

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
З О О Л О Г И Ч Е С К И Й И Н С Т И Т У Т

И. С. ДАРЕВСКИЙ

СКАЛЬНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ КАВКАЗА

СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ
И ФИЛОГЕНИЯ ПОЛИМОРФНОЙ ГРУППЫ
КАВКАЗСКИХ ЯЩЕРИЦ

ПОДРОДА

ARCHAEOLACERTA



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Л е н и н г р а д · 1 9 6 7

Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Д а р е в с к и й И. С. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—214.

В монографии рассматривается широкий круг вопросов, связанных с систематикой, географической изменчивостью, экологией и филогенией полиморфной группы скальных ящериц Кавказа, Крыма, Малой Азии и северного Ирана. Даны подробная систематическая характеристика, географическое распространение и сведения по экологии для 25 подвидовых форм, относящихся к 8 выделяемым автором бисексуальным и партеногенетическим видам. В основу систематической части исследования положен главным образом морфолого-географический метод, основанный на несовместимости в общем ареале двух или нескольких подвидов одного вида. Особое внимание уделяется вопросу о таксономическом ранге партеногенетических форм, применение к которым принятых критериев вида наталкивается на серьезные трудности. Специально рассматривается вопрос о естественной межвидовой и внутривидовой гибридизации скальных ящериц и выясняется значение этого явления для эволюции подрода *Archaeolacerta*. В данном смысле оценивается эволюционная роль триплоидных стерильных гибридов между бисексуальными и партеногенетическими формами, а также значение гибридных зон на стыках ареалов полусимпатрических бисексуальных видов. Констатируется наличие биологических изолирующих механизмов, препятствующих успешному спариванию симпатриантов в зоне контакта. Выясняются вероятные родственные связи ящериц внутри рассматриваемой группы и пути их проникновения и расселения в пределах Кавказа. Илл. — 110, цветн. табл. — 2, библи. — 206 назв.

Ответственный редактор

проф. П. В. ТЕРЕНТЬЕВ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Скальные ящерицы подрода *Archaeolacerta* (род *Lacerta*) — наиболее обычные и широко распространенные ландшафтные животные горного Кавказа. На всем протяжении от Предкавказья и Дагестана до хребтов Закавказья и Талыша, от Черноморского побережья и до ледников Большого хребта едва ли существует ущелье, каменистая россыпь или обнажение скал, где не обитали бы ящерицы этой группы, повсеместно отличающиеся высокой численностью и плотностью своих популяций.

Характерной особенностью скальных ящериц является их ярко выраженная полиморфность. В пределах своего обширного ареала, охватывающего, помимо Кавказа, также горный Крым, Малую Азию и северный Иран, они образуют значительное число подвидов и вариететов, объединяемых обычно под сборным видовым названием *Lacerta saxicola* Evermann. Разобраться во всем этом многообразии форм, отыскать надежные и стойкие критерии для их разграничения — вот задача, которая с давних пор привлекала к себе внимание многих отечественных и зарубежных специалистов. Трудно назвать хотя бы одного крупного европейского герпетолога, который в той или иной мере не занимался бы изучением ящериц рассматриваемой группы. Однако, несмотря на ряд специально предпринятых исследований, разобраться во внутривидовой структуре «*Lacerta saxicola*» оказалось далеко не просто. Очень скоро выяснилось, что дальнейшее накопление и без того обширного материала не только не содействует решению задачи, но, напротив, все более усложняет ее. Специалистами все чаще стали высказываться скептические замечания в отношении перспективы дальнейших исследований, поскольку едва ли не каждая новая изученная серия ящериц давала повод к описанию очередных, трудно диагностируемых вариететов.

Создавшееся положение как нельзя лучше можно иллюстрировать следующими цитатами из работ некоторых отечественных и зарубежных герпетологов.

«Если придавать всем личным отклонениям закавказских *Lacerta muralis* значение систематических признаков, то даже среди моего небольшого материала можно было бы описать еще несколько разновидностей» (Дерюгин, 1901).

«Вариации среди этих ящериц настолько разнообразны, что если придавать им значение, то каждый десятый экземпляр должен быть признан за новый вариетет» (Нестеров, 1911а).

