

## ДИСКРЕТНЫЕ ВАРИАЦИИ ФОЛИДОЗА ПРЫТКОЙ И ПОЛОСАТОЙ ЯЩЕРИЦ (*LACERTA AGILIS* ET *LACERTA STRIGATA*) ДАГЕСТАНА

Е. С. Ройтберг

Дагестанский государственный университет (Махачкала)

Прыткая ящерица (*Lacerta agilis* L.), один из самых многочисленных и широко распространенных видов позвоночных Евразии, стала модельным объектом микроэволюционных исследований (Яблоков, 1976). В этих исследованиях, посвященных анализу внутривидовой и внутривидовой дифференциации (Yablokov et al., 1980; Яблоков и др., 1981; Баранов, 1982 и др.), оценке стабильности онтогенеза (Захаров, 1982), очень плодотворным оказалось использование наряду с классическими таксономическими признаками большого числа элементарных дискретных вариаций (Яблоков, по Тимофееву-Ресовскому и Яблокову, 1973) окраски и фолидоза. Однако в имеющихся работах мало внимания уделяется рассмотрению отдельных вариаций, особенно фолидоза. Между тем именно признаки фолидоза, которые практически не подвержены возрастным изменениям, особенно ценны в таксономических и микроэволюционных исследованиях. Поэтому тщательное изучение особенностей их изменчивости представляется весьма желательным.

В настоящем сообщении рассматриваются дискретные вариации фолидоза, обнаруженные у *L. agilis* и близкого симпатрического вида *L. strigata* на территории Дагестана. Дагестанские популяции *L. agilis* относятся к подвиду *L. a. boemica*, для которого характерны прежде всего почти 100%-ная встречаемость ресничных зернышек и комбинации 2/1 числа задненосовых щитковых щитков (Даревский и др., 1976). Эти, а также некоторые другие особенности сближают *L. a. boemica* с другими родственными видами, в частности с широко распространенной на Кавказе *L. strigata*. Хотя обе формы иногда встречаются совместно, гибридов между ними не обнаружено. Поэтому указанное сходство не может быть следствием интрогрессии генов (Ройтберг, 1982). Возможно, оно отражает сохранение у *L. a. boemica* предковых черт, хотя этот подвид не считают самым древним (Даревский и др., 1976). В ареале *L. strigata* территория Дагестана является узкой перемычкой между предкавказской и закавказской частями. Таким образом, сравнительный анализ изменчивости двух видов в этом регионе представляет существенный интерес.

В настоящей работе использованы 334 экз. *L. agilis* и 594 экз. *L. strigata*, собранные соответственно из 3 и 9 пунктов (популяций) низменного и предгорного Дагестана. На рис. 1 изображена топография щитков головы, которая отражает различия по частоте встречаемости состояния учитываемых признаков у исследо-

