

УДК 598.113.6 : 591.37(470.67)

ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОСТИ ГИБРИДИЗАЦИИ *LACERTA AGILIS*  
И *L. STRIGATA* (SAURIA, LACERTIDAE)  
НА ТЕРРИТОРИИ ДАГЕСТАНА

Е. С. РОЙТБЕРГ

У 685 особей *Lacerta agilis* и *L. strigata* из чистых и смешанных популяций с территории Дагестана исследованы межвидовые различия в окраске и по 10 меристическим признакам фолидоза (у 579 особей — с помощью дискриминантного анализа). Отмечено четкое разделение как по окраске, так и по совокупности признаков фолидоза. Полное отсутствие промежуточных особей говорит об отсутствии гибридазации, возможность которой предполагалась ранее.

Задача настоящей работы — проверить предположения о гибридазации прыткой (*Lacerta agilis* L.) и полосатой (*Lacerta strigata* Eichw.) ящериц на территории Дагестана. Эти виды относятся к подроду *Lacerta sensu stricto* (Boulenger, 1920; Сухов, 1948), представители которого находятся в очень тесном родстве (Arnold, 1973). Прыткая ящерица встречается на обширной территории от Франции до Забайкалья; полосатая ящерица распространена на северо-востоке Малой Азии, на Кавказе и в Иране. На Кавказе эти виды имеют обширную зону симпатрии и встречаются иногда в одних и тех же биотопах (Банников, 1954; Хонякина, 1964; Шебзухова, 1968). Гибриды между *L. agilis* и *L. strigata* получены в неволе (Bischoff, 1969, 1973); имеются сообщения о наличии промежуточных особей в Дагестане и северной Армении (Даревский и др., 1976; Yablokov et al., 1980). Следует также отметить, что в популяциях *L. agilis* с Северного Кавказа (подвид *L. a. boemica*) по целому ряду признаков<sup>1</sup> обнаруживается значительно большее сходство с *L. strigata*, чем по ареалу в целом. У относящихся к этому же роду скальных ящериц подобный «сдвиг» признаков в сторону близкого симпатрического вида часто является следствием интрогрессивной гибридазации (Даревский, 1967; Бакрадзе, 1976). Таким образом, вопрос о гибридазации прыткой и полосатой ящериц заслуживает специального исследования. Оно является вкладом в изучение прыткой ящерицы как модельного объекта микроэволюционных исследований. Работа выполнялась под руководством А. В. Яблокова, которому автор выражает искреннюю благодарность за ценные советы и указания.

Материал собран в июне — сентябре 1979 г. из пяти точек на территории Дагестанской АССР: вблизи населенного пункта Сергокала, где *L. agilis* и *L. strigata* образуют «смешанную» популяцию<sup>2</sup>, причем оба вида многочисленны; в 2 км к западу от Буйнакса, где *L. strigata* многочисленна, а *L. agilis* представлена лишь единичными особями; в окрестностях г. Каспийска и в 10 км к востоку от Маджаласа взяты выборки из «чистых» популяций *L. strigata*, а в 10 км к западу от Буйнакса — из «чистой» популяции *L. agilis*. В каждой точке ящериц ловили на площади 10—100 га. Всего собрано 275 экз. *L. agilis* и 410 экз. *L. strigata*.

<sup>1</sup> Число бедренных пор, относительная длина задних конечностей и особенно число задненосовых и скуловых щитков и число ресничных зернышек.

<sup>2</sup> Здесь и далее «смешанной» популяцией мы называем совокупность особей близких видов, населяющих один биотоп; при этом особи разных видов часто встречаются в непосредственной близости друг от друга. Когда большая (по сравнению с радиусом индивидуальной активности особи) территория заселена только одним из близких видов, популяция последнего именуется «чистой».

У каждой ящерицы учитывали особенности окраски (цвет и рисунок), а также следующие меристические признаки фолидоза: 1) число ресничных выростов между надглазничными и верхнересничными щитками с левой стороны; 2) то же с правой стороны; 3) число чешуй по средней линии горла до воротника;  $G$ ; 4) число чешуй вокруг середины тела,  $Sq$ ; 5) число преанальных щитков в 1-м (внутреннем) ряду; 6) число преанальных щитков во 2-м (внешнем) ряду; 7) число бедренных пор ( $P$ ,  $m$ ) с левой стороны; 8) то же с правой стороны; 9) число чешуй на нижней стороне IV пальца левой задней лапы; 10) то же для правой задней лапы; 11) число чешуй вокруг хвоста (5-й ряд от клоакальной щели).