«Вся группа *Lacerta saxicola* и близких к ней по морфологии видов немногим уступает в своей „трудности“ роду *Phrynocephalus*» (Чернов, 1934).

«С позиций систематики внутривидовая структура *Lacerta saxicola* дает повод для больших споров. . . Нерешенных вопросов еще столько, что лучше оставить их открытыми, пока новый материал не даст возможности их разрешить» (Lantz et Cyrén, 1936).

«Внутривидовая систематика этого вида очень трудна. Определение отдельных экземпляров весьма ненадежно» (Терентьев и Чернов, 1949).

Очевидно, что выход из создавшегося положения заключался не в отыскании все более тонких диагностических признаков, как полагали старые авторы, а в признании прежде всего того объективного факта, что высокий полиморфизм изучаемой группы является нормальной формой существования вида и, следовательно, обширный накопившийся материал требует коренного пересмотра и ревизии с принципиально иных теоретических позиций. Многообразие внутривидовых форм скальных ящериц, служившее, казалось бы, непреодолимым препятствием для успешного построения системы, приобретает совершенно иное значение при оценке этого явления с позиций современной систематики, в основе которой лежит представление о политипическом виде, представляющем собой совокупность неоднородных, географически замещающих друг друга интерградирующих популяций. Подобный подход требует уже обработки не только мертвого коллекционного материала, как бы велик он ни был, но наряду с этим и изучения вида в его естественной обстановке, ибо лишь таким путем могут быть выявлены действительные отношения, существующие между отдельными популяциями — «частями вида» — в природе.

С этой точки зрения анализ внутривидовой изменчивости скальных ящериц представляет не только частный интерес для специалиста-герпетолога, но приобретает значение исключительно удобной модели, дающей представление о трудностях, с которыми сталкивается систематик, когда его чисто описательные методы бессильны перед лицом обширного фактического материала, не укладывающегося в привычные таксономические рамки.

За последнее время интерес к изучению скальных ящериц значительно возрос также благодаря открытию у них естественного партеногенеза и полиплодии и выясняющейся связи этих явлений с процессами формообразования.

В основу настоящего исследования, являющегося результатом десятилетних полевых и лабораторных изысканий, положены материалы, собранные в 1955—1965 гг. во время многочисленных экспедиций и поездок, охвативших все представляющие в этом отношении интерес географические районы горной части Кавказского перешейка. Кроме того, для работы были использованы обширные коллекции, хранящиеся в Зоологическом институте АН СССР, Зоологическом институте АН АрмССР, Институте зоологии АН УССР, Государственном музее Грузии, Зоологическом музее Московского университета и на кафедре зоологии позвоночных Ленинградского университета. В пределах возможного были также просмотрены коллекционные материалы некоторых зарубежных хранилищ. В общей сложности я располагал более чем 5000 экз. скальных ящериц из различных частей ареала, почти три четверти из которых были добыты мною лично.

Кроме того, свыше 600 молодых особей было выведено в лабораторных условиях из яиц. Изучение биологии отдельных видов на протяжении ряда лет проводилось на нескольких стационарах в горах Армении и Грузии. В виду отсутствия необходимого серийного материала из Малой Азии и Ирана, детальному изучению смогли быть подвергнуты лишь ящерицы, обитающие в пределах Кавказа.

Принятие на вооружение систематиками концепции политипических видов требует и новых методических установок. На смену таксономии особей приходит таксономия популяций, выборки из которых превращаются в основной объект таксономического исследования. Исходя из этого принципа, систематическая часть даиной работы базировалась главным

образом на анализах выборок из популяций, как правило состоящих из 15—30 половозрелых особей обоих полов, отлавливаемых одновременно в пределах возможно ограниченной территории. В общей сложности по 15 подобранным признакам проанализировано 87 выборок, охватывающих около 2000 биометрически обработанных особей. Для наглядного представления о степени изменчивости изученного материала составлены сводные профили, отражающие отклонение каждого признака в долях среднего квадратического отклонения от найденного по взвешенному методу среднего арифметического значения данного признака (M_x). При их составлении на оси ординат откладываются положительные и отрицательные отклонения выбранных признаков в долях сигмы, а на абсциссе — номера, соответствующие принятой в работе шифровке. Указанные профили составлены для одних и тех же признаков последовательно в пределах популяций, подвидов и видов.

