

УДК 591.15.05:598.113.6

© 1991 г.

Е.С. РОЙТБЕРГ

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЗАИКИ РОГОВЫХ ЩИТКОВ ГОЛОВЫ ЯЩЕРИЦ
РОДА *LACERTA* (SAURIA, LACERTIDAE): ТЕНДЕНЦИИ И ОГРАНИЧЕНИЯ**

На материале 2920 экз. *Lacerta agilis* и *L. strigata* из Дагестана исследована индивидуальная изменчивость топографии щитков головы. Выявлено около 150 локальных вариаций, приведены их частоты в объединенных выборках каждого вида. Эти вариации представляют собой: отсутствие имеющихся в норме щитков или швов между ними (А), наличие дополнительных щитков или швов (В), изменение взаимного расположения щитков (С). Спектр изменчивости щиткования головы у обоих видов характеризуется: 1) преобладанием вариаций группы В над вариациями группы А, 2) упорядоченностью (ограниченностью как по диапазону отклонений от нормы, так и по их разнообразию), 3) дискретностью. Имеются основания полагать, что указанные свойства связаны с механизмами морфогенеза данной структурной системы, сложившимися в ходе ее эволюции по пути олигомеризации и стабилизации.

Известно, что изменчивость морфологических структур может иметь ярко выраженную упорядоченность, канализованность. Это проявляется, во-первых, в реализации лишь части вариантов фенотипа из числа логически возможных, во-вторых, в параллелизме рядов изменчивости у родственных таксонов и параллелизме внутривидовых (индивидуальных) и межвидовых различий (Мейен, 1975; Alberch, 1980; А.С. Раутиан, Г.С. Раутиан, 1985; Maynard Smith et al., 1985 и др.). Анализ закономерностей индивидуальной изменчивости таких структур представляет интерес как для познания путей их становления в фило- и онтогенезе, так и в более общем плане — для разработки проблемы ограничений в морфологической эволюции (Полумаа, 1983; Татаринов, 1985; Maynard Smith et al., 1985).

Привлекательной моделью для изучения закономерностей изменчивости морфологических структур является покров роговых щитков головы ящериц рода *Lacerta*. Они образуют сложный, правильный рисунок (рис. 1), который у разных видов отличается лишь отдельными деталями. Изменчивость этого рисунка, наряду с чисто количественным варьированием относительных размеров и формы элементов (щитков), включает вариации качественного характера, представляющие собой локальные изменения числа и взаимного расположения щитков. Эти вариации легко идентифицируются и не подвержены возрастным изменениям. Хотя дискретные признаки щиткования головы ящериц рода *Lacerta* часто используются во внутривидовой систематике (Peters, 1960; Fuhn, Vanse, 1964; Даревский, 1967; Даревский и др., 1976 и др.) и особенно в микроэволюционных исследованиях (Yablokov et al., 1980; Яблоков и др., 1981; Валецкий, 1987; Захаров, 1987 и др.), анализ всего спектра этой изменчивости в имеющихся публикациях отсутствует. Лишь в работе Дели и Штоля (Dely, Stohl, 1982) обстоятельно исследованы вариации щитков префронтального отдела пилеуса (верхней части головы) в семействе Lacertidae и показаны ярко выраженная упорядоченность этой изменчивости и ее параллельный характер у разных представителей данной группы.

В настоящем сообщении даются описание и анализ спектра дискретных вариаций щитков головы (кроме задневерхнегубных и височных) на материале 2920 особей прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L., подвид *L.a. boemica*) и близкого вида полосатой

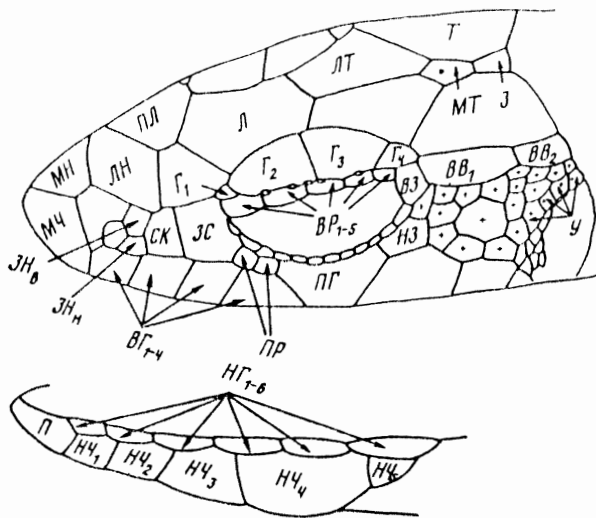


Рис. 1. Щиткование головы *Lacerta agilis boemica*
 Fig 1. Head scutellation of *Lacerta agilis boemica* (the typical pattern)

ящерицы (*L. strigata* Eichw.) из нескольких пунктов Дагестана¹. На рис. 1 приведена топография щитков головы, отражающая преобладающие по частоте встречаемости состояния признаков у исследованных экземпляров *L. agilis*². Эту топографию и ее отдельные элементы мы будем условно называть нормальными, или исходными. Отклонения от нормальной топографии (вариации) в основном сводятся к следующим типам:

- | | | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p>A₁: отсутствие шва между соседними щитками ("слияние") – рис. 2, 20, 21, 29; рис. 3, 4, 9, 26, 36, 42, 45.</p> | <p>⇔</p> | <p>V₁: наличие дополнительного шва, разделяющего исходно цельный щиток ("расщепление") – рис. 2, 49; рис. 3, 19, 22, 23, 46, 48, 49 и др.</p> |
| <p>A₂: отсутствие имеющегося в норме шва с компенсирующим сдвиганием двух (или более) окружающих – рис. 2, 19; рис. 3, 35</p> | <p>⇔</p> | <p>V₂: наличие дополнительного щитка с компенсирующим сдвиганием двух (или более) окружающих – рис. 2, 5, 42–46, 63, 64; рис. 3, 1, 2, 27, 43, 64–66 и др.</p> |
| <p>C – наличие контакта между нормально разъединенными щитками с соответствующим разъединением исходно смежных – рис. 2, 10, 11, 14; рис. 3, 7, 8, 34, 59–62</p> | | |

Более сложные вариации представимы как сочетание (последовательность) описанных элементарных преобразований: V₁V₂ – рис. 3, 52; V₂V₁ – рис. 3, 3, 17; CC – рис. 2, 8, 12 и т. п.