На основании анализа окраски и фолидоза мы пытались выявить особей, занимающих промежуточное положение между двумя видами. Велика вероятность того, что такие особи имеют гибридное происхождение. Исследования межвидовой гибридизации у рептилий с применением методов электрофореза показывают, что морфологически промежуточные особи не всегда оказываются гибридами и, наоборот, гибриды могут быть неотличимы по морфологическим признакам от негибридных особей (Uzzell, Darevsky, 1973; Jamès, 1977; Боркин, Даревский, 1980). Однако, учитывая, что полученные в неволе гибриды между *L. agilis* и *L. strigata* и другими близкими им видами оказались явно промежуточными по окраске и фолидозу (Bischoff, 1969, 1973), мы сочли возможным применить морфологический метод, позволяющий исследовать большое число особей.

По окраске между *L. agilis* и *L. strigata* имеются четкие качественные различия (см. ниже), поэтому разделение двух видов производилось визуально. Далее требовалось выяснить, насколько четко по совокупности меристических признаков фолидоза разделяются особи с окраской как у *L. agilis* (первая группа) и особи с окраской как у *L. strigata* (вторая группа). Для этого был применен дискриминантный анализ. Этот метод анализа многомерных данных уже использовался при изучении межвидовой гибридизации у рептилий (James, 1977; Montanucci, 1978). Процедура дискриминантного анализа в данном случае состоит в том, что для каждой особи на основании значений ее признаков вычисляется большая вероятность принадлежности к одной из двух групп. При четком разделении у всех особей вероятность принадлежности к своей группе (т. е. к той, к которой данная особь была отнесена по окраске) будет близка к 1. При нечетком разделении у некоторых особей (промежуточных) эта вероятность будет значительно меньше 1. Наличие таких особей позволило бы предполагать гибридизацию, особенно если они происходят именно из «смешанных» популяций. Дискриминантный анализ проведен отдельно по половозрелым самцам (50 экз. *L. agilis* и 69 экз. *L. strigata*), половозрелым самкам (72 и 78), неполовозрелым самцам (39 и 60), неполовозрелым самкам (37 и 57) и сеголеткам (54 и 53). Счет произведен на ЭВМ ES-1022<sup>3</sup>.

Как в «смешанной», так и в «чистых» популяциях *L. agilis* и *L. strigata* четко различались по рисунку (узору) и цвету верхней стороны тела. Рисунок у *L. agilis* бывает двух основных типов: «*agilis*» и «*exigua*» (Даревский и др., 1976). Первый из них характеризуется узкой, слагающейся из темных пятен вертебральной полосой, ограниченной с боков светлыми теменными линиями (рис. 1, а). Для узора второго типа характерно наличие широкой спинной полосы, окаймленной светлыми верхневисочными и разделенной по хребту светлой же затылочной линией (рис. 1, б). Латеральнее спинной полосы проходят два ряда светлых с черной каймой глазков (рис. 1, а, б). Первый тип рисунка характерен для западных популяций, второй — для восточных и присутствует у всех просмотренных нами прятких ящериц из Дагестана.

Рисунок *L. strigata* характеризуется наличием пяти очень ярких светлых линий, из которых три центральные топографически соответствуют

<sup>3</sup> Стандартная программа дискриминантного анализа, приспособленная для наших данных, была любезно предоставлена С. Ш. Багриян (Московский университет).

линиям рисунка «*exigua*», а самые латеральные — одному из рядов глазков (рис. 1, *з*). Самых глазков у *L. strigata* никогда не бывает.

Общий тон окраски молодых особей кофейно-коричневый у *L. agilis* и оливково-бурый у *L. strigata*. У обоих видов самцы и некоторые самки приобретают с возрастом зеленую окраску, скрывающую элементы рисунка. При этом зеленая окраска у *L. agilis* покрывает сверху все тело до кончика хвоста включительно, а у *L. strigata* задняя часть туловища, задние конечности и хвост всегда остаются оливковыми. Оттенок зеленой окраски у этих видов также различен.