Важное преимущество политипической концепции, применительно к рассматриваемой здесь группе ящериц, состоит в том, что при установлении систематического положения некоторой части смешанных популяций, она не обязательно требует бескомпромиссного «или — или», а допускает существование ряда не поддающихся точному определению промежуточных особей — обстоятельство, сплошь и рядом приводившее в тупик старых авторов, стоявших на позиции стабильного морфологического вида.

Попутно отметим, что рекомендуемое в подобных случаях применение так называемого правила «75% особей» в различных его интерпретациях (Майр, 1947) представляется, на наш взгляд, совершенно искусственным.

Поскольку значительная часть материала, с которым оперировали старые авторы, в настоящее время утрачена, во многих случаях оказалось невозможным точно согласовать употреблявшиеся ими названия с принятой здесь номенклатурой. Поэтому списки синонимов составлены, как правило, с учетом лишь основной специальной литературы.

В соответствии с международными правилами зоологической номенклатуры из сохранившихся типовых серий некоторых видов и подвидов, с соблюдением необходимой процедуры, выделены лектотипы. В отдельных случаях взамен преокупированных предложены замещающие названия — «*nomen novum*». Термин «форма» всюду употребляется в нейтральном смысле и может относиться к таксонам как видового, так и подвидового ранга.

Проведение настоящего исследования было бы невозможно без постоянной помощи моих коллег и товарищей по работе, выразившейся в ценных консультациях и советах или непосредственном участии в сборе и обработке материала. Считаю своим приятным долгом выразить за это глубокую признательность С. К. Далю, П. В. Терентьеву, В. Г. Гентнеру, К. А. Юдину, Н. К. Верещагину, А. Г. Банникову, Л. И. Хозацкому, С. М. Хвзоряну, Б. П. Ушакову, Я. И. Старобогатову, И. Г. и Г. Г. Бей-Биенко, О. Л. Крыжановскому, В. Н. Куликовой, Н. Н. Щербаку, Ф. Д. Даниеляну, В. Ф. Положихиной, Т. А. Мусхелишвили, З. П. Хонякиной, Г. П. Лукиной и С. В. Канецу. Я должен особо поблагодарить также своих зарубежных коллег, любезное содействие которых позволило мне ознакомиться с оригинальными материалами из Малой Азии и Ирана, хранящимися за рубежом: проф. Р. Мертенса и д-ра К. Клеммера (Зенкенбергский музей, Франкфурт-на-Майне), д-ра Г. Петерса (Зоологический институт и музей университета им. Гумбольдта, Берлин), проф. О. Веттштейна и д-ра И. Эйзельта (Естественноисторический музей, Вена), г-жу А. Грандисон (Британский музей, Лондон), д-ра И. Лепиксара (Естественноисторический музей, Гетеборг), д-ра Е. Крамера

(Швейцария) и д-ра Л. Форкарта (Естественноисторический музей, Базель).

Исключительно многим я обязан покойному своему учителю, доктору С. А. Чернову, на протяжении ряда лет руководившему моими исследованиями, и покойному проф. В. Н. Ростомбекову, от которого получал исчерпывающие консультации о природе и животном мире Кавказа. Большую помощь за все время работы оказывала мне лаборант герпетологического отделения ЗИН АН СССР Л. Н. Лебединская.

Большинство рисунков выполнено художницей Г. Е. Поздеевой и часть — лаборантом отделения млекопитающих ЗИН АН СССР Г. И. Барановой. Неоценимая помощь при подготовке рукописи к печати была оказана мне проф. А. А. Стрелковым.

Всем указанным лицам приношу мою искреннюю благодарность.