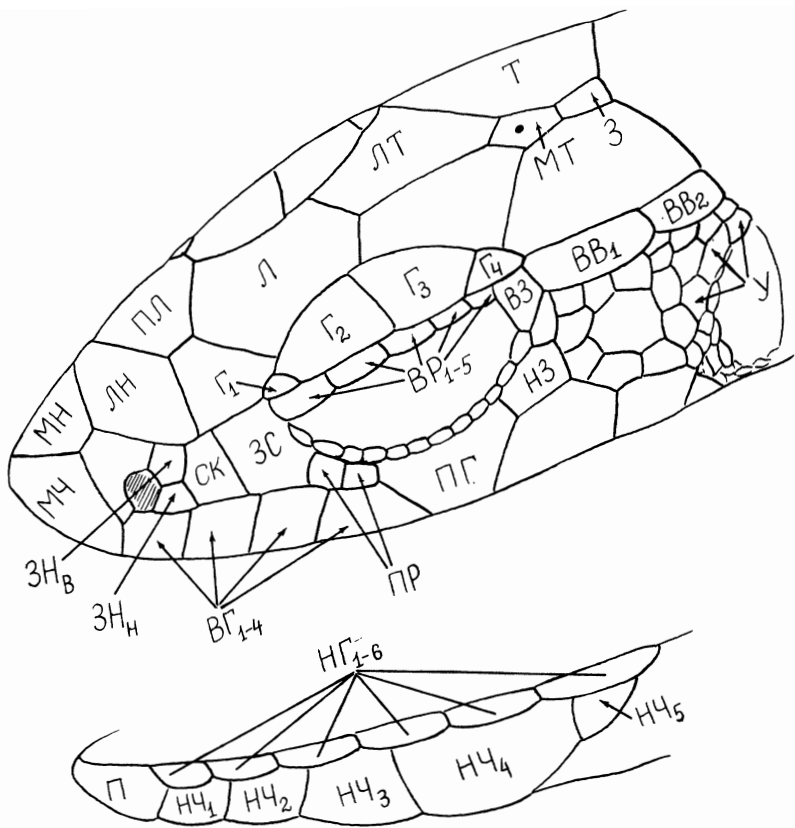


Рис. 1. Фолидоз головы *Lacerta agilis boemica*.

Шитки: ВВ — верхневисочные, ВГ — верхнегубные, ВЗ — верхнезаглазничный, ВР — верхнересничные, Г — надглазничные, З — затылочный, ЗН<sub>в</sub> — верхний задненосовой, ЗН<sub>н</sub> — нижний задненосовой, ЗС — заднескуловой, Л — лобный, ЛН — лобноносовой, ЛТ — лобнотемной, МН — межносовой, МТ — межтеменной, МЧ — межчелюстной, НГ — нижнегубные, НЗ — нижнезаглазничный, НЧ — нижнечелюстные, П — подбородочный, ПГ — подглазничный, ПЛ — предлобный, ПР — предглазничные, СК — скуловой, Т — теменной, У — ушные.

ванных *L. agilis*. Эту топографию и ее отдельные элементы мы будем условно называть нормальными, или исходными. Главные отличительные особенности *L. strigata* следующие: межчелюстной щиток касается ноздри; имеется хорошо выраженный барабанный щиток, расположенный на месте ушных; позади 2-го верхневисочного имеется один или несколько более мелких щитков, превышающих по размерам соседние спинные чешуи. Сложная топография щитков головы (кроме височных) в целом очень стабильна, и в ней можно выделить множество элементарных дискретно варьирующих признаков, различные альтернативные состояния которых мы будем называть вариациями. Фолидоз туловища, конечностей и височной области в этом отношении менее удобен и в настоящем сообщении не рассматривается.

Обнаруженные дискретные вариации (большая часть их представлена на рис. 2) можно классифицировать следующим образом.

1. Изменения, ведущие к уменьшению (группа А) или увеличению (группа В) числа щитков. Эти вариации, очевидно, являются основой для соответствующих филогенетических изменений, которые получили название олиго- и полимеризации гомологичных органов или структур (Догель, 1954). Представляется уместным поэтому именовать вариации группы А *олигомеризующими*, а вариации группы В *полимеризующими*. В каждой группе можно выделить два типа таких изменений:

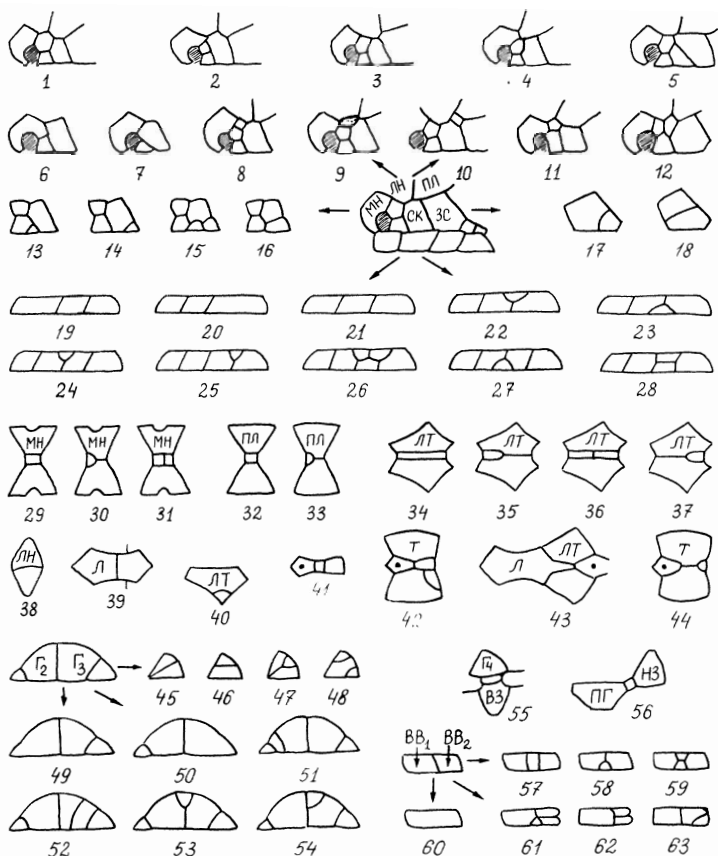


Рис. 2. Дискретные вариации фоллиоза головы *Lacerta agilis boemica* и *L. strigata* Дагестана.