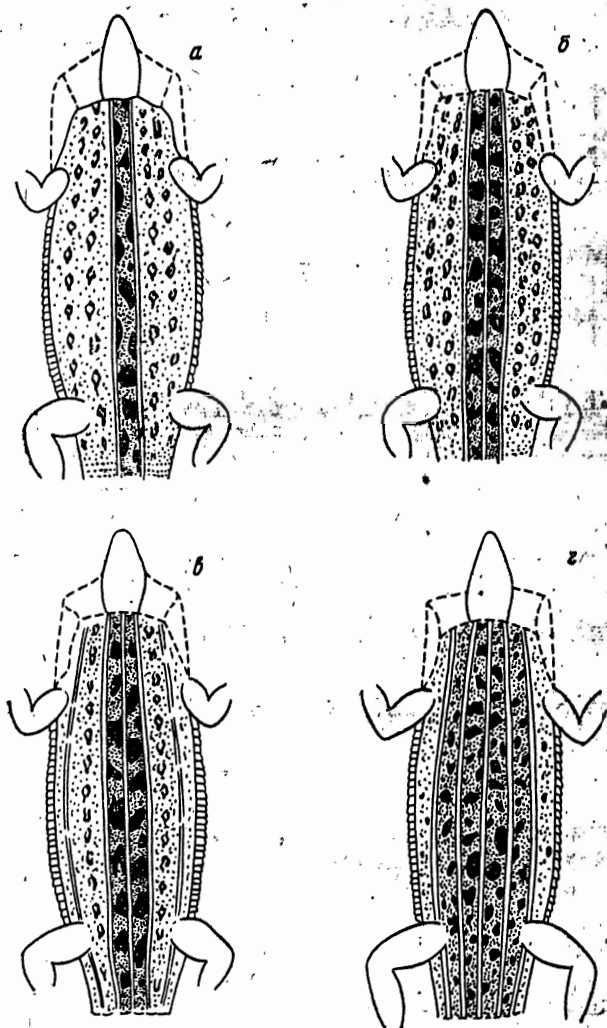


Рис. 1. Схемы узора верхней стороны тела прыткой и полосатой ящериц (по Сухову, 1948, с дополнениями): *а* — *L. agilis* тип «*agilis*»; *б* — *L. agilis* тип «*exigua*»; *в* — *L. agilis* тип «*exigua*» со слившимися в линию глазками; *г* — *L. strigata*.

При анализе окраски ни одной особи с неясной видовой принадлежностью обнаружено не было. Однако иногда попадались особи *L. agilis*, у которых 2-й ряд глазков слился в более или менее непрерывную линию (рис. 1, *в*), что увеличивает сходство рисунка этих особей с узором *L. strigata*. О нахождении таких ящериц именно в Сергокала, где *L. agilis* и *L. strigata* образуют «смешанную» популяцию, впервые сообщила Кутузова (1971, личное сообщение). Было сделано предположение, что наличие таких особей может быть обусловлено интрогрессией генов в

результате гибридизации (Даревский и др., 1976). Нами ящерицы со слившимися глазками обнаружены как в Сергокала, так и в Буйнакске — в «чистой» популяции *L. agilis*. По остальным признакам это вполне типичные *L. agilis*. Описание рисунка гибридов *L. agilis* и *L. strigata*, полученных в неволе (Bischoff, 1969), также соответствует рис. 1, в. Однако для скрещивания была взята прыткая ящерица с узором типа «agilis». Рисунок «exigua» полученных гибридов является как раз промежуточным между рисунком «agilis» и таковым *L. strigata*, но все прыткие ящерицы Дагестана и так имеют рисунок «exigua», и гибриды между

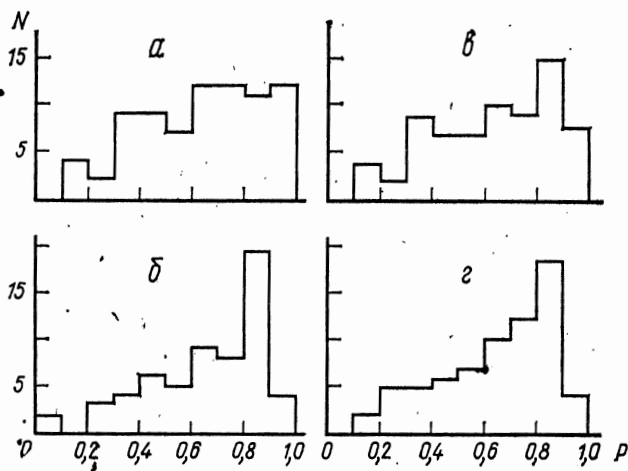


Рис. 2. Распределение частных значений вероятностей принадлежности к своей группе при разделении половозрелых самцов и самок одного вида: а, г — *L. strigata* (а — ♀♀, г — ♂♂); б, в — *L. agilis* (б — ♂♂, в — ♀♀); P — вероятность принадлежности к своей группе, N — число особей

ними и *L. strigata*, по всей видимости, имели бы рисунок более сходный с таковым у *L. strigata*, чем гибриды, полученные В. Бишофом. Наличие в Дагестане прытких ящериц со слившимися в линию глазками является, скорее всего, просто отражением внутривидовой (внутрипопуляционной) изменчивости рисунка.