В книге приняты следующие сокращения для наименования ряда отечественных и зарубежных научно-исследовательских учреждений и музеев: ЗИН — Зоологический институт АН СССР, Ленинград; ЗИНА — Зоологический институт АН АрмССР, Ереван; ЗИНУ — Зоологический институт АН УССР, Киев; ГМГ — Государственный музей Грузии, Тбилиси; ЗММГУ — Зоологический музей Московского университета, Москва; ЗМЛГУ — Зоологический музей Ленинградского университета, Ленинград; БМ — Британский музей, Лондон; ЗМФ — Зенкенбергский музей, Франкфурт-на-Майне; ЕИМГ — Естественноисторический музей, Гетеборг; ЕИМБ — Естественноисторический музей, Базель; ЕИМВ — Естественноисторический музей, Вена; вил. — вилайет. Числа в скобках, указанные в перечне исследованного материала, обозначают количество экземпляров.

Заемствованные из этикеток и литературы старые географические названия при использовании их в тексте заменены новыми.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ КАВКАЗА, КРЫМА И МАЛОЙ АЗИИ

Вид *Lacerta saxicola* был описан в 1834 г. Эверсманном по экземпляру, происходившему, по всей видимости, из окрестностей Кисловодска. Прошло, однако, еще более полувека, прежде чем это важное зоологическое открытие получило заслуженное признание специалистов. Понять, почему это произошло, можно, обратившись к истории изучения большой группы так называемых европейских «стенных ящериц», первые сведения о которых появились в литературе задолго до описания Эверсмана. В частности, Лауренти еще в 1768 г. описал свою стенную ящерицу *Lacerta muralis* — вид, широко распространенный в странах Южной и Средней Европы, где он представлен в настоящее время многочисленными подвидами формами. Некоторые из этих подвидов, описанных, правда, на правах самостоятельных видов, также были известны ко времени описания *L. saxicola*. Сам Эверсманн, как это явствует из его работы, несколько не сомневался в отличии описанного им вида от европейской *L. muralis*. Тем не менее Бедряга (Bedriaga, 1886) и за ним Буланже (Boulenger, 1887), придавая значение большему внешнему сходству, стали рассматривать *L. saxicola* наряду с некоторыми другими южно-европейскими формами лишь в качестве синонимов *L. muralis*. Авторитет обоих исследователей был настолько высок, что эта ошибочная точка зрения была безоговорочно принята большинством их европейских коллег. Между тем по мере накопления коллекционных материалов по стенным ящерицам из различных районов Кавказского перешейка число описываемых отсюда новых форм стало быстро расти. Одно за другим появляются описания *Podarcis defilippii* из северного Ирана (Camerano, 1877), *P. depressa* из Трапезунда и Тифлиса (Camerano, 1878), *L. portschinskii* из Тифлиса (Кесслер, 1878). Позднее Бедряга (Bedriaga, 1886) делит *L. depressa* на варианты *modesta* и *rudis*, а Беттгер (Boettger, 1892) описывает из восточного Закавказья свои варианты *valentini* и *raddei*, которых вместе с *L. depressa* относит к виду *L. muralis*. Первые два из них были отождествлены затем К. М. Дерюгиным (1901) с типичной формой этого вида, давшим в своей работе также первый обзор имеющихся данных о распространении скальных ящериц в пределах России. По его мнению, *L. muralis* проникла на Кавказ из Крыма, где в 1860 г. существование ее достоверно было установлено К. Ф. Кесслером. В 1904 г. Буланже в небольшой заметке снова возвращается к вопросу о систематическом положении *L. depressa*, которую наравне с формами *chalybdea*, *saxicola*, *portschinskii*, *defilippii* и *rudis* рассматривает в качестве вариантов все той же *L. muralis*. Эту ошибочную точку зрения в основном принял А. М. Никольский (1905), который в своей «Herpetologia Rossica» указывает для Кавказа и Крыма *L. muralis* в виде формы *typica* и var. *depressa*.