Объяснения в тексте.

$A_1$ : отсутствие шва между соседними щитками (*слияние*), рис. 2, 6, 19—20  $\Rightarrow$   $B_1$ : наличие дополнительного шва, разделяющего исходно цельный щиток (*расщепление, отщепление*), рис. 2, 38—40 и др.

$A_2$ : отсутствие имеющегося в норме щитка с компенсирующим сдвиганием двух (или более) окружающих, рис. 2, 7, 21  $\Rightarrow$   $B_2$ : наличие дополнительного щитка с компенсирующим раздвижением двух (или более) окружающих, рис. 2, 29—37 и др.

Более сложные вариации можно представить комбинацией указанных типов: расщепление дополнительного щитка (рис. 2, 31, 36), наличие дополнительного щитка между расщепленными частями исходно целого (рис. 2, 47), наличие смежных дополнительных щитков (рис. 2, 15, 26).

В ряде случаев наблюдаемые изменения (особенно полимеризующие) трудно однозначно отнести к одному из указанных типов. Таковы некоторые вариации числа сериально расположенных элементов (верхнересничных, верхнегубных, нижнегубных, нижнечелюстных). Часто трудно установить происхождение мелких щитков, которые бывают похожи и на отщепления соседних, и на дополнительные (рис. 2, 8—9, 13—15, 55—56). Дефинитивная топография, вероятно, зависит, главным образом, от того, на какой стадии морфогенеза проявится тенденция к поли- или олигомеризации и от последующего соотносительного роста смежных элементов. При описании вариаций с учетом их встречаемости мы считали разграничение этих тенденций (групп А и В) более существенным, чем разграничение типов.

Неполные слияния и расщепления и неполные контуры дополнительных щитков встречались гораздо реже соответствующих полных. Только первые из них учитывали как вариации.

II. В отличие от изменчивости числа щитков, которая по своей природе дискретна, изменения их относительных размеров и формы имеют непрерывный характер. Эти изменения можно эффективно учитывать как дискретные вариации, если они приводят к изменению взаимного расположения элементов, т. е. появлению контакта между нормально разъединенными щитками с соответствующим разъединением исходно смежных. Вариации этой группы (С) мы будем называть *смещениями*. Их можно подразделить на простые (образование одного нового контакта, рис. 2, 1—3, 43—44) и сложные (образования двух и более новых контактов, рис. 2, 4—5).

В очень редких случаях наблюдались состояния, которые можно интерпретировать и как смещение, и как сочетание олиго- и полимеризующей вариаций. Для состояний 11—12 на рис. 2 мы приняли первую, а для состояний 22—23 вторую интерпретацию.

При учете встречаемости редкие или трудно различимые элементарные вариации, имеющие сходную локализацию и принадлежащие одной группе (А, В или С), иногда объединялись. В этих случаях под вариацией понимается совокупность состояний, альтернативных нормальному. Элементарные вариации, имеющие встречаемость менее 0,5% у каждого вида и не вошедшие в такие совокупности, объединены как «прочие». Частоты встречаемости вариаций приведены в таблице.

Число серьезно расположенных элементов уменьшалось или увеличивалось на 1. Кроме того, были отмечены: ВГ=2 и НГ=8 по 1 разу; ВР=2, 3, 7 — всего 9 случаев. Изредка встречавшиеся и обычно нечетко выраженные дополнительные щитки между верхнересничными не регистрировались. Самцы и самки в выборках обоих видов представлены примерно поровну. Межпопуляционные различия частот встречаемости вариаций, как правило, весьма невелики по сравнению с межвидовыми.

