

УДК 591.5:598.113.6

**ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА, *LACERTA VIVIPARA*,
КАК ИНТЕГРАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ
БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ**

© 2009 Д.В. Семенов*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва (Россия)
dsemenov@orc.ru

Поступила 4 октября 2007 г.

Анализ различных направлений и актуальных задач современной герпетологии, в которых в качестве модельного вида используется живородящая ящерица, *Lacerta (Zootoca) vivipara*, позволяет рассматривать ее как эффективный интеграционный объект биологических исследований.

Ключевые слова: живородящая ящерица, *Lacerta (Zootoca) vivipara*, модельный вид, герпетологические исследования.

Некоторые виды животных оказываются эффективными моделями для тех или иных биологических исследований. С. Бопре и Д. Дюваль (Beaupre, Duvall, 1998) называют 3 основных критерия модельного организма: 1) он должен представлять изучаемое явление, характерное для обширной группы других видов; 2) он должен обладать спецификой, позволяющей более полно понять изучаемое явление; 3) он должен иметь свойства, облегчающие исследование данного явления¹. При этом с научной точки зрения особенно ценными являются объекты, интегрирующие самые разные направления работ. Это обеспечивает комплексный, системный, сравнительный характер исследований, позволяет наиболее полно выявлять эволюционные закономерности и решать прикладные задачи.

Понятно, что биологический вид, выбираемый в качестве интеграционного объекта научных исследований, должен обладать рядом объективных качеств. В их числе – широкое распространение, высокое обилие, природная разнокачественность (полиморфизм, экологический генерализм), доступность для полевых и лабораторных наблюдений.

К таким видам, очевидно, можно отнести самую обычную ящерицу нашей фауны – живородящую ящерицу, *Lacerta vivipara*. Наиболее яркие и широко известные характеристики этого вида: самый протяженный – среди ныне живущих наземных пресмыкающихся – ареал (более 11 тыс. км с запада на восток); самое глубокое среди рептилий проникновение к северу за полярный круг; выраженная эвритопность; высокая способность к адаптациям на физиологическом, поведенческом, эволюционном уровнях; высокий уровень

*Дмитрий Валерианович Семенов, старший научный сотрудник.

¹Однако нужно отметить, что, подразумевая под модельными организмами биологические виды, сами эти авторы предлагают в качестве такой модели таксономическую группу, объединяющую не только разные виды, но даже несколько родов – североамериканских гремучников pp. *Crotalus*, *Sistrurus*, *Agkistrodon*.

биологического и генетического полиморфизма (Dely, Böhme, 1984; Glandt, 2001). К этому можно добавить такие специфические качества живородящей ящерицы как способность существовать небольшими локальными популяциями, относительно низкий уровень метаболизма, склонность к синантропии, относительная доступность и простота полевых наблюдений, а также широкие градиенты мест обитания – ландшафтный, широтный, по высоте над уровнем моря.

Результатам изучения живородящей ящерицы посвящены многие сотни публикаций, ниже перечислены аспекты, наиболее существенные для характеристики вида как интеграционной модели биологических исследований.

Внутривидовая структура и филогения. Интенсивные работы последних лет показывают, что вид *Lacerta vivipara* в современном его понимании включает 7 форм, различающихся по структуре митохондриальной ДНК, не менее трех кариоформ, две репродуктивные модальности. При этом таксономически он подразделяется только на 2 «хороших» подвида (Mayer et al., 2000; Odierna et al., 2000; Mayer, 2006). Относительно полная молекулярно-генетическая, кариологическая, сравнительно-биохимическая изученность многочисленных европейских популяций позволяет реконструировать филогеографические аспекты эволюции этого вида (см., например: Guillaume et al., 2000; Odierna et al., 2000; Surget-Groba et al., 2001, 2006).

Эволюционные закономерности. Сложная генетическая структура вида, а также широчайший диапазон географических и экологических условий обитания составляют удивительный контраст с его выраженной морфологической гомогенностью (Surget-Groba et al., 2006). Это – интереснейший пример гетерохронии эволюционных процессов.