Важная заслуга восстановления видового статуса *Lacerta saxicola* принадлежит венгерскому герпетологу Л. Мегели. Уже в своей ранней работе Мегели (Méhely, 1907a) на основании ряда краниологических и морфологических признаков предложил разделить всех известных к тому времени стенных ящериц на две большие группы, объединив так называемую азиатскую *L. muralis* и некоторые хорошо выраженные европейские виды (*L. oxycephala*, *L. mosorensis*, *L. bedriagae*, *L. horvati* и др.), с одной стороны, и группу собственно европейских *L. muralis* — с другой. Для этих естественных, по его мнению, группировок он соответственно предложил названия *Archaeolacerta* и *Neolacerta*. Забегая вперед, можно отметить, что идея выделения *Archaeolacerta* теперь уже на правах подрода внутри рода *Lacerta* была позднее поддержана Р. Мертенсом (Mertens, 1921).

В 1909 г. Мегели опубликовал свою известную монографию, в которой, в частности, убедительно обосновал необходимость восстановления эверсманновой *Lacerta saxicola* на правах самостоятельного вида в группе *Archaeolacerta*. Обработав большой свежий материал по этому виду из различных районов Кавказа и Малой Азии, Мегели различал внутри него уже 6 подвидов и 3 вариетета, причем ряд описанных ранее форм, в том числе *modesta* и *depressa*, были вполне обоснованно сведены в синонимы; подвиды *armeniaca* из северной Армении, *gracilis* из Дагестана, *brauneri* из восточного Предкавказья и *bithynica* из Малой Азии описываются им впервые.

Особый интерес представляют описанные в этой работе гибридные экземпляры между *L. saxicola* и *L. derjugini* Nik., которых Мегели априорно детерминировал как самостоятельный вид *L. mixta*. Впоследствии это имя было оставлено Лантцем и Циреном (Lantz et Cyrén, 1936) за подвидом *L. s. mixta*. Мегели показал также, что с так называемыми кавказскими *L. muralis* старые авторы ошибочно отождествляли два других самостоятельных вида — *Lacerta boettgeri* (= *L. chlorogaster* Boul.) и выделенную им с Большого Кавказского хребта *Lacerta caucasica*.

Появление этой сводки вынудило А. М. Никольского (1910) «заново пересмотреть все русские экземпляры ящериц, которые значились в музейных каталогах под именем *Lacerta muralis*». Результатом явилась специальная работа, в которой, следуя в основном Мегели, он различает на Кавказе уже 6 подвидов *L. saxicola*, причем *L. s. chalybdea* переименовывается им в *L. s. portschinskii*. В качестве особого подвида Никольский описывает также *L. caucasica tenuis* из Ленкорани, сведенную впоследствии Лантцем и Циреном в синонимы *L. s. defilippii*. Приблизительно в это же время появляются работы П. В. Нестерова (1911a, 1912) по герпетофауне юго-западного Закавказья, в которых содержится интересный разбор встречающихся здесь форм скальных ящериц.

Если русские герпетологи во главе с А. М. Никольским сразу же согласились с предложенным Мегели восстановлением видового статуса кавказской *L. saxicola*, то Буланже в ряде дискуссионных статей, а затем в большой обзорной работе (Boulenger, 1913) продолжает отстаивать точку зрения, что кавказские формы являются лишь вариететами *L. muralis* и предложенное Мегели разделение на *Archaeolacerta* и *Neolacerta* неправомерно. Нет нужды останавливаться сейчас на подробностях интересной дискуссии, развернувшейся между Буланже (Boulenger, 1907, 1910, 1913) и Мегели (Méhely, 1907a, 1907b, 1910), давно уже бесспорно разрешенной в пользу венгерского герпетолога. Тем не менее основное положение Буланже о тесной филогенетической близости кавказского и европейского видов бесспорно остается в силе и по сей день. Само название кавказской *Lacerta saxicola* также явилось поводом для дискуссии. Дело в том, что еще в 1831 г. Эйхвальд описал из «Иберии

и Сомхетии» свою *Lacerta chalybdea*, которую Буланже отождествил с некоторыми подвидами эверсманновой *L. saxicola*. Поскольку описание Эйхвальда на три года предшествует работе Эверсмана, Буланже полагал, что в случае возможного разделения европейского и кавказского видов за последним следует закрепить название, данное Эйхвальдом. Однако, как справедливо отмечал еще Никольский (1910), а позднее убедительно показали Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936), под именем *chalybdea* Эйхвальдом была описана не *L. saxicola*, а какой-то иной вид, скорее всего *L. praticola* или *L. derjugini*. Правда, в более поздней работе Эйхвальд (1841) под именем *chalybdea*, видимо, имеет в виду *L. saxicola*, но, как показали Лантц и Цирен, наименование это было сборным и выяснить, к какому из подвигов оно относилось, сейчас невозможно.