Как видно из таблицы, наличие одного предглазничного (№ 1) является отклонением у *L. agilis* и нормой у *L. strigata*. У *L. agilis* преобладают отсутствия контактов скулового с 1 и 3-м верхнегубными, у *L. strigata* чаще встречаются соответствующие альтернативные состояния (№№ 42, 43). Для всех остальных признаков нормальное состояние у обоих видов одно и то же, но частоты многих отклонений (вариаций) различаются очень резко. Так, увеличение числа нижнегубных (№ 11), дополнительный щиток, полностью разделяющий предлобные (№ 22), дополнительный щиток между подглазничным и нижнезаглазничным (№ 37), расщепления 4-го надглазничного (№ 30), довольно часто встречавшиеся во всех популяциях *L. strigata*, отмечены лишь у единичных особей *L. agilis*. У *L. strigata* гораздо чаще встречались также уменьшения числа верхнегубных (№ 5) и верхнересничных (№ 2) и контакт заднескулового с 4-м верхнегубным (№ 44). Обратная тенденция наиболее сильно выражена для следующих вариаций: дополнительный щиток, полностью разделяющий верхневисочные (№ 33), дополнительные щитки между лобнотемными (№ 24), изменения контактов скулового со щитками пилеуса (№№ 45—47). Интересно отметить также, что в изменчивости числа верхнересничных (№№ 2 и 9), нижнегубных (4 и 11) и, по-видимому, верхнегубных (5 и 12) у сравниваемых форм преобладают противоположные тенденции: уменьшение чаще встречается у одного вида, а увеличение у другого.

Данные о встречаемости вариаций префронтального отдела пилеуса (№№ 21—23, 25, 48 и некоторые другие) у ряда видов семейства Lacertidae (Dely & Stohl, 1982) также указывают на существование межвидовых различий. Так, подобно *L. strigata* в Дагестане, в центральной Европе относительно высокой частотой встречаемости дополнительного щитка, полностью разделяющего предлобные (№ 22), от *L. agilis* отличается другой близкий

Неполные слияния и расщепления и неполные контуры дополнительных щитков встречались гораздо реже соответствующих полных. Только первые из них учитывали как вариации.

II В отличие от изменчивости числа щитков, которая по своей природе дискретна, изменения их относительных размеров и формы имеют непрерывный характер. Эти изменения можно эффективно учитывать как дискретные вариации, если они приводят к изменению взаимного расположения элементов, т. е. появлению контакта между нормально разъединенными щитками с соответствующим разъединением исходно смежных. Вариации этой группы (С) мы будем называть *смещениями*. Их можно подразделить на простые (образование одного нового контакта, рис. 2, 1—3, 43—44) и сложные (образование двух и более новых контактов, рис. 2, 4—5).

В очень редких случаях наблюдались состояния, которые можно интерпретировать и как смещение, и как сочетание олиго- и полимеризующей вариаций. Для состояний 11—12 на рис. 2 мы приняли первую, а для состояний 22—23 вторую интерпретацию.

При учете встречаемости редкие или трудно различимые элементарные вариации, имеющие сходную локализацию и принадлежащие одной группе (А, В или С), иногда объединялись. В этих случаях под вариацией понимается совокупность состояний, альтернативных нормальному. Элементарные вариации, имеющие встречаемость менее 0,5% у каждого вида и не вошедшие в такие совокупности, объединены как «прочие». Частоты встречаемости вариаций приведены в таблице.

Число серийально расположенных элементов уменьшалось или увеличивалось на 1. Кроме того, были отмечены: ВГ=2 и НГ=8 по I разу; ВР=2, 3, 7 — всего 9 случаев. Изредка встречавшиеся и обычно нечетко выраженные дополнительные щитки между верхнересничными не регистрировались. Самцы и самки в выборках обоих видов представлены примерно поровну. Межпопуляционные различия частот встречаемости вариаций, как правило, весьма невелики по сравнению с межвидовыми.

Как видно из таблицы, наличие одного предглазничного (№ 1) является отклонением у *L. agilis* и нормой у *L. strigata*. У *L. agilis* преобладают отсутствия контактов скулового с 1 и 3-м верхнегубными, у *L. strigata* чаще встречаются соответствующие альтернативные состояния (№№ 42, 43). Для всех остальных признаков нормальное состояние у обоих видов одно и то же, но частоты многих отклонений (вариаций) различаются очень резко. Так, увеличение числа нижнегубных (№ 11), дополнительный щиток, полностью разделяющий предлобные (№ 22), дополнительный щиток между подглазничным и нижнезаглазничным (№ 37), расщепления 4-го надглазничного (№ 30), довольно часто встречавшиеся во всех популяциях *L. strigata*, отмечены лишь у единичных особей *L. agilis*. У *L. strigata* гораздо чаще встречались также уменьшения числа верхнегубных (№ 5) и верхнересничных (№ 2) и контакт заднескулового с 4-м верхнегубным (№ 44). Обратная тенденция наиболее сильно выражена для следующих вариаций: дополнительный щиток, полностью разделяющий верхневисочные (№ 33), дополнительные щитки между лобнотемными (№ 24), изменения контактов скулового со щитками пилеуса (№№ 45—47). Интересно отметить также, что в изменчивости числа верхнересничных (№№ 2 и 9), нижнегубных (4 и 11) и, по-видимому, верхнегубных (5 и 12) у сравниваемых форм преобладают противоположные тенденции: уменьшение чаще встречается у одного вида, а увеличение у другого.