L. vivipara представляет собой уникальный объект исследования эволюции живорождения. Формирование живорождения у наземных позвоночных связано именно с пресмыкающимися (Blackburn, 1998; Andrews, 2000). В эволюции рептилий зафиксировано 49 случаев смены формы размножения – от яйце- к живорождению и наоборот (Lee, Shine, 1998). При этом, изучая данное явление в модельных группах, например, целопопусов или фриносом, сравнивают близкородственные живородящие и яйцекладущие виды. А живородящая ящерица – редкий случай существования живородящих и яйцекладущих форм в пределах одного биологического вида (Lantz, 1927; Brana, Bea, 1987). Именно этот вид предоставляет возможность экспериментального скрещивания яйцекладущих и живородящих форм и исследования биологических особенностей их гибридов (Heulin, 1988).

Живородящая ящерица оказалась также прекрасным объектом для экспериментального изучения микроэволюционных процессов и действия естественного отбора. Серия таких исследований с использованием остроумной системы вольер уже много лет проводится во французском Исследовательском центре Фольджуиф (см., например: Lecomte, Clober, 1996; Boudjemadi et al., 1999).

Действие естественного отбора предполагает индивидуальную биологическую разнокачественность особей в популяциях. Для живородящей ящери-

цы такая индивидуальная изменчивость изучена, например, по срокам размножения самок (Bauwens, Verheyen, 1985).

Популяционная экология. На живородящей ящерице исследованы разнообразные аспекты популяционной структуры, ее динамики и механизмов регуляции.

Пространственная экология. Диапазон размеров индивидуальных участков в разных европейских популяциях – 300–700 м² (Ortega-Rubio et al., 1989). В цикле экспериментов прослежены закономерности расселения, влияние миграционных процессов на развитие особей и состояние локальных популяций (Lecomte, Clober, 1996; Le Galliard et al., 2005)

Демография. Помимо многочисленных описательных работ, прослежены связи условий среды, плотности популяции, соотношения полов, онтогенетических параметров и выживаемости (Le Galliard, Fitze et al., 2005; Le Galliard et al., 2006). Замечательное исследование проводится на юге Франции в течение 20 лет. Здесь ящерицы помечены на участке в 9 тыс. м². Прослежена судьба потомков определенных самок. Это позволяет выявлять тонкие регуляторные закономерности. Например, оказалось, что самки из пометов, в которых преобладали самцы, растут быстрее, раньше становятся половозрелыми и менее плодовиты, чем самки из пометов, в которых преобладали самки (Uller et al., 2004). Самые последние результаты этого долговременного эксперимента выявили существование в популяциях живородящей ящерицы циклической ситуационной смены доминирования различных цветовых морф самок, различающихся по репродуктивной стратегии (Vercken et al., 2007).

В исследованиях *репродуктивной биологии* показана регулирующая и эволюционная роль полиандрии и множественного отцовства (Fitze et al., 2005), прослежены возрастные изменения брачной стратегии (Richard et al., 2005).

Понятно, что у столь полибионтного вида выражены *межпопуляционные различия*. В наиболее интересных работах показано, например, что популяции пиренейской яйцеродящей формы различаются по частоте, срокам и выживаемостью кладок (Heulin et al., 1994). Это согласуется с гипотезой о том, что на различных участках Пиренейских гор оледенение пережили несколько генетически различающихся групп (Guillaume et al., 2000). Необходимо отметить также результаты полевых и лабораторных экспериментов, показывающие, что у данного вида фенотипическая пластичность компенсирует отсутствие генетических адаптаций к различным условиям обитания (Sorci et al., 1996; Lorenzon et al., 2001).

Социэкология. Слабая выраженность агрессивности и территориальности, характерные для живородящей ящерицы, очевидно, связаны с обитанием в условиях низкой видимости. Тем не менее, в экспериментах показано существование иерархических взаимоотношений и социальных аспектов репродуктивного успеха (Heulin, 1988) и способность к распознаванию по запаху «своих» и «чужих» особей (Aragon et al., 2006). Феномен коллективных кладок отмечен у яйцекладущих форм еще в начале прошлого века (Lantz, 1927).

Хемокоммуникация. В экспериментах показано, что живородящие ящерицы способны по запаху распознавать не только сородичей, но и потенциальных хищников (Thoen et al., 1986). Эта способность носит врожденный характер (Van Damme et al., 1995).