Вариации, связанные с уменьшением числа щитков (группа А), мы будем именовать олигомеризующими, а вариации, связанные с увеличением числа щитков (груп-

¹ Этот материал был собран с целью изучения хронографической и микрогеографической изменчивости двух видов в зоне их симпатрии (Ройтберг, 1989). Значительную часть ящериц исследовали прижизненно и возвращали на участок отлова.

² Главные отличительные особенности *L. strigata* следующие: межчелюстной щиток касается ноздри; имеется хорошо выраженный барабанный щиток, расположенный на месте ушных; позади 2-го верхневисочного имеются один или несколько более мелких щитков, превышающих по размерам соседние спинные чешуи.

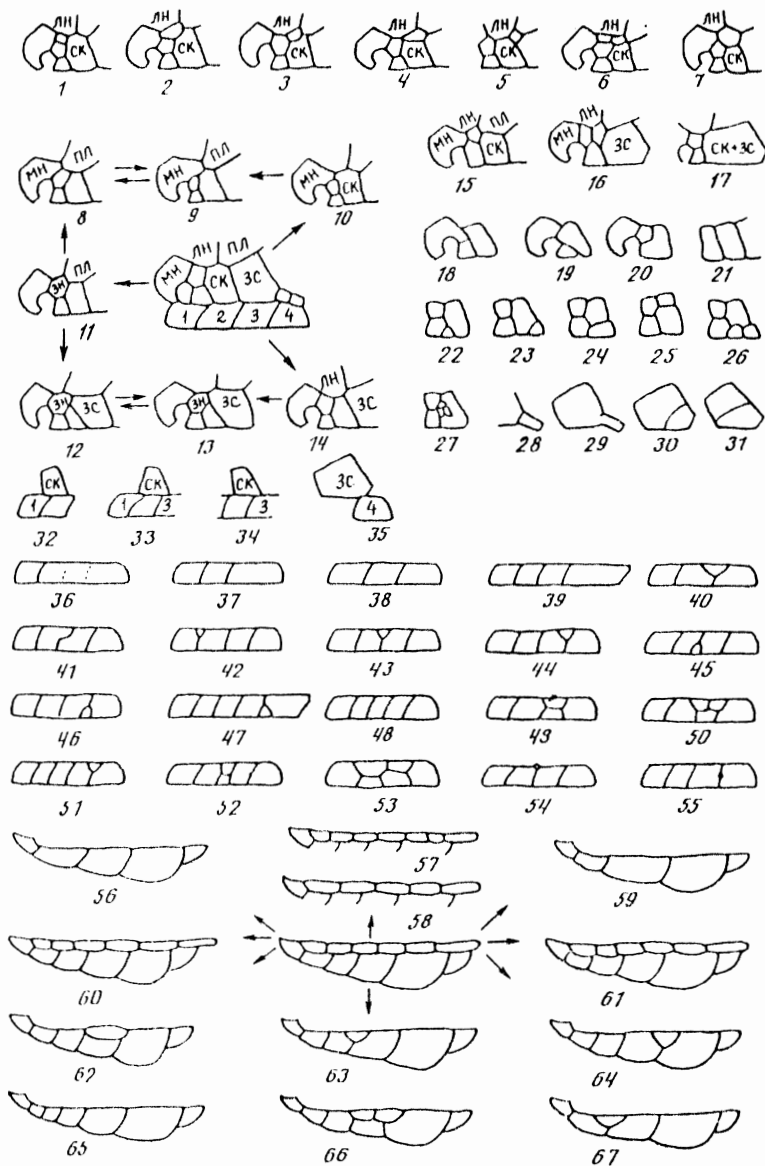


Рис. 2. Вариации щитков предглазничной области и нижней челюсти.
Объяснения в тексте

Fig 2. Variants (deviations) of shield pattern of the preocular area and of the lower jaw. Their frequencies are given in Table 1

па В), — полимеризующими по аналогии с терминами "олиго- и полимеризация", которыми называют соответствующие изменения числа гомологичных структур в филогенезе (Догель, 1954; Городков, 1983); вариации взаимного расположения щитков (группа С) будут именоваться смещениями (Ройтберг, 1987). Следует подчеркнуть, что вводимые обозначения употребляются здесь в сугубо описательном смысле и могут не отражать действительного характера морфогенетических процессов, ведущих к наблюдаемым состояниям мозаики щитков.

Частоты встречаемости наиболее характерных дискретных вариаций топографии щитков головы *L. agilis* и *L. strigata* приведены в табл. 1 (она включает все вариации, частоты которых хотя бы у одного из видов превышают 1,0%, а также ряд более редких вариаций, важных для иллюстрации обсуждаемых закономерностей изменчивос-