В сводке А. М. Никольского 1913 г. для Кавказа приводится уже 9 подвигов скальных ящериц, не считая *L. caucasica*, рассматриваемой как самостоятельный вид. Тем не менее двумя годами позже в известной сводке «Пресмыкающиеся» в серии «Фауна России» А. М. Никольский (1915), видимо, под влиянием более ранней работы Буланже (Boulenger, 1913) расценивает *L. caucasica* лишь как подвид *L. saxicola*, объединив его с описанной ранее Мегели формой *gracilis*. В эту сводку включается, также на правах подвида, описанная Лантцем и Циреном (Lantz et Cyrén, 1913) var. *parvula* из юго-западного Закавказья. Интересно, что если ранее Никольский (1913) по рассмотренным выше причинам вполне правильно отказался от имени *chalybdea*, то теперь он явно неудачно к нему возвращается, объединяя под этим именем мегелевские четкие подвиды *armeniaca* и *bithynica*. Таким образом, в целом эта специально посвященная систематике *L. saxicola* работа А. М. Никольского безусловно представляет собой шаг назад. Тем более шагом назад в этом смысле явилась последняя монография Буланже (Boulenger, 1920), в которой все кавказские формы скальных ящериц, как и прежде, рассматриваются лишь в качестве вариантов *L. muralis*.

В 1928 г. скальная ящерица (подвид *defilippii*) была впервые достоверно найдена в западном Копет-Даге в пределах Туркмении (Мориц, 1929).

В последующие два десятилетия уточнение ареалов отдельных форм *L. saxicola* расширило наши знания о распространении этого вида в пределах Кавказа и Крыма. Однако из-за путаницы в синонимике не всегда можно понять, какой из подвигов тот или иной автор имел в виду (Геррентьев, 1926; Чернов, 1926, 1929, 1937, 1939; Соболевский, 1929; Ростомбеков, 1930, 1939; Красовский, 1932, 1933; Бартенев и Резникова, 1935). В последней работе содержатся также заметки по систематике некоторых предкавказских подвигов и описывается гибрид между *L. s. saxicola* и *L. s. brauneri*.

В 1936 г. Лантц и Цирен выпускают обзорную работу, подводящую итоги всему предшествующему периоду изучения группы кавказских скальных ящериц. Авторы сами добыли в полевых условиях большую часть использованных ими материалов, собранных во время многочисленных поездок по Кавказу, Крыму и Малой Азии. Это позволило им построить свою систему, основываясь не только на изучении выцветшего фиксированного материала, но и использовать особенности прижизненной окраски, которая столь различна у разных форм. В распоряжении Лантца и Цирена находилось уже 640 экз. скальных ящериц, изучение которых позволило им выделить 13 хорошо выраженных подвигов; 9 из них распространены на Кавказе, в Крыму и северном Иране и 4 — в пределах Малой Азии. При этом *L. s. obscura* с Кавказа и малоазиатские *L. s. tristis* и *L. s. mehelyi* были описаны впервые.

Вопрос о систематическом положении некоторых спорных форм, в частности известной лишь по двум экземплярам из Армении *L. s. valentini*, был сознательно оставлен этими исследователями открытым. Точно так же остался не решенным ими вопрос и о статусе некоторых особей из Малой Азии. Что касается *L. s. valentini*, то значительно позднее И. С. Даревский (1965а) показал, что это название должно быть сохранено за ранее описанным им из Армении подвидом *L. s. terentjevi*.