Экофизиология. Обитание живородящей ящерицы в местах с экстремальными для рептилий температурными условиями привлекает внимание исследователей, в первую очередь, к особенностям физиологии эстивации (Patterson, Davies, 1978; Gavaud, 1983; Grenot, Heulin, 1988) и к термобиологии вида. Прослежены высотные (Gvozdik, 2002), межпопуляционные (Van Damme et al., 1986), сезонные (Van Damme et al., 1987) термобиологические различия, терморегуляция при вынашивании потомства (Le Galliard et al., 2003). Интересно, что у живородящей формы резистентность к замерзанию выше, чем у яйцекладущей (Voituron et al., 2004).

Биоиндикационная роль. Показана эффективность использования живородящей ящерицы в собственно биоиндикационных целях – существенное повышение частоты проявлений аномалий онтогенетического развития в среде, загрязненной радионуклидами (Семенов и др., 1999). Вид оказался также эффективным объектом биомониторинга, в частности, тяжелых металлов (Schmidt, 1981; Avery et al., 1983) и радионуклидов (Coppelstone et al., 2005). Очевидно, живородящая ящерица представляет собой перспективный объект и для биотестирования качества среды.

Природоохранные аспекты. Живородящая ящерица – один из наиболее массовых видов евразийской герпетофауны. Однако в Европе отмечается быстрое сокращение его численности и ареала, в первую очередь, в результате исчезновения естественных мест обитания вида, а также под влиянием антропогенского загрязнения (например, Lanza, Corti, 1996) и даже в результате смыкания древесных крон (Henle, 1996). Именно поскольку вид, с одной стороны, является достаточно обычным, а с другой – подвержен воздействию общих для пресмыкающихся негативных факторов, он оказывается моделью разработки стратегии и тактики сохранения и восстановления видов герпетофауны. В частности, живородящая ящерица выбрана модельным видом проекта Национальной экологической сети, основная задача которого – противодействие негативному влиянию фрагментации природных мест обитания с использованием комплекса исторических, популяционно-демографических и молекулярно-генетических методов (Kuenen, Spitzen, 2006).

Живородящая ящерица как пример номенклатурных коллизий. Повышенное внимание к филогении и систематике живородящей ящерицы неожиданно выявило интересные аспекты номенклатурного статуса этого давно описанного и прекрасно исследованного представителя европейской фауны. Поучительной сенсацией стало сообщение о том, что Джозеф фон Жакен вовсе не описывал вида «*Lacerta vivipara*» (Schmidtler, Böhme, 2006). Он лишь опубликовал заметку, в которой описывал наблюдение за живорождением у ящерицы неизвестного вида. Статья была на латинском языке и просто называлась «*Lacerta vivipara*». Из-за всеобщего невнимания к первоисточникам это название и перекочевало в зоологическую номенклатуру. В целях сохранения номенклатурной стабильности предлагается, тем не менее, сохранить данное

название, но с указанием автора, первым давшего зоологическое описание вида, т.е. *Lacerta vivipara* Lichtenstein 1823 (Schmidtler, Böhme, 2006). Типичный пример номенклатурной путаницы и ситуация с якобы выделявшимся подвидом «*sachalinensis*» (подробнее см. Кузьмин, Семенов, 2006). Предметом интересной дискуссии остается также вопрос о самостоятельности рода *Zootoca* (Кузьмин, Семенов, 2006).

Методы полевых исследований. В ходе многочисленных исследований биологии живородящей ящерицы отработан ряд остроумных, оригинальных и перспективных методов. Это конструкции вольер и ловушек, схем регистрации перемещений (например: Bauwens, Thoen, 1981; Boudjemadi et al., 1999); экспериментальное изменение плотности природных популяций (Massot et al., 1992); реципрокная транслокация для дифференциации генетических и фенотипических составляющих межпопуляционных различий (Lorenzon et al., 2001); радиоизотопные методы для изучения метаболизма и перемещений (Grenot, Heulin, 1988).

Живородящая ящерица как лабораторный объект. Малоизвестное обстоятельство: живородящая ящерица вполне может стать модельным лабораторным животным (даже сопоставимым со шпорцевыми лягушками или белыми мышами). Методика длительного содержания и разведения в неволе большого количества живородящих ящериц хорошо отработана д-ром Бенуа Уленом во Франции (см., например: Heulin et al., 2005). Оказалось, что живородящие ящерицы в неволе совершенно нетребовательны, им достаточно совсем небольшого пространства и простого ухода.

Среди перспективных направления исследований живородящей ящерицы можно назвать следующие:

- изучение всех аспектов биологии и эволюции вида в азиатской части его ареала (очевиден диссонанс в степени изученности по сравнению с европейскими популяциями);
- исследование особенностей биологии краевых популяций – северных, южных (в частности, Монголия), дальневосточных, островных популяций;
- оценка биоценотической роли живородящей ящерицы, средняя плотность населения которой в некоторых местообитаниях может превышать 1000 особей на га (Khodadoost et al., 1987);
- изучение особенностей биологии вида в урбанизированной среде и прогнозирование возможностей его сохранения в условиях мегаполисов.

Сопоставление многочисленных отечественных публикаций по живородящей ящерице с современными европейскими исследованиями показывает, что в первых преобладает описательный, натуралистический подход, а роль вида в качестве объекта для решения более общих биологических задач явно недооценивается.

Наконец, необходимо подчеркнуть, что именно живородящая ящерица могла бы стать объектом новой видовой монографии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 13с.

Семенов Д.В., Иванова С.А., Ройтберг Е.С. Герпетологические наблюдения на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. М.: Наука, 1999. С. 134–144.

Andrews R.M. Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model // *J. Zool., London*. 2000. V. 250, N 2. P. 243–253. – **Aragon P., Clovert J., Massot M.** Individual dispersal status influences space use of conspecific residents in the common lizard, *Lacerta vivipara* // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 2006. V. 60, N 3. P. 430–438. – **Arrayago M.-J., Bea A., Heulin B.** Hybridization experiment between oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: a new insight into the evolution of viviparity in reptiles // *Herpetologica*. 1996. V. 52, N. 3. P. 333–342. – **Avery R.A.** Utilization of caudal fat by hibernating common lizards, *Lacerta vivipara* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1970. V. 37A. P. 119–121. – **Avery R.A., White A.S., Martin M.H., Hopkin S.P.** Concentrations of heavy metals in common lizards (*Lacerta vivipara*) and their food and environment // *Amphibia-Reptilia*. 1983. V. 4, N 2. P. 205–213.

Bauwens D., Thoen C. An enclosure design allowing quantification of dispersal in lizard population studies // *British J. Herpetol.* 1981. V. 6. P. 165–168. – **Bauwens D., Verheyen R.F.** The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*: differences between individual females // *J. Herpetol.* 1985. V. 19, N 2. P. 353–364. – **Beaupre S.J., Duvall D.J.** Integrative biology of rattlesnakes. Contributions to biology and evolution // *Bioscience*, 1998. V. 48, N 7. P. 531–538. – **Blackburn D.C.** Reconstructing the evolution of viviparity and placentation // *J. Theor. Biol.* 1998. V. 192, N 2. P. 183–190. – **Boudjemadi K., Lecomte J., Clobert J.** Influence of connectivity on demography and dispersal in two contrasting habitats: an experimental approach // *J. Animal Ecol.* 1999. V. 68, N 6. P. 1207–1224. – **Brana F., Bea A.** Bimodalité de la reproduction chez *Lacerta vivipara* // *Bull. Soc. Herpetol. Fr.* 1987. V. 44. P. 1–5.

Copplestone D., Koulikov A. O., Semenov D. V. Radionuclide concentrations in reptiles on some polluted territories of Russia. // *Russian J. Herpetology*. 2005. V. 12, N. 2. P. 83–86.

Dely O.G., Böhme W. *Lacerta vivipara* Jacquin 1787 – Waldeidechse // *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. B. 2/1, Echsen II. Wiesbaden: Aula, 1984. S. 362–393.

Fitze P.S., Le Galliard J.-F., Federici P., Richard M., Clobert J. Conflict over multiple-partner mating between males and females of the polygynandrous common lizards // *Evolution (USA)*. 2005. V. 59, N 11. P. 2451–2459.

Le Gailliard J.-F., Le Bris M., Clobert J. Timing of locomotor impairment and shift in thermal preferences during gravidity in a viviparous lizard // *Funct. Ecol.* 2003. V. 17, N 6. P. 877–885. – **Le Gailliard J.-F., Ferriere R., Clobert J.** Effect of patch occupancy on immigration in the common lizard // *J. of Animal Ecol.* 2005. V. 74, N 2. P. 241–249. – **Le Gailliard J.-F., Fitze P.S., Ferriere R., Clobert J.** Sex ratio bias, male aggression, and population collapse in lizards // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2005. V. 102 (50). P. 18231–18236. – **Le Gailliard J.-F., Massot M., Landys M.M., Meylan S., Clobert J.** Ontogenic sources of variation in sexual size dimorphism in a viviparous lizard // *J. Evol. Biol.* 2006. V. 19, N 3. P. 690–704. – **Gavaud J.** Obligatory hibernation for completion of vitellogenesis in the lizard *Lacerta vivipara* // *J. Exp. Zool.* 1983. V. 225. P. 397–405. – **Glandt D.** Die Waldeidechse. Bochum: Laurenti-Verlag, 2001. 109 S. – **Guillaume C.-P., Heulin B., Pavlinov I.Y. et al.** Morphological variations in the common lizard, *Lacerta (Zootoca) vivipara* // *Russian J. Herpetology*, 2006. V. 13, N 1. P. 1–10. – **Guillaume C.-P., Heulin B., Arrayago M.J., Bea A., Brana F.** Refuge areas and suture zones in the Pyrenean and Cantabrian regions: geographic variation of the female MPI sex-linked alleles among oviparous populations of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* // *Ecography*. 2000. V. 23, N 1. P. 3–10. – **Grenot C., Heulin B.** Emploi de radioisotopes pour la localisation de *Lacerta vivipara* et l'étude de son métabolisme au cours de l'hivernage // *C. R. Acad. Sci. Paris*. 1988. V. 307. Ser. III. P. 305–310. – **Gvozdik L.** To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard

Zootoca vivipara (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient // *Can. J. Zool.* 2002. V. 80, N 3. P. 479–492.

Henle K. Möglichkeiten und Grenzen der Analyse von Ursachen des Artenrückgangs aus herpetofaunistischen Kartierungsdaten am Beispiel einer langjährigen Erfassung // *Z. f. Feldherpetologie.* 1996. B. 3, N 1–2. S. 73–101. – **Heulin B.** Observations sur l'organisation de la reproduction et sur les comportements sexuels et agonistiques chez *Lacerta vivipara* // *Vie Milieu.* 1988. V. 38, N 2. P. 177–187. – **Heulin B., Osenegg K., Michel D.** Survie et l'incubation des oeufs dans deux populations ovipares de *Lacerta vivipara* // *Amphibia-Reptilia.* 1994. V. 15, N 2. P. 199–219. – **Heulin B., Stewart J.R., Surget-Groba Y. et al.** Development of the uterine shell glands during the preovulatory and early gestation periods in oviparous and viviparous *Lacerta vivipara* // *J. Morphology.* 2005. V. 266, N 1. P. 80–93.

Khodadoost M., Pilorge T., Ortega A. Variations de la densité et de la taille corporelle en fonction de l'abondance et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lézards vivipares du Mont Lozère // *Revue d'Ecologie: La Terre et la Vie.* 1987. V. 42. P. 193–201. – **Kuenen F.J.A., Spitzen A.** *Zootoca vivipara* als instrument auf dem Weg zu Natura 2000 // *Waldeidechse: International Symposium, 17.-19.11.2006, Bonn: Zusammenfassungen. BFA Feldherpetologie und Ichthyofaunistik des NABU, 2006.* S. 18.

Lantz L.-A. Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des Pyrénées centrales // *Rev. D'histoire naturelle appliquée.* 1927. V. 8. P. 54–61. – **Lanza B., Corti C.** Evolution of knowledge on the Italian Herpetofauna during the 20th century // *Boll. Mus. civ. Stor. Natur. Verona.* 1996. V. 20, N 2. P. 373–436. – **Lecomte J., Clobert J.** Dispersal and connectivity in populations of the common lizard *Lacerta vivipara*: an experimental approach // *Acta Oecologica.* 1996. V. 17, N 6. P. 585–598. – **Lee M.S.Y., Shine R.** Reptilian viviparity and Dollo's law // *Evolution (USA).* 1998. V. 52, N 5. P. 1441–1450. – **Lorenzon P., Clobert J., Massot M.** The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara* // *Evolution (USA).* 2001. V. 55, N 2. P. 392–404.