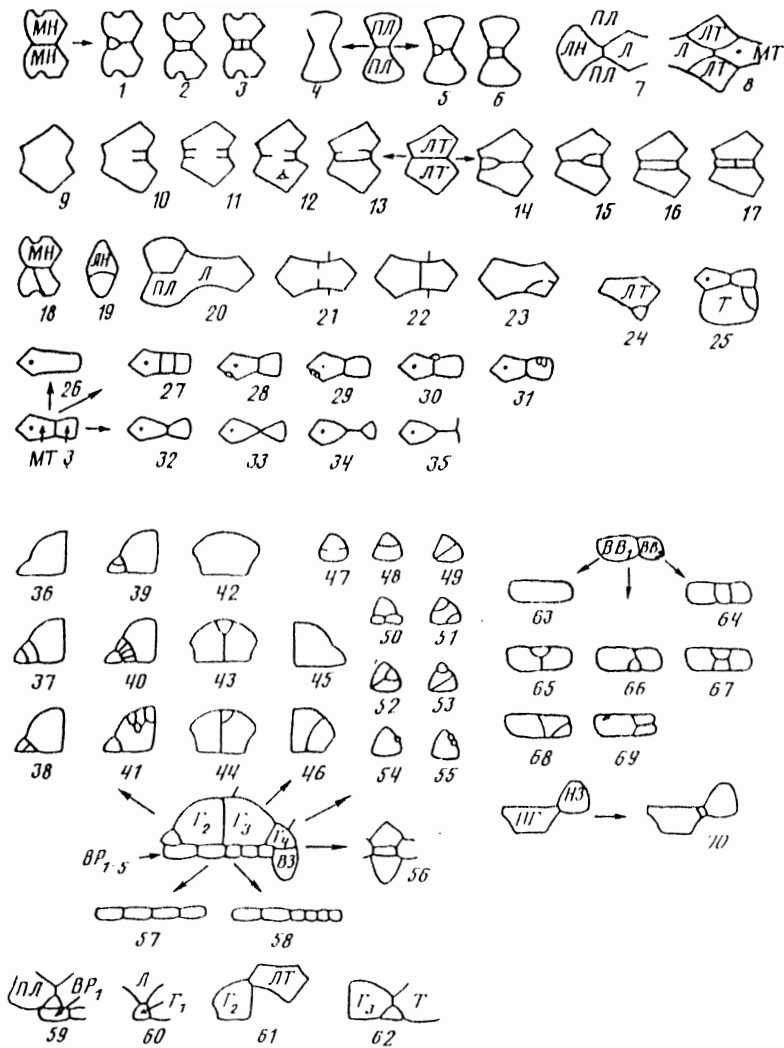


Рис. 3. Вариации щитков pileуса и заглазничной области. Объяснения в тексте

Fig. 3. Variants (deviations) of shield pattern of the pileus and the postorbital area (their frequencies are given in Table 1)

ти). Разграничение спектра изменчивости, как правило, доведено до элементарных состояний. Лишь в нескольких случаях для вариаций, имеющих сходную локализацию и принадлежащих одной группе (А, В или С), дается суммарная частота встречаемости. Подавляющее большинство обнаруженных вариаций представлено на рис. 2 и 3, топография остальных ясна из описаний-символов, которые даны в табл. 1 (№ 4, 6, 7, 8, 19).

Поскольку межпопуляционные и половые различия частот отдельных вариаций, как правило, весьма невелики по сравнению с межвидовыми и по сравнению с различиями частот разных вариаций (которые и рассматриваются в данной работе), эти частоты вычислены для объединенных выборок каждого вида. Учитывая, однако, что половина исследованных особей *L. agilis* происходит из одной популяции (окрестности г. Махачкала), эта выборка представлена в табл. 1 отдельно.

Анализ морфологического содержания выявленных вариаций и частот их встречаемости у *L. agilis* и *L. strigata* позволил выделить ряд особенностей, которые характеризуют спектр рассматриваемой изменчивости в целом и проявляются у обоих видов.

Variants number falling into a given frequency interval (I, II, etc.)

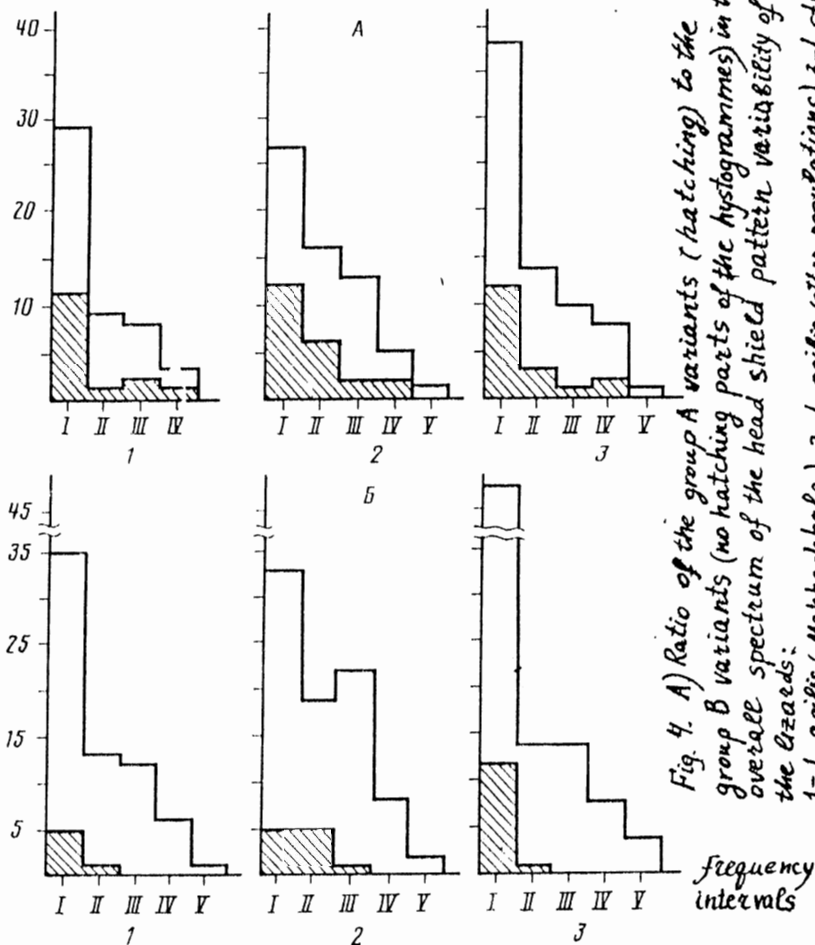


Fig. 4. A) Ratio of the group A variants (hatching) to the group B variants (no hatching parts of the histograms) in the overall spectrum of the head shield pattern variability of the Azarads:
1 - *L. agilis* (Makhachkala), 2 - *L. agilis* (other populations), 3 - *L. strigata*
B) Ratio of the complicated variants (hatching) to the simple variants (no hatching...) in the overall spectrum...

frequency intervals

Рис. 4. Соотношение олигомеризующих (выделены штриховкой) и полимеризующих (остальная часть гистограммы) вариаций (А), соотношение сложных (выделены штриховкой) и элементарных (остальная часть гистограммы) вариаций (Б) в спектре изменчивости щиткования головы ящериц. Популяции: 1 - *Lacerta agilis* (Махачкала), 2 - *L. agilis* (другие популяции), 3 - *L. strigata*. По оси ординат - интервалы частот (I - 0,1-0,4%, II - 0,5-1,0%, III - 1,1-5,0% IV - 5,1-20,0%, V - 20,1-50,0%), по оси абсцисс - число вариаций, приходящихся на данный интервал частот

frequency intervals

Одна из таких особенностей - преобладание полимеризующих вариаций над олигомеризующими (Ройтберг, 1985, 1987). Как видно из табл. 1 и рис. 4, А, полимеризующих вариаций значительно больше, чем олигомеризующих, к тому же подавляющее большинство последних является очень редкими. О редкости олигомеризующих вариаций щиткования головы свидетельствуют и имеющиеся литературные данные. Дели и Штоль (1982), изучавшие изменчивость префронтального отдела пилеуса на 1478 экз. целого ряда видов семейства Lacertidae (из них 1149 - представители рода *Lacerta*), указывают только полимеризующие вариации и смещения. Царук (1986), исследовавший щиткование пилеуса 1614 экз. *Eremias arguta* (Lacertidae), отмечает полное отсутствие олигомеризующих вариаций.

Таким образом, преобладание полимеризующих вариаций щиткования головы является устойчивой закономерностью. Заметим сразу, что большее разнообразие полимеризующих вариаций логически ожидаемо: например, слияние двух соседних щитков возможно лишь одним способом, а их расщепления - несколькими. Преобладание же по частоте встречаемости требует специального объяснения.

Frequencies of variants head shield pattern in *L. agilis* (I-Makhachkala) II - other populations) and *L. strigata* (III) from Dagestan

Таблица 1
Table 1

Частоты встречаемости (в %) элементарных дискретных вариаций щиткования головы у *Lacerta agilis* (I - Махачкала, II - остальные популяции) и *L. strigata* (III) в Дагестане

Вариации Variants	Номер изображения на рис. 2 или 3	I n = 566	II n = 559	III n = 1805
1	2	3	4	5
Группа А Group A	variant's number in Fig 2 or Fig 3.			
1. ПР-1	2, 28	19,1	16,5	91,4
2. ВГ-3	2, 37-38	0,9	1,2	7,3
3. НГ-5	2, 58 и др. = etc.	1,6	7,5	3,4
4. ВР-3	-	0,1	0,1	0,4
5. ВР-4	3, 57 и др.	1,9	2,6	15,2
6. ЛН + ПЛ	-	0,4	0	0
7. Л + ЛГ	-	0,2	0	0,1
8. ЛГ + МТ	-	0	0,2	0,2
Группа В Group B				
9. ЗН _{II} -д-СК	2, 22	1,3	5,9	0,2
10. СК → В ₁	2, 23	0	0,1	1,3
11. СК-2	2, 24	0,3	2,1	3,0
12. ЗС → В ₁	2, 30-31	3,0	2,1	1,3
13. ВГ ₂ -д-ВГ ₃	2, 43	1,4	1,3	1,6
14. ВГ _i -д-ВГ _j _н	2, 42, 44	0,3	0,5	0,2
15. ВГ _i -д-ВГ _j _б	2, 45, 46	0,3	0,1	0,1
16. ВГ-5	2, 48	2,7	2,1	0,0
17. НГ-7	2, 57 и др.	0,6	1,6	9,5
18. ВГ-6	3, 58 и др.	18,4	24,2	14,5
19. ВР-7	-	0,3	0,5	0,2
20. ЛН → В ₁	3, 19	1,6	2,3	0,3
21. ПЛ-д-ПЛ _а	3, 5	0,5	1,6	3,2
22. ПЛ-д-ПЛ _б	3, 6	0	0,2	16,8
23. Л → В ₁	3, 22	0	0	1,6
24. ЛГ-д-ЛГ _а	3, 14	0	0,5	0,1
25. ЛГ-д-ЛГ _б	3, 15	0,7	6,0	0,1
26. ЛГ-д-ЛГ _в	3, 16	0,2	3,2	0,2
27. ЛГ-д-ЛГ _г	3, 17	0	0,4	0
28. МТ-д-3	3, 27	1,2	0,7	1,2
29. Г ₂ -д-Г ₃	3, 43-44	0	1,3	0,3
30. Г ₄ → В ₁	3, 48-49	0,4	1,4	15,1
31. Г ₄ -д-В3	3, 56	0,5	0,4	3,0
32. ПГ-д-П3	3, 70	0,2	0,5	20,6
33. ВВ ₁ -д-ВВ ₂ _б	3, 66	0	0,7	1,6
34. ВВ ₁ -д-ВВ ₂ _в	3, 64	8,8	17,9	0,8
Группа С Group C				
35. СК-ВГ ₁	2, 32-33	29,1	23,7	63,2
36. СК-ВГ ₃	2, 33-34	16,6	16,3	51,9
37. ЗС-ВГ ₄	2, 35	6,2	10,7	30,8
38. НГ _{II} НЧ ₄	2, 60	1,7	1,3	2,2
39. НГ ₁ - НЧ ₂	2, 61	0,5	4,5	0,1
40. ЗН-ПЛ	2, 11	5,2	7,5	0,4
41. МН-СК	2, 10	0,2	3,9	0
42. ЛН-ЗС	2, 14	0,4	1,8	0
43. ЗН-ЗС	2, 12-13	0,2	1,3	0,1
44. ЛН-Л	3, 7	0	0,2	2,1
45. ВР ₁ -ПЛ	3, 59	2,7	2,7	0,2
46. Г ₁ -Л	3, 60	3,2	1,1	0
47. МТ 3	3, 34	0,9	0,9	1,6

Как известно, одной из общих тенденций морфологической эволюции является олигомеризация гомологичных органов и структур (Догель, 1954; Remane, 1956; Brown, 1965; Городков, 1983). Считается, что эта тенденция имела место и в эволюции чешуйчатого покрова рептилий, выражаясь в замещении мелких однородных элементов более крупными метамерными образованиями (Догель, 1954). Действительно, в ряде групп чешуйчатых рептилий — у гекконов, а также у многих игуанообразных ящериц покров из мелких однородных зернышек имеется на всем теле, включая голову. На голове ящериц рода *Lacerta* остатками этого покрова следует считать ресничные зернышки (рис. 1). Они встречаются почти у всех видов и имеют высокую (по сравнению с другими меристическими признаками фolidоза) индивидуальную изменчивость (Peters, 1964; Ройтберг, 1989), что как раз свойственно рудиментарным структурам (Яблоков, 1963). У некоторых представителей рода *Eremias* эти зернышки имеют большее развитие: они располагаются не только между надглазничными и верхнересничными щитками, но также занимают место 1-го и 4-го надглазничных и окружают 2-й и 3-й надглазничные непрерывным кольцом (Щербак, 1974). Предположить эволюцию в приведенном ряду состояний в направлении олигомеризации представляется довольно искусственным. Тенденцию к олигомеризации фolidоза головы и туловища систематики отмечали неоднократно, сравнивая примитивные и продвинутые формы в пределах вида, рода или семейства (Даревский, 1967; Ballinger, Tinkle, 1972; Greer, 1974; Черлин, 1983; Еремченко, Щербак, 1986 и др.).