Схема Лантца и Цирена без изменений была принята С. А. Черновым (1939), а позднее — П. В. Терентьевым и С. А. Черновым (1940, 1949), которые предприняли не совсем удачную попытку составить на ее основании таблицы для определения всех подвидов. Подобная же таблица для подвидов из Малой Азии с замечаниями об их систематике и распространении составлена Боденгеймером (Bodenheimer, 1944). Исследованиями ряда последующих лет (Даль, 1944—1954; Джафаров, 1949; Кутубидзе, 1950; Алекперов, 1951, 1954а, 1954б, 1957; Мухелишвили, 1959, 1961, 1964; Неемченко и Темботов, 1959; Даниелян, 1967; Даревский и Мухелишвили, 1966) были значительно уточнены ареалы отдельных форм, главным образом на территории Закавказья. Некоторые новые данные были получены также о распространении *Lacerta saxicola* в Турции (Mertens, 1952; Даревский, 1965а). В 1957 г. выходит большая работа автора этих строк, посвященная специально систематике и биологии скальных ящериц Армении, в пределах которой устанавливается не 2, как считалось ранее, а 6 подвидов этого вида; 3 из них — *terentjevi*, *dahli* и *rostombekovi* — описываются впервые. Было показано также, что популяции двух последних форм, как и *L. s. armeniaca*, у которой на это раньше уже обратили внимание Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936), слагаются исключительно из самок. Результатом дальнейшего изучения явилось установление у названных форм скальных ящериц естественного партеногенетического размножения и связанной с ним полиплоидии (Даревский, 1958, 1962, 1964а, 1964б, 1966; Даревский и Куликова, 1961, 1962, 1964; Даревский и Красильников, 1965). Выяснилось также, что эти явления играют существенную роль как факторы формообразования в группе *L. saxicola*. Таксономическую самостоятельность всех шести указанных Даревским для Армении подвидов подтвердила позднее биометрическим анализом Г. Добровольская (1964).

Систематике скальных ящериц на северо-западной границе ареала вида посвящена специальная работа Н. Н. Щербака (1962а), показавшего, что в Крыму и на Северном Кавказе обитает не типичная форма *L. s. saxicola*, а, как это и предполагалось ранее, 2 различных подвида. За крымским подвидом было оставлено предложенное Лантцем и Циреном (Lantz et Cyrén, 1936) в качестве *nomen nudum* название *lindholmi*, тогда как новая форма с северо-западного Кавказа, четко отличающаяся от распространенного восточнее номинального подвида, получила название *darevskii*. Биологии крымского подвида посвящены более поздние работы того же автора (Щербак, 1962б, 1966). Как показала затем Г. П. Лукина (1963), на крайней северо-западной границе ареала в пределах Кавказа (окр. Анапы) обитает еще одна, неизвестная ранее реликтовая форма скальной ящерицы, описанная ею под названием *L. s. szczerbaki*.

Интересные работы по биологии ряда распространенных в Дагестане и Армении форм скальных ящериц выполнили недавно З. П. Хонякина (1964) и Ф. Д. Даниелян (1965).

Последнее десятилетие систематикой, биологией и филогенией кавказских представителей подрода *Archaeolacerta* специально занимался автор этих строк, результаты исследований которого обобщаются в настоящей книге. Было установлено, в частности, что в пределах Кавказа, Крыма, Малой Азии и северного Ирана распространено 8 самостоятель-

ных видов скальных ящериц, представленных 25 подвидами, из которых 20 встречается на Кавказе. Относящиеся к тому же подроду кавказские лесные виды *L. chlorogaster* Boul. и *L. derjugini* Nik. в настоящем исследовании специально не рассматриваются. Для сравнения заметим, что в странах Южной Европы данный подрод представлен 7 хорошо различающимися видами, образующими 10 или 11 подвигов.

Подводя итог более чем вековому периоду изучения скальных ящериц, уверенно можно сказать, что в пределах Кавказа сейчас уже трудно ожидать открытия каких-либо новых, неизвестных науке форм. Дальнейшее изучение этой группы мыслится в плане уточнения существующих филогенетических схем и выяснения родственных отношений внутри подрода *Archaeolacerta* в целом. Многого предстоит сделать также в области экологии, особенно на уровне популяций. Что же касается очень слабо изученной малоазиатской части ареала, особенно на юго-востоке Турции и в северной Месопотамии, то здесь предстоят еще дальнейшие фаунистические исследования, которые несомненно приведут к установлению, возможно, даже нескольких форм, неизвестных науке.

ТАКСОНОМИЯ БИСЕКСУАЛЬНЫХ И ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ФОРМ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ И СОВРЕМЕННЫЕ КРИТЕРИИ ВИДА

Выше мы уже говорили, что многие распространенные в пределах Кавказа формы скальных ящериц были описаны в свое время как самостоятельные виды и лишь позднее стали рассматриваться специалистами в качестве подвидов одного полиморфного вида *Lacerta saxicola* Eversmann. В связи с тем что многочисленные описанные к настоящему времени подвиды характеризуются различной степенью морфологической дифференциации и в таксономическом отношении очень неравноценны рядом авторов высказывались предположения, что некоторые из них в действительности представляют собой вполне хорошие виды (Mertens 1922; Даревский, 1957; Терентьев, 1961; Добровольская, 1964).

Совершенно очевидно, что дилемма «вид или подвид» в каждом таком случае должна решаться не на основании субъективных мнений того или иного специалиста, а в первую очередь путем привлечения современных объективных критериев вида. Нужно отметить, что старые авторы, внесшие исключительно большой вклад в дело изучения группы *Lacerta saxicola*, руководствовались только морфологическими признаками, причем, как правило, не располагали серийным материалом, а работали с единичными особями, происходящими из различных частей ареала. Именно по этой причине Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936) отмечали в своей ревизии, что предлагаемая ими схема довольно условна и должна будет совершенствоваться по мере накопления дальнейших знаний. Неудивительно поэтому, что современные представления о систематике рассматриваемой группы, основанные не только на анализе морфологических признаков, но и на изучении живых ящериц в природе, существенно отличаются от взглядов, которых придерживались прежние исследователи.

Ниже мы постараемся показать, что каждая из рассматриваемых здесь форм скальных ящериц характеризуется определенным комплексом диагностических признаков, позволяющих на основе морфологического критерия достоверно их отличать друг от друга.

Поскольку большинство кавказских представителей этой группы обладает в той или иной мере выраженными перекрывающимися ареалами, для решения вопроса об их таксономическом ранге особое значение приобретает постоянство систематических признаков в зонах совместного обитания двух или нескольких пограничных форм. Иными словами, проблема «вид или подвид» в данном случае должна решаться прежде всего с позиций морфолого-географического критерия вида. Предпринятое нами детальное изучение этого вопроса показало, что во многих случаях морфологические признаки так называемых подвидов при наличии явной географической изменчивости сохраняют свою самостоятельность

практически в любой точке ареала, т. е. «подвиды» ведут себя здесь в этом отношении как вполне самостоятельные виды. Последнее обстоятельство особенно интересно, так как, по современным представлениям, при наличии непрерывного ареала подвиды характеризуются обязательным присутствием между ними промежуточных переходных форм, связывающих каждый данный подвид с ближайшим к нему в полосе их соприкосновения. Это положение, хорошо подтверждающееся на многих примерах в орнитологии, было четко сформулировано Э. Майром (Maug, 1947, 1963), согласно которому «подвиды почти всегда переходят друг в друга незаметно, и в длинной цепи популяций каждая из них представляет собой промежуточную стадию между двумя соседними, соединяя таким образом крайние». Констатированное нами отсутствие промежуточных стадий у ряда кавказских форм *Lacerta saxicola*, ранее рассматриваемых в качестве отдельных подвидов, является, таким образом, хорошим свидетельством именно в пользу их видовой самостоятельности. Основываясь на этом принципе, мы имеем все основания рассматривать в качестве самостоятельных видов, в частности, такие широко распространенные и морфологически четко различающиеся кавказские формы скальных ящериц, как *L. rudis* Bedriaga, *L. caucasica* Méhely и *L. saxicola* Eversmann, описанные, кстати сказать, в свое время именно как отдельные виды. Характерное для этих видов перекрывание ареалов представлено на рис. 2.

Однако, с другой стороны, анализ географической изменчивости некоторых форм свидетельствует о существовании хорошо выраженных промежуточных зон, образованных особями, сочетающими в себе признаки обоих пограничных подвