyakina Z. P., Kutuzova V. A., Shcherban M. I., Bochenko V. E., Streltsov A. B., Okulova N. M., Kozlov V. I., Utrobina N. M. Diet. In: *Prytkaya yashcheritsa* [The Sand Lizard]. Moscow, Nauka, 1976, pp. 179–213 (in Russian).
- Pavlov A. V., Ayupov A. S., Garanin V. I. Extreme climatic regime influence of 2010 on the tetrapod's fauna of Volzhsko-Kamsky zapovednik. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2014, vol. 16, no. 5, pp. 334–339 (in Russian).
- Razumoskiy S. M. *Zakonomernosti dinamiki biotsenozov* [Patterns in the Dynamics of Biocoenosis]. Moscow, Nauka, 1981. 231 p. (in Russian).
- Tabachishin V. G., Yermokhin M. V. Current distribution and some features of the biology of the Common lizard – *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Lacertidae, Reptilia), in the Saratov region. *Current Studies in Herpetology*, 2020, vol. 20, iss. 1–2, pp. 61–64 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-61-64>
- Tertyshnikov M. F., Shchepotiev N. V., Bulakhov V. L., Konstantinova N. F., Darevsky I. S., Lukina G. P., Rashkevich N. A., Okulova N. M., Khonyakina Z. P., Streltsov A. B., Shcherban M. I., Smelovsky L. M., Chashchin S. P., Litvinov N. A., Zharkova V. K., Baranov A. S., Dobrovolskaya G., Shafranskaya K. Environment. In: *Prytkaya yashcheritsa* [The Sand Lizard]. Moscow, Nauka, 1976a, pp. 162–178 (in Russian).
- Tertyshnikov M. F., Baranov A. S., Yablokov A. V., Borisov V. I., Rashkevich P. A., Kutuzova V. A., Lukina G. P., Chashchin S. P., Litvinov N. A., Inshikova E. N., Streltsov A. B. Behavior and activity. In: *Prytkaya yashcheritsa* [The Sand Lizard]. Moscow, Nauka, 1976b, pp. 252–272 (in Russian).
- Cherlin V. A. *Reptiles: Temperature and Ecology*. Saarbrücken, LAP LAMBERT Academic Publ., 2014. 442 p. (in Russian).
- Avery R. A., Bedford J. O., Newcombe C. P. The role of thermoregulation in lizard biology: Predatory efficiency in a temperature diurnal basker. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 1982, vol. 11, iss. 4, pp. 261–267. <https://doi.org/10.1007/BF00299303>
- Berglind S.-Å. Population dynamics and conservation of the Sand lizard (*Lacerta agilis*) on the edge of its range. *Acta Universitatis Upsaliensis. Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology*, 2005, no. 41. 42 p.
- Berman D. I., Bulakhova N. A., Alfimov A. V., Meshcheryakova E. N. How the most northern lizard, *Zootoca vivipara*, overwinters in Siberia. *Polar Biology*, 2016, vol. 39, iss. 13, pp. 2411–2425. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1916-z>
- Carretero M. A., Roig J. M., Llorente G. A. Variation in preferred body temperature in an oviparous population of *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Herpetological Journal*, 2005, vol. 15, iss. 1, pp. 51–55.
- Čeirāns A. Distribution and habitats of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*) in Latvia. *Acta Universitatis Latviensis. Ser. Biology*, 2007, vol. 723, pp. 53–59.
- Costanzo J. P., Grenot C., Lee Jr. R. E. Supercooling, ice inoculation and freeze tolerance in the European common lizard, *Lacerta vivipara*. *Journal Comparative Physiology, B*, 1995, vol. 165, iss. 3, pp. 238–244. <https://doi.org/10.1007/BF00260815>
- Dent S., Spellerberg I. F. Habitats of the lizards *Lacerta agilis* and *Lacerta vivipara* on forest ride verges in Britain. *Biological Conservation*, 1987, vol. 42, iss. 4, pp. 273–286. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(87\)90072-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(87)90072-3)
- Grenot C., Heulin B. Emploi de radioisotopes pour la localisation de *Lacerta vivipara* et l'étude de son métabolisme au cours de l'hivernage. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série III. Sciences de la Vie*, 1988, vol. 307, pp. 305–310.
- House S. M., Taylor P. J., Spellerberg I. F. Patterns of daily behaviour in two lizard species *Lacerta agilis* and *Lacerta vivipara*. *Oecologia*, 1980, vol. 44, iss. 3, pp. 396–402. <https://doi.org/10.1007/BF00545244>
- Ljungström G., Wapstra E., Olsson M. Sand lizard (*Lacerta agilis*) phenology in a warming world. *BMC Evolutionary Biology*, 2015, vol. 15, article no. 206. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0476-0>
- Nicholson A. M. *Ecology of the sand lizard (Lacerta agilis L.) in Southern England and comparisons with the common lizard (Lacerta vivipara Jacquin)*: PhD thesis. Southampton, Department of Biology of the University of Southampton, 1980. 287 p.
- Olsson M., Shine R. The limits to reproductive output: Offspring size versus number in the Sand lizard (*Lacerta agilis*). *American Naturalist*, 1997, vol. 149, no. 1, pp. 179–188. <https://doi.org/10.1086/285985>
- Rutschmann A., Miles D. B., Clobert J., Richard M. Warmer temperatures attenuate the classic offspring number and reproductive investment trade-off in the common lizard, *Zootoca vivipara*. *Biology Letters*, 2016, vol. 12, iss. 6, article no. 20160101. <https://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2016.0101>

Перераспределение мест обитания между прыткой и живородящей ящерицами

Rykena S. Innerartliche Differenzen bei der Eizeitungsdauer von *Lacerta agilis*. *Mertensiella*, 1988, no. 1, pp. 41–53.

Strijbosch H. Habitat selection of *Lacerta vivipara* in a lowland environment. *Herpetological Journal*, 1988, vol. 1, pp. 207–210.

Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R. F. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: Variation within and between populations. *Journal of Thermal Biology*, 1986, vol. 11, iss. 4, pp. 219–222. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(86\)90006-9](https://doi.org/10.1016/0306-4565(86)90006-9)