Данные о встречаемости вариаций префронтального отдела пилеуса (№№ 21—23, 25, 48 и некоторые другие) у ряда видов семейства Lacertidae (Dely & Stohl, 1982) также указывают на существование межвидовых различий. Так, подобно *L. strigata* в Дагестане, в центральной Европе относительно высокой частотой встречаемости дополнительного щитка, полностью разделяющего предлобные (№ 22), от *L. agilis* отличается другой близкий

Частоты встречаемости (в %) дискретных вариаций фолидоза у *Lacerta agilis boeica* (I) и *L. strigata* (II) в Дагестане

Вариации	I	II	t	Вариации	I	II	t
группа А							
1) ПР=1	19,0	92,3	24,4	28. МТ-д-3	1,2	0,8	
2) ВР<5	2,5	14,6	6,6	29. Т→В <sub>1</sub>	0	0,7	
3) НЧ<5	0,7	1,5		30. Г <sub>4</sub> →В <sub>1</sub>	0,9	17,0	9,4
4) НГ<6	8,8	4,4	2,5	31. Г→В <sub>1</sub>	0	0,8	
5) ВГ<4	1,2	8,8	5,3	32. Г <sub>2</sub> -д-Г <sub>3</sub>	1,2	0,5	
6) ЗН <sub>а</sub> →А	1,0	0,1		33. ВВ-д-ВВ <sub>а</sub>	13,2	0,7	8,3
7) Г→А	0,9	0,2		34. ВВ-д-ВВ <sub>б</sub>	0,9	2,0	
8) П. А.	0,8	0,3		35. ВВ <sub>2</sub> →В <sub>1</sub>	0	0,8	
группа В							
9) ВР>5	23,7	13,5	3,8	36. Г <sub>4</sub> -д-В <sub>3</sub>	0,3	3,4	3,4
10) НЧ→В	0,7	1,9		37. ПГ-д-НЗ	0,9	21,2	11,0
11) НГ>6	0,3	9,0	6,9	38. П. В.	1,5	1,2	
12) ВГ>4	0,7	0		группа С			
13) ВГ→В <sub>1</sub>	0,9	0,2		39. НЧ   НГ <sub>п</sub>	0,9	2,4	
14) ВГ→В <sub>2</sub>	2,4	2,6		40. НЧ <sub>2</sub> — НГ <sub>1</sub>	3,0	0	3,8
15) ЗН <sub>а</sub> →В <sub>1</sub>	4,5	0,3	4,2	41. НЧ, НГ→С	0,8	0,1	
16) СК→В <sub>1</sub>	0,3	1,2		42. СК— ВГ <sub>1</sub>	25,4	61,0	10,3
17) ЗН <sub>а</sub> -дд-ЗС	0,9	0,3		43. СК— ВГ <sub>3</sub>	17,9	54,2	11,0
18) СК=2	2,1	8,2	4,0	44. ЗС— ВГ <sub>4</sub>	12,0	31,7	6,9
19) ЗС→В <sub>1</sub>	2,1	1,0		45. ЗН <sub>а</sub> — ПЛ	7,2	0,8	5,0
20) ЛН-д	3,3	1,7		46. МН— СК	3,6	0	4,6
21) МН-д-МН	0	2,0	3,0	47. СК→С	3,0	0,2	3,5
22) ПЛ-д-ПЛ <sub>а</sub>	0,3	15,8	10,0	48. ЛН— Л	0	2,9	3,8
23) ПЛ-д-ПЛ <sub>б</sub>	2,1	2,4		49. Л— МТ	0,6	0,2	
24) ЛТ-д-ЛТ	6,0	0,2	5,7	50. Т— Т	2,4	1,3	
25) ЛН→В <sub>1</sub>	2,1	0,2	2,6	51. ВР <sub>1</sub> — ПЛ	2,7	0,2	3,2
26) Л→В <sub>1</sub>	0,3	0,8		52. Г <sub>1</sub> — Л	1,5	0	
27) ЛТ→В <sub>1</sub>	0,6	0,5		53. Г <sub>2</sub> — ЛТ	1,2	0,5	
				54. П. С.	0,9	0,3	

Примечание 1.