Таким образом, имеются основания полагать, что многие полимеризующие вариации щитков головы имеют атавистическую природу, в то время как олигомеризующие вариации в основном представляют собой новообразования (Ройтберг, 1985, 1987). С этим предположением согласуются результаты внегруппового сравнения (Hennig, 1966), которое считается наиболее надежным методом установления примитивных и продвинутых состояний признака (Stevens, 1980; Шаталкин, 1988). Оказалось, что расщепление лобноносового, дополнительный щиток между предлобными, наличие на месте 1-го и 4-го надглазничного нескольких щитков или зернышек, увеличенное число верхнегубных и верхнересничных являются нормой у ряда видов ящурок рода *Eremias* (Щербак, 1974); последний признак, а также увеличенное число верхневисочных характерно для скальных ящериц подрода *Archaeolacerta* (Даревский, 1967). Аналогичных примеров для олигомеризующих вариаций гораздо меньше. Это отсутствие затылочного щитка, характерное для *Eremias* и ряда других родов ящурок, наличие в норме одного (а не двух) задненосового у многих видов *Lacerta*, уменьшенное число верхнересничных у *Ophisops*. Следует отметить, что у представителей некоторых родов подсемейства *Eremiinae* затылочный щиток имеется (Щербак, 1975), так что его отсутствие может иметь вторичный характер. Это весьма вероятно и в отношении уменьшенного числа верхнересничных у *Ophisops*. Будучи довольно близок к *Lacerta*, этот род имеет черты более высокой специализации: нижнее веко сращено с верхним, а его середина занята большим прозрачным окном.

В связи с обсуждаемым вопросом о связи тенденций индивидуальной изменчивости с направлением эволюции интересны результаты сравнения частот вариаций у самцов и

Примечание 1. Символы вариаций включают сокращенные обозначения щитков головы (рис. 1), а также характера изменений их нормальной топографии: "+" — слияние щитков (№ 6–8); "→B₁" — расщепление щитка (№ 12, 20, 23); "–д–" — дополнительный щиток между соответствующими щитками нормы (№ 13–15, 21–22, 24–29, 31–34); для идентификации вариаций, различающихся положением дополнительных щитков, использованы буквенные индексы (№ 24–28 и др.); "–" — контакт между соответствующими щитками (№ 35–37, 39–46); "!" — отсутствие контакта между соответствующими щитками (№ 38, 47).

Примечание 2. В некоторых случаях наблюдаемые отклонения от нормальной топографии трудно однозначно отнести к одному из выделенных типов (A₁ или A₂, B₁ или B₂ — см. выше). В этих случаях мы условно выбрали для описания один из типов (№ 9, 32) или ограничивались указанием числа серийно расположенных элементов (№ 3–5, 17–19).

Примечание 3. Для вариаций № 1–5, 9–19, 38–39 приведена средняя для двух сторон частота встречаемости; остальные вариации билатеральных признаков учитывали только на левой стороне головы.

Примечание 4. Вариации № 35–37 не учитывали при наличии олиго- или полимеризующих вариаций соответствующих щитков.

Sex differences in frequencies of group A and group B variants of head shield pattern in L. strigata from Daghestan

Таблица 2
Table 2

Различия частот олигомеризующих (группа А) и полимеризующих (группа В) вариаций щиткования головы у самцов и самок *Lacerta strigata* Дагестана

Вариации <i>Variants</i>	Частоты (в %) <i>frequencies</i>		Уровень значимости различий <i>Significance level of sex differences</i>	
	♂♂ (n = 566)	♀♀ (n = 640)		
Группа А				
1. ВГ → А	рис. 2, 36-38	9,2	5,2	p < 0,05
2. НГ → А	рис. 2, 58 и др.	5,3	2,0	p < 0,01
Группа В				
3. ЛН-д	рис. 2, 1-7	1,2	3,3	p < 0,05
4. ВР → В	рис. 3, 58 и др.	11,1	16,1	p < 0,05
5. Г ₁ → В	рис. 3, 39-40	0,9	2,6	p < 0,05
6. Г ₂ -д-Г ₃	рис. 3, 43-44	1,0	0	p < 0,05
7. ПГ-д-НЗ	рис. 3, 70	10,0	33,5	p < 0,001
8. ВВ ₁ -д-ВВ ₂	рис. 3, 64-67	2,5	4,9	p < 0,05

Примечание. Обозначения см. в примечаниях к табл. 1.
Designations as in Table 1.

Sex differences in the temporal shields number (Temp) and the supraciliary granulae number (Gran) in two lizard species from Daghestan

Таблица 3
Table 3

Различия по числу височных щитков (Temp) и числу ресничных зернышек (Gran) у самцов и самок двух видов ящериц Дагестана

Признаки <i>Characters</i>	$\bar{x} + m_x$			
	<i>L. agilis</i>		<i>L. strigata</i>	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Temp	16,41 + 0,21 n=286	18,11 + 0,23 n=312	16,19 + 0,15 n=535	17,44 + 0,14 n=581
Gran	6,28 + 0,16 n=262	6,95 + 0,17 n=278	13,49 + 0,19 n=519	14,90 + 0,20 n=566

самок. Как видно из табл. 2, у *L. strigata* в семи из восьми случаев половых различий состояния с большим числом щитков чаще встречаются у самок. У *L. agilis* такой тенденции не обнаружено, но у обоих видов среднее число височных щитков и ресничных зернышек выше у самок (табл. 3). Эти данные до некоторой степени согласуются с представлениями Геодакяна (1985) об эволюционной консервативности женского пола.