Дискриминантный анализ по 10 меристическим признакам фолидоза продемонстрировал абсолютно четкое разделение двух видов: вероятность принадлежности к своей группе всегда превышала 0,995. Для контроля мы решили проверить, сколь четким окажется разделение по тем же признакам самцов и самок внутри одного вида. В этом случае разделение оказалось нечетким как для *L. agilis*, так и для *L. strigata* (рис. 2). У обоих видов примерно 25% самцов имели большую вероятность отнесения к группе самок и наоборот. Эти результаты показывают, что очень большая четкость разделения двух видов — не «математический артефакт», а результат отсутствия промежуточных особей и большой видоспецифичности выбранной совокупности признаков, по каждому из которых в отдельности имеется значительное перекрытие.

Таким образом, прыткая и полосатая ящерицы с территории Дагестана четко различаются как по окраске, так и по совокупности меристических признаков фолидоза. Ни в местах раздельного обитания, ни в местах тесного контакта промежуточных особей не обнаружено. Это позволяет заключить, что естественная гибридизация между *L. agilis* и *L. strigata* если и происходит, то исключительно редко. Надежной репродуктивной изоляции, по-видимому, способствуют сильные различия в окраске. Двухцветность полосатой ящерицы может иметь сигнальное значение, облегчая распознавание конспецифичного партнера. Интрогрессия генов у этих видов, по всей видимости, вообще невозможна. В пользу это-

го говорит и тот факт, что три самца, полученные в неволе от скрещивания *L. agilis agilis* и *L. strigata*, оказались неспособны к размножению (Bischoff, 1973).

Возможно, упомянутое выше сходство по ряду признаков *L. a. boemica* с *L. strigata* обусловлено тем, что в районе исследований мы наблюдаем картину, соответствующую начальной стадии дивергенции этих видов, так как вид *L. agilis* имеет кавказское происхождение (Даревский и др., 1976). Вероятно, это сходство имеет приспособительное значение и поддерживается отбором.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бакрадзе М. А., 1976. Исследование морфологических признаков симпатрических популяций скальных ящериц *Lacerta portschinskii* и *L. dahli* в пределах Грузии.— Тр. Тбилисск. ун-та, 178, 179—181.
- Банников А. Г., 1954. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Южного Дагестана.— Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та, 28, 2.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных.— Ж. общ. биол., 4, 485—506.
- Даревский И. С., 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских скальных ящериц подрода *Archaeolacerta*. Л.: Наука.
- Даревский И. С., Щербак Н. Н., Петерс Г., 1976. Систематика и внутривидовая структура.— В кн.: Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука, 53—95.
- Сухов Г. Ф., 1948. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 7, 102—117.
- Хонякина Э. П., 1964. Ящерицы Дагестана. Канд. дисс. Махачкала: Дагестанск. ун-т.
- Шебзухова Э. А., 1968. Данные по биологии и распространению некоторых видов ящериц в центральной части Северного Кавказа.— В кн.: Сб. научн. работ аспирантов Кабардино-Балкарск. ун-та, 2. Нальчик.
- Arnold E. N., 1973. Relationships of the palaeoartic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psanmodromus* (Reptilia, Lacertidae).— Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., 25, 8, 291—366.
- Bischoff W., 1969. Lacertenbastarde, I.— Aquar. Terr. Jahrg., 16, 8.—1973. Lacertenbastarde. II. Zool. Garten. N. F., 43, 5, 278—291.
- Roulenger A. G., 1920. Monograph of the Lacertidae, I. London.
- James J. S., 1977. Evaluation of the possibility of hybridization between the rattlesnakes *Crotalus atrox* and *C. scutulatus* in the southwestern United States. Southwest. Natur., 22, 4, 469—485.
- Montanucci R. R., 1978. Discriminant analysis of hybridization between leopard lizards, *Gambelia* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae).— J. Herpetol., 12, 3, 299—307.
- Uzzell T., Darevsky I. S., 1973. Electrophoretic examination of *Lacerta mixta*, a possible hybrid species (Sauria, Lacertidae).— J. herpetol., 7, 1, 11—15.
- Yablokov A. V., Baranov A. S., Rosanov A. S., 1980. Population structure, geographic variation, and microphylogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis*). Evolutionary biology, 12, 91—127.

Биологический факультет  
Московского государственного университета

Поступила в редакцию  
27 января 1981 г.

### EVALUATION OF THE POSSIBILITY OF HYBRIDIZATION BETWEEN *LACERTA AGILIS* AND *L. STRIGATA* (SAURIA, LACERTIDAE) IN DAGHESTAN

E. S. ROYTBORG

Biological Faculty, State University of Moscow

#### Summary

*Lacerta agilis* and *L. strigata* from the territory of Dagestan differ distinctly from each other both by colour and by a complex of meristic characters of pholidosis. No phenetically intermediate specimens were found in the pure and mixed populations of both the species. This suggests the absence of natural hybridization which was considered earlier to be possible. The safe reproductive isolation appears to be provided for by sharp differences in colour. The data lying in the basis of the suggestion of natural hybridization allow for another interpretation.