Группа А: 1) ПР=1 — один предглазничный; 2) ВР<5 — верхнересничных меньше 5; 3) НЧ<5 — нижнечелюстных меньше 5; 4) НГ<6 — нижнегубных меньше 6; 5) ВГ<4 — верхнегубных меньше 4, рис. 2, 19—23; 6) ЗН<sub>а</sub>→А — олигомеризующие вариации, затрагивающие верхний задненосовой, рис. 2, 6—7; 7) Г→А — слияния надглазничных, рис. 2, 49—50; 8) П. А. — прочие олигомеризующие вариации.

Группа В: 9) ВР>5 — верхнересничных больше 5; 10) НЧ→В — полимеризующие вариации нижнечелюстных; 11) НГ>6 — нижнегубных больше 6; 12) ВГ>4 — верхнегубных больше 4; 13) ВГ→В<sub>1</sub> — горизонтальные расщепления верхнегубных, рис. 2, 28; 14) ВГ→В<sub>2</sub> — дополнительные шитки между верхнегубными, рис. 2, 22—27; 15) ЗН<sub>а</sub>→В<sub>1</sub> — отщепление задне-нижнего угла нижнего задненосового, рис. 2, 13; 16) СК→В<sub>1</sub> — отщепление задне-нижнего угла скулового, рис. 2, 14; 17) ЗН<sub>а</sub>-дд-ЗС — два смежных дополнительных шитка между нижним задненосовым и заднескуловым, рис. 2, 15; 18) СК=2 — расщепление скулового на два шитка, контактирующие с задненосовыми и заднескуловым, рис. 2, 16; 19) ЗС→В<sub>1</sub> — расщепления заднескулового, рис. 2, 17—18; 20) ЛН-д — дополнительные шитки сбоку от лобноносового, рис. 2, 8—10; 21) МД-д-МН — дополнительные шитки между межносовыми, рис. 2, 29—31; 22) ПЛ-д-ПЛ<sub>а</sub> — дополнительный шиток, разделяющий предлобные полностью, рис. 2, 32; 23) ПЛ-д-ПЛ<sub>б</sub> — дополнительный шиток, разделяющий предлобные только спереди, рис. 2, 33; 24) ЛТ-д-ЛТ — дополнительные шитки между лобнотемными, рис. 2, 34—37; 25) ЛН→В<sub>1</sub> — расщепление лобноносового, рис. 2, 38; 26) Л→В<sub>1</sub> — расщепление лобного, рис. 2, 39; 27) ЛТ→В<sub>1</sub> — отщепление внешнего угла лобнотемного, рис. 2, 40; 28) МТ-д-3 — дополнительный шиток между межтеменным и затылочным, рис. 2, 41; 29) Т→В<sub>1</sub> — отщепление задне-внутреннего угла теменного, рис. 2, 42; 30) Г<sub>4</sub>→В<sub>1</sub> — расщепления 4-го надглазничного, рис. 2, 45—48; 31) Г→В<sub>1</sub> — другие расщепления надглазничных, рис. 2, 51—52; 32) Г<sub>2</sub>-д-Г<sub>3</sub> — дополнительный шиток между 2 и 3-м надглазничными, рис. 2,

53—54: 33) ВВ-д-ВВ<sub>0</sub> — дополнительный щиток, полностью разделяющий верхне-височные, рис. 2, 57; 34) ВВ-д-ВВ<sub>0</sub> — другие варианты дополнительных щитков между верхневисочными, рис. 2, 58—59, 61, 35) ВВ<sub>2</sub>→В<sub>1</sub> — расщепления 2-го верхневисочного, рис. 2, 61—63; 36) Г<sub>4</sub>-д=ВЗ — дополнительный щиток между 4-м надглазничным и верхнезаглазничным, рис. 2, 55; 37) ПГ-д-НЗ — дополнительный щиток между подглазничным и нижнезаглазничным, рис. 2, 56; 38) П. В. — прочие полимеризующие вариации.

Группа С. 39) НЧ<sub>1</sub>|НГ. — 4-й нижнечелюстной не касается последнего нижнегубного; 40) НЧ<sub>2</sub>—НГ<sub>1</sub> — 2-й нижнечелюстной касается 1-го нижнегубного; 41) НЧ, НГ→С — другие смещения нижнегубных относительно нижнечелюстных; 42) СК—ВГ<sub>1</sub> — скуловой касается 1-го верхнегубного; 43) СК—ВГ<sub>3</sub> — скуловой касается 3-го верхнегубного; 44) ЗС—ВГ<sub>1</sub> — заднескуловой касается 4-го верхнегубного; 45) ЗН<sub>р</sub>—ПЛ — верхний заднеосовой касается предлобного, рис. 2, 1; 46) МН—СК — межносовой касается скулового, рис. 2, 47) СК→С — другие смещения в области контакта скулового со щитками пилеуса, рис. 2, 3—5; 48) ЛН—Л — лобноосовой касается лобного; 49) Л—МТ — лобный касается межтеменного, рис. 2, 43; 50) Т—Т — теменные контактируют между межтеменным и затылочным, рис. 2, 44; 51) ВР<sub>1</sub>—ПЛ — 1-й верхнересничный касается предлобного; 52) Г<sub>1</sub>—Л — 1-й надглазничный касается лобного; 53) Г<sub>2</sub>—ЛТ — 2-й надглазничный касается лобнотеменного; 54) П. С. — прочие смещения.

Примечание 2 Для вариаций №№ 1—6, 9—19, 39—41 приводится средняя для двух сторон частота встречаемости; вариации №№ 20, 27, 29—37, 42—47, 51—53 учитывались только на левой стороне. Вариации №№ 40—44 не учитывались при наличии олиго- или полимеризующих изменений соответствующих щитков. Поскольку голова снизу обычно специально не осматривалась, частоты вариаций нижнечелюстных (№№ 3, 10), возможно, занижены.

Примечание 3. Сравнение частот встречаемости вариаций у двух видов проводилось по *t*-критерию Стьюдента после преобразования долей в радианы с поправкой на непрерывность (Зайцев, 1973). Приводятся только достоверные значения критерия Стьюдента ( $t \geq 2,0$   $p < 0,05$ ;  $t \geq 2,6$   $p < 0,01$ ,  $t \geq 3,3$   $p < 0,001$ ). Поскольку для всех признаков объем выборки практически одинаков (немного уменьшен для признаков №№ 40—44), значения *t*-критерия являются мерой не только достоверности, но и относительной величины различий.

вид, *L. viridis* (1,4% у 363 и 12,0% у 216 экз. соответственно — *op. cit.*). С другой стороны, не отмеченный на нашем материале контакт межчелюстного с лобноосовым у *L. agilis* из центральной Европы имелся у 8,0% особей (*op. cit.*). Лучше поэтому воздержаться от интерпретации наблюдаемых в Дагестане различий между *L. agilis* и *L. strigata* до получения сведений о встречаемости соответствующих вариаций в других частях ареалов этих видов.

Следует остановиться на вариациях щиткования заднеосовой области, имеющих большое значение во внутривидовой систематике *L. agilis*. Их принято выражать записываемой в виде дроби комбинацией числа заднеосовых и скуловых щитков. Заднеосовыми считаются щитки, касающиеся ноздря, а скуловыми расположенные позади них (Peters, 1960). В ряде случаев, однако, одной и той же комбинации могут соответствовать весьма различные состояния. Так, формуле 2/2 удовлетворяют вариации №№ 15, 16 и 18 (рис. 2, 13, 14 и 16 соответственно). Необходимость их раздельного учета видна из того, что первая чаше встречается у *L. agilis*, а последняя у *L. strigata* (см. таблицу). На обширной восточной части ареала (подвид *L. a. exigua*) чаще других встречается состояние, которое также описывают формулой 2/2 (Даревский и др., 1976). Общее расположение щитков сходно с таковым у вариации № 18, но граница между скуловыми расположена не ниже, а выше шва между заднеосовыми; верхний скуловой контактирует с межносовым и несколько выдается в область пилеуса. Этот щиток, по-

тому, гомологичен не верхней части исходного скулового, а дополнительной щитку сбоку от лобноносового (рис. 2, 9). На нашем материале сходная филогения была отмечена лишь у 1 экз. *L. strigata*. Из изложенного вытекает ясно, что учет вариаций щиткования задненосовой области на основе применяемых формул может приводить к известному искажению действительной картины различий между видами и популяциями.