Massot M., Clobert J., Pilorge T. Density dependence in the common lizard: demographic consequences of a density manipulation // *Ecology.* 1992. V. 73, N 5. P. 1742–1756. – **Mayer W.** Zur Phylogenie von *Zootoca vivipara* // *Waldeidechse: International Symposium, 17.-19.11.2006, Bonn: Zusammenfassungen. BFA Feldherpetologie und Ichthyofaunistik des NABU, 2006.* S. 25. – **Mayer W., Böhme W., Tiedemann F., Bischoff W.** On oviparous populations of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in southern Central Europe and their phylogenetic relationship to neighbouring viviparous and Southwest European oviparous populations // *Herpetozoa.* 2000. V. 13, N 1/2. P. 59–69.

Odierna G., Heulin B., Guillaume Cl.P. et al. Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* // *Ecography.* 2000. V. 24, N 3. P. 332–340. – **Ortega-Rubio A., Pilorge T., Khodadoos M., Arrigal L.** Interpopulation home range comparison of a temperate lizard // *Herpetology.* 1989. V. 20, N 1. P. 71–80.

Patterson J.W., Davies P.M.C. Energy expenditure and metabolic adaptation during winter dormancy in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin // *J. Thermal Biol.* 1978. V. 3. P. 183–186.

Richard M., Lecomte J., de Fraipont M., Clobert J. Age-specific mating strategies and reproductive senescence // *Molecular Ecology.* 2005. V. 14, N 10. P. 3147–3156.

Schmidt J. Blei- und Cadmium-Rückstände bei inner- und außerstädtischen *Lacerta*-Populationen // *Verhndl. Gesellschaft f. Ökologie.* 1981. B. 9. S. 297–300. – **Schmidtler J.F., Böhme W.** Überraschende Erkenntnisse zur nomenklatorischen Geschichte der Berg- oder Waldeidechse, nunmehr *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) // *Waldeidechse: International Symposium, 17.-19.11.2006, Bonn: Zusammenfassungen. BFA Feldherpetologie und Ichthyofaunistik des NABU, 2006.* S. 31. – **Sorci G., Clobert J., Belichon S.** Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara* // *J. of Animal Ecol.* 1996. V. 65, N 6. P. 781–790. – **Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P. et al.** Multiple ori-

gins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of viviparity // Biological J. of the Linnean Society. 2006. V. 87, N 1. P. 1–11. – **Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P. et al.** Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2001. V. 18, N 2. P. 449–459.

Toen C., Bauwens D., Verheyen R.F. Chemoreceptive and behavioural responses of the common lizard *Lacerta vivipara* to snake chemical deposits // Anim. Behav. 1986. V. 34, N 6. P. 1805–1813.

Uller T., Massot M., Richard M., Lecomte J., Clobert J. Long-lasting fitness consequences of prenatal sex ratio in a viviparous lizard // Evolution (USA). 2004. V. 58, N 11. P. 2511–2516.

Van Damme R., Bauwens D., Toen C., Vanderstighelen D., Verheyen R.F. Responses of naive lizards to predator chemical cues // J. Herpetol. 1995. V. 29, N 1. P. 38–43. – **Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R.F.** Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations // J. Therm. Biol. 1986. V. 11. P. 219–222. – **Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R.F.** Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara* // Herpetologica. 1987. V. 43, N 4. P. 405–415. – **Vercken E., Massot M., Sinervo B., Clobert J.** Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara* // J. Evol. Biol. 2007. V. 20, N 1. P. 221–232. – **Voituron Y., Heulin B., Surget-Groba Y.** Comparison of the cold hardiness capacities of the oviparous and viviparous forms of *Lacerta vivipara* // J. Experim. Zool. 2004. V. 301A, N 4. P. 367–373.

THE COMMON LIZARD, *LACERTA VIVIPARA*, AS AN INTERGATIVE MODEL OBJECT OF BIOLOGICAL RESEARCHES

© 2009 D.V. Semenov

Analysis of different aspects of the modern herpetology with the common lizard, *Lacerta (Zootoca) vivipara*, as a model species, shows that the species could be considered as an effective integrative model object of biological researches.

Key words: the common lizard, *Lacerta (Zootoca) vivipara*, model object, herpetological researches.