Второй особенностью спектра рассматриваемой изменчивости является его ярко выраженная упорядоченность, ограниченность как по диапазону отклонений от нормы, так и по их разнообразию. Как уже отмечалось, обнаруженные вариации в основном сводятся к простейшим локальным преобразованиям топографии: наличию/отсутствию отдельных элементов, границ (швов) между ними или контактов между ними. Вариации, представимые в виде последовательности двух таких преобразований (рис. 2, 6, 8, 9, 12, 26, 29, 36, 50-53, 66; рис. 3, 3, 17, 50-53, 67) составляют очень небольшую часть всего спектра (рис. 4, Б), а еще более сложные изменения, при которых правильность топографии обычно нарушается (рис. 2, 27; рис. 3, 40-41), отмечены лишь в единичных случаях.

Однако даже в пределах элементарных преобразований многие логически мыслимые конфигурации отсутствуют или встречаются крайне редко. Некоторые из наблюдаемых ограничений, возможно, обусловлены неодинаковой механической устойчивостью раз-

личных геометрических соотношений. Можно выделить тенденцию к расщеплению вытянутых элементов перпендикулярно линии их наибольшей протяженности (рис. 2, 24, 65; рис. 3, 3, 17, 22) и отщеплению острых углов (рис. 2, 22, 23; рис. 3, 24, 38), т. е. формированию элементов с меньшим, чем у исходного, удельным периметром (более "округлых"). Противоположные отклонения практически не встречаются. Так, мы ни разу не зарегистрировали вертикальное расщепление скулового, поперечное расщепление лобноносового, продольное расщепление лобного, хотя расщепления, "перпендикулярные" указанным (рис. 2, 24; рис. 3, 19, 22) встречались сравнительно часто (табл. 1, № 11, 20, 23 соответственно). Имеются, однако, и другие, весьма нетривиальные ограничения, выражающиеся в резких (иногда на порядок) различиях частот конфигураций, которые выглядят геометрически равнозначными. Например, дополнительный щиток между предлобными часто занимает переднее положение (табл. 1, № 20), но не отмечен в заднем; дополнительный щиток между лобнотемениными — часто заднее положение и очень редко переднее (табл. 1, № 24 и 25 соответственно); дополнительный щиток между верхнегубными — часто верхнее и очень редко нижнее (табл. 1, № 13—14 и 15). Кроме того, дополнительный щиток между верхнегубными гораздо чаще расположен между 2-м и 3-м щитками, чем в других положениях, особенно у *L. strigata* (табл. 1, № 13 и 14—15); горизонтальное расщепление в семи случаях наблюдалось у 3-го верхнегубного и ни разу — для остальных верхнегубных.

Упорядоченность изменчивости щитков префронтального отдела пилеуса у Lacertidae отмечена и в уже упомянутой работе Дели и Штоля (1982). Кроме почти всех вариаций этой области, зарегистрированных на нашем материале (рис. 2, 2—4, рис. 3, 1—2, 5—7, 19), они приводят лишь следующие: контакт межчелюстного с лобноносовым (по типу: рис. 3, 7) — 75 случаев, из которых 59 у *Lacerta*; дополнительный щиток, разделяющий предлобные сзади (по типу: рис. 3, 15), — четыре случая, из которых два у *Lacerta*; два дополнительных щитка между предлобными (по типу: рис. 3, 3) — 32 случая, но все у *Eremias*.

Очевидно, упорядоченность изменчивости щиткования головы в целом также проявляется у разных видов рода *Lacerta* сходным образом³. Многие из рассмотренных выше проявлений этой упорядоченности, по-видимому, непосредственно не связаны с функциональными (селективными) требованиями. Более вероятно, что они обусловлены механизмами морфогенеза данной структурной системы, т. е. могут рассматриваться как проявления локальных онтогенетических ограничений (Maynard Smith et al., 1985). В последнее время все чаще отмечается существенная роль такого рода ограничений в эволюции морфологических структур (Alberch, 1980; Maynard Smith et al., 1985; Татаинов, 1985; Bell, 1987).

Ярко выраженная упорядоченность индивидуальной изменчивости показана для комплекса запястных костей саламандр рода *Bolitoglossa* (Alberch, 1980), вариаций ветвления главных сосудов аорты у домашнего кролика *Oryctolagus cuniculus* (Sawin, Edmonds, 1949), а также рисунков надкрылий жуков (Филиппов, 1961; Креславский, 1977; Васильев, 1988). Применительно к последним установлено, что такая упорядоченность (сокращение диапазона и числа направлений изменчивости, а также переход от непрерывной изменчивости к дискретной) возникает в ходе эволюционной стабилизации правильных рисунков (Креславский, 1977). По всей вероятности, это справедливо и в отношении щиткования головы ящериц рода *Lacerta*. Иллюстрацией относительно примитивной стадии здесь может служить щиткование височной области. В нем почти не выражена правильность рисунка, нет преобладания строго определенной топографии и, соответственно, диапазон изменчивости очень широкий (на нашем материале число височных щитков варьировало от 7 до 35), с большим разнообразием конфигураций, различия между которыми не сводятся к элементарным преобразованиям.

³ Уровень этой упорядоченности у отдельных компонентов щиткового покрова головы может быть не столь высоким, как на нашем материале. Известно, что *L. agilis* (кроме *L. a. boemica*) отличается высокой вариабельностью и значительным разнообразием щиткования задненосовой области (Даревский и др., 1976). Но и в этом случае изменчивость не реализуется во всех мыслимых направлениях.

Наконец, третьей особенностью изменчивости щиткования головы ящериц рода *Lacerta* является ее дискретность, которая отчетливо выражена у олиго- и полимеризующих вариаций. Мы имеем в виду не формальную невозможность дробного числа щитков. Исходя из морфологического характера указанных вариаций, в качестве промежуточных состояний можно рассматривать неполные слияния или расщепления (рис. 3, 21), неполные контуры дополнительных щитков (рис. 3, 11–13), а также дополнительные щитки очень малого размера (рис. 2, 54–55; рис. 3, 28, 54). Дискретность изменчивости числа щитков головы состоит в том, что такие промежуточные состояния встречаются значительно реже соответствующих полных. Вопрос о дискретности вариаций взаимного расположения щитков остается открытым, поскольку относительная редкость промежуточных состояний (контакт в одной точке) здесь логически ожидаема и при строго непрерывном варьировании ширины контакта.

Дискретность изменчивости щиткования головы ящериц, по всей видимости, обусловлена пороговыми эффектами морфогенеза, которые хорошо исследованы применительно к неметрическим вариациям скелета млекопитающих. Показано, например, что если зачаток зуба или другого скелетного элемента не достигает к определенной стадии морфогенеза некоторого минимального размера, то он резорбируется, а если достигает – развивается в нормальную структуру (Searle, 1960). Наследственная основа таких вариаций, как правило, полигенная, причем существенное влияние на их проявление могут оказывать условия развития (Berry, Searle, 1963). Эта изменчивость получила название эпигенетического полиморфизма, поскольку дискретность фенотипов обусловлена не дискретностью наследственности (олигогенностью), а механизмами морфогенеза (Berry, Searle, 1963).

Имеются все основания полагать, что дискретные вариации щиткования также относятся к этому типу изменчивости. Они имеют сходное с неметрическими вариациями скелета структурное содержание ("расщепления", "слияния" и т. п.), также подвержены влиянию внешних условий в эмбриональный период (Fox et al., 1961; Osgood, 1978; Захаров, 1987); имеющиеся отрывочные данные об их проявлении у потомства (Fox et al., 1961; Voipio, 1968; Osgood, 1978) дают картину, не характерную для олигогенного наследования.

Итак, изменчивость топографии щитков головы ящериц рода *Lacerta* характеризуется преобладанием полимеризующих вариаций над олигомеризующими, упорядоченностью (ограниченностью как по диапазону отклонений от нормы, так и по их разнообразию) и дискретностью. Мы полагаем, что эти свойства отражают характер становления данной структурной системы в фило- и онтогенезе. Правильный рисунок топографии щитков головы эволюционно сформировался в результате процессов олигомеризации и стабилизации. Сложившиеся при этом морфогенетические механизмы, обеспечивающие устойчивое воспроизведение такого рисунка в онтогенезе, допускают варьирование лишь в ограниченном диапазоне и в определенных направлениях. Эти механизмы, по-видимому, обладают известной консервативностью, поэтому развитие, как правило, легче "сталкивается" к достижению близких к предковым состояний, чем к формированию эволюционно новых фенотипов.

Примечательно, что рассмотренные особенности изменчивости щиткования головы ящериц в значительной мере свойственны и другим структурным системам, образующим правильную, устойчивую мозаику и сформировавшимся в результате олигомеризации – покрову роговых щитков панциря черепах (Zangerl, Johnson, 1957; Хозацкий, 1969; Брушко, Кубыкин, 1980; Черепанов, 1987), а также жилкованию крыла высших насекомых (Беляева, 1946; Ромашов, Беляева, 1946; Козлов, 1987).

Буквенные обозначения на рисунках

Щитки: *ВВ* – верхневисочные, *ВГ* – верхнегубные, *ВЗ* – верхнезаглазничный, *ВР* – верхнересничные, *Г* – надглазничные, *З* – затылочный, *ЗН_в* и *ЗН_н* – верхний и нижний заднеосовые, *ЗС* – заднескуловой, *Л* – лобный, *ЛН* – лобноосовой, *ЛТ* – лобнотемной, *МН* – межносовой, *МТ* – межтеменной, *МЧ* – межчелюстной, *НГ* – нижнегубные, *НЗ* – нижнезаглазничный, *НЧ* – нижне-

челюстные, П – подбородочный, ПГ – подглазничный, ПЛ – предлобный, ПР – предглазничные, СК – скуловой, Т – теменной, У – ушные. Указаны также: ресничные зернышки (между надглазничными и верхнересничными) и височные щитки (отмечены крестиками).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева В.Н., 1946. Изменчивость жилкования крыла в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Докл. АН СССР, 54, 7, 633–636.
- Брушко З.К., Кубыкин Р.А., 1980. Изменчивость роговых щитков панциря у среднеазиатской черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray) в Казахстане // Зоол. ж., 59, 6, 870–874.
- Валецкий А.В., 1987. Анализ структуры ареала вида популяционно-морфологическими методами (на примере прыткой ящерицы *Lacerta agilis* L.) // Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1–23.
- Васильев А.Г., 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые вариации, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 158–169.
- Геодакян В.А., 1985. О некоторых закономерностях и явлениях, связанных с полом // Вероятностные методы в биологии. Киев, 19–41.
- Городков К.Б., 1983. Олигомеризация и эволюция систем морфологических структур: 1. Олигомеризация и стабилизация числа структур // Зоол. ж., 62, 5, 661–674.
- Даревский И.С., 1967. Скальные ящерицы кавказа. Систематика, биология и филогения полиморфной группы кавказских скальных ящериц подрода *Archaeolacerta*. Л.: Наука, 1–214.
- Даревский И.С., Шербак Н.Н., Петерс Г., 1976. Систематика и внутривидовая структура // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука, 53–95.
- Догель В.А., 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд. ЛГУ, 1–368.
- Еремченко В.К., Шербак Н.Н., 1986. Аблефаридные ящерицы фауны СССР и сопредельных стран. Фрунзе: Илим, 1–172.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных (популяционно-фенетический подход). М.: Наука, 1–216.
- Козлов М.В., 1987. Функциональная морфология крыльев и изменчивость их жилкования у низших чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigidae: Tischeriidae) // Ж. общ. биол., 48, 2, 238–246.
- Креславский А.Г., 1977. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков надкрылий у жуков-листоедов // Зоол. ж., 56, 7, 1043–1056.
- Мейен С.В., 1975. Проблема направленности эволюции // Проблемы теории эволюции. Итоги науки и техники, сер.: Зоология позвоночных, т. 7. М.: ВИНТИ, 66–199.
- Полумая А., 1983. О проблеме ограничений эволюционного процесса // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 134–149.
- Раутиан А.С., Раутиан Г.С., 1985. Морфологическое обоснование гомологических рядов в наследственной изменчивости (на примере хроматических аберраций тетеревиных) // Ж. общ. биол., 46, 3, 375–387.
- Ройтберг Е.С., 1985. К изучению дискретной изменчивости чешуйчатого покрова рептилий // Микроэволюция. Тезисы докл. I Всес. конф. по проблемам эволюции. М., 22–23. – 1987. Дискретные вариации фоллидоза прыткой и полосатой ящериц (*Lacerta agilis* et *L. strigata*) Дагестана // Герпетологические исследования на Кавказе: Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 194, 131–138. – 1989. Изменчивость признаков чешуйчатого покрова прыткой (*Lacerta agilis* L.) и полосатой (*L. strigata* Eichw.) ящериц в зоне их симпатрии: Автореф. канд. дис. Л., 1–25.
- Ромашов Д.Д., Беляева В.Н., 1946. Об изменчивости жилкования в популяциях комнатной мухи (*Musca domestica* L.) // Докл. АН СССР, 54, 9, 829–832.
- Татаринов Л.П., 1985. Направленность филогенетических процессов и прогнозируемость эволюции // Ж. общ. биол., 46, 1, 3–19.
- Филиппов Н.Н., 1961. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. ж., 40, 3, 372–385.
- Хозацкий Л.И., 1969. Олигомеризация в эволюции панциря позвоночных животных // Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва, 18, 367–369.
- Царук О.И., 1986. Изменчивость фоллидоза головы и внутривидовая систематика разноцветной ящурки, *Eremias arguta* (Pallas, 1973) // Систематика и экология амфибий и рептилий: Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 157, 203–214.
- Черепанов Г.О., 1987. Формирование мозаики роговых щитков панциря черепах // Зоол. ж., 66, 9, 1339–1348.
- Черлин В.А., 1983. Новые данные о систематике змей рода *Echis* // Вестн. зоол., 2, 42–46.
- Шаталкин А.И., 1988. Биологическая систематика. М.: Изд. МГУ, 1–184.
- Шербак Н.Н., 1974. Ящурки Палеарктики. Киев: Наукова думка, 1–295. – 1975. Каталог африканских ящурок. Киев: Наукова думка, 1–84.
- Яблоков А.В., 1963. Проблема рудиментарных органов // Зоол. ж., 42, 3, 441–450.
- Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С., 1981. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis*) // Ж. общ. биол., 42, 5, 645–656.
- Alberch P., 1980. Ontogenesis and morphological diversification // Amer. Zool., 20, 4, 653–667.

- Ballinger R.E., Thakle D.W.*, 1972. Systematics and evolution of the genus *Uta* (Sauria, Iguanidae) // Misc. Publ. Univ. Michigan, 145, 1-83.
- Bell M.A.*, 1987. Interacting evolutionary constraints in pelvic reduction of three-spine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* (Pisces, Gasterosteidae) // Biol. J. Linn. Soc., 31, 4, 347-382.
- Berry R.J., Searle A.G.*, 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. London, 140, 577-615.
- Brown W.L., Jr.*, 1965. Numerical taxonomy, convergence and evolutionary reduction // Syst. Zool., 14, 1, 101-109.
- Dely O.G., Stohl G.*, 1982. Pileusbeschilderung und phylogenetische Beziehungen innerhalb der Lacetiden // Vertebrata Hungarica, Budapest, 21, 85-109.
- Fox W., Gordon C., Fox M.N.*, 1961. Morphological effects of low temperature during the embryonic development of the garter snake, *Thamnophis elegans* // Zoologica, 46, pt 2, 57-71.
- Fuhn I.E., Vancea S.*, 1964. Die innerartliche Gliederung der Zauneidechse, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae) in Rumanien // Senkenberg. Biol., 45, 1, 23-39.
- Greer A.E.*, 1974. The generic relationships of the scincid genus *Leiopisma* and its relatives // Austral. J. Zool., Suppl. ser., 31, 1-69.
- Hennig W.*, 1966. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Illinois Press, 1-263.
- Maynard Smith J., Burian R., Kauffman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B., Lande R., Raup D., Wolpert L.*, 1985. Developmental constraints and evolution // Quart. Rev. Biol., 60, 3, 265-287.
- Osgood D.W.*, 1978. Effects of temperature on the development of meristic characters in *Natrix fasciata* // Copeia, 1, 33-47.
- Peters G.*, 1960. Die Grusinische Zauneidechse, *Lacerta agilis grusinica*, nomen novum // Zool. Anz., 165, 7/8, 279-289. - 1964. Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. III. Die orientalische Populationen von *Lacerta trilineata* // Mitt. Zool. Mus. Berlin, 4, 2, 185-250.
- Remane A.*, 1956. Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik. Leipzig, 1-364.
- Sawin P.B., Edmonds H.W.*, 1949. Morphological studies of the rabbit, VII. Aortic arch variations in relation to regionally specific growth differences // Anat. Rec., 105, 377-396.
- Searle A.G.*, 1960. The genetics and evolution of threshold characters // Proc. cent. bicent. Congr. of biology, Singapore, 220-228.
- Stevens R.F.*, 1980. Evolutionary polarity of character states // Ann. Rev. Ecol. Syst., 11, 333-358.
- Voipio P.*, 1968. Variation of the head shield pattern in *Lacerta vivipara* // Ann. Zool. Fenn., Helsinki, 5, 4, 315-323.
- Yablokov A.V., Baranov A.S., Rosanov A.S.*, 1980. Population structure, geographic variation, and microphylogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis*) // Evol. biol., 12, 91-127.
- Zangerl R., Johnson R.G.*, 1957. The nature of shield abnormalities in the turtle shell // Fieldiana Geology, 10, 29, 341-362.

Отдел биологии Дагестанского
филиала АН СССР (Махачкала)

Поступила в редакцию
7 мая 1990 г.

VARIATION OF HEAD SHIELD PATTERN IN LIZARDS OF THE GENUS *LACERTA* (SAURIA, LACERTIDAE): TRENDS AND CONSTRAINTS

E.S. ROYTBURG

Department of Biology, Daghestan Branch, USSR Academy of Sciences (Makhachkala)

S u m m a r y

In 2920 specimens of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata* from Daghestan the individual variation of the head scutes pattern was studied. About 150 different deviations from the normal pattern were revealed. These deviations include: absence of individual normal shields or fissures, separating adjacent shields (A); presence of additional shields or fissures (B); alterations of shields' arrangement (C). In both species the next three properties of the variation were shown and discussed 1) variants of group (B) are much more diversified and frequent than those of group (A); 2) degree of the variation as well as its diversity is strictly limited; 3) deviations of groups A and B are discrete in their morphological expression. These properties are supposed to be determined by morphogenetic mechanisms, formed in the course of evolution of head scutellation in the direction of oligomerization and formation of regular and stable pattern.