Обратимся также к интересной особенности изменчивости, свойственной обоим видам. Как видно из таблицы, увеличение числа щитков происходит значительно чаще, чем уменьшение, что особенно заметно, если исключить изменения числа сериально расположенных элементов. Если большее разнообразие полимеризующих вариаций теоретически ожидаемо (например, слияние двух смежных щитков возможно только одним способом, а их отщепления несколькими), то преобладание по частоте встречаемости третьего специального объяснения. Поскольку считается, что в филогенезе преобладали процессы олигомеризации элементов фоллидоза (Догель, 1954; Даревский, 1967), можно предположить, что значительная часть полимеризующих вариаций имеет атавистическую природу. В этой связи интересно отметить, что расщепление лобноносового, дополнительные щитки между надлобными, наличие на месте цельного 1-го и 4-го надглазничных нескольких щитков или зернышек и ряд других «полимерных» состояний характерны, например, для многих видов ящурок рода *Eremias* (Шербак, 1974). Следует подчеркнуть поэтому, что термины «слияние» и «расщепление» (отщепление) использовались нами лишь для описания вариаций и могут не соответствовать характеру формообразовательных процессов в фило- и онтогенезе.

Описанное выше дает основания надеяться, что дальнейшее изучение дискретных вариаций фоллидоза на более обширном и разнообразном материале может дать ценные сведения для систематики и способствовать выяснению общих закономерностей фенотипической изменчивости.

## ЛИТЕРАТУРА

- Баранов А. С. Феногеография и реконструкция истории вида.— В кн.: Фенетика популяций. М., «Наука», 1982, с. 201—214.
- Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа. Систематика, биология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*. Л., «Наука», 1967, 214 с.
- Даревский И. С., Шербак Н. Н. и Петерс Г. Систематика и внутривидовая структура.— В кн.: Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М., «Наука», 1976, с. 53—95.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., «Наука», 1954, 368 с.
- Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчетов. М., «Наука», 1973, 256 с.
- Захаров В. М. Феногенетический аспект исследования природных популяций.— В кн.: Фенетика популяций. М., «Наука», 1982, с. 45—55.
- Ройтберг Е. С. Оценка возможности гибридизации *Lacerta agilis* и *L. strigata* (*Sauria, Lacertidae*) на территории Дагестана.— Зоол. ж., 1982, т. 61, вып. 2, с. 249—253.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. и Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология.— Природа, 1973, № 5, с. 40—51.
- Шербак Н. Н. Ящурки Палеарктики. Киев, «Наукова думка», 1974, 296 с.
- Яблоков А. В. Предисловие.— В кн.: Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М., «Наука», 1976, с. 3—8.
- Яблоков А. В., Баранов А. С. и Розанов А. С. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis*).— Ж. общ. биол., 1981, т. 42, № 5, с. 645—656.



- Dely O. G. & Stohl G.* Pileusbeschilderung und phylogenetische Beziehungen innerhalb der Lacertiden.— *Vertebrata hungarica*, Budapest, 1982, Bd. 21, S. 85—109.
- Peters G.* Die grusinische Zauneidechse *Lacerta agilis grusinica* nomen novum.— *Zool. Anz.*, 1960, Bd. 165, H 7/8, s. 279—289.
- Yablokov A. V., Baranov A. S. & Rosanov A. S.* Population structure, geographic variation, and microphylogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis*).— *Evolutionary biology*, 1980, vol. 12, p. 91—127.

## DISCRETE VARIANTS OF SCUTELLATION IN THE LIZARDS *LACERTA AGILIS* AND *LACERTA STRIGATA* FROM DAGHESTAN

E. S. Roytberg

*Daghestan State University (Makhachcala)*

Descriptions of about 70 different deviations from normal head scale pattern revealed in 334 specimens of *L. agilis* and 594 specimens of *L. strigata* are given. All these deviations include: absence of individual normal scales or fissures, separating adjacent scales (A); presence of additional scales or fissures (B); alterations of scale arrangement (C). The frequencies of some deviations proved to be very different in two species. Deviations of B-group were much more various and abundant than those of A-group in both species. This phenomenon is briefly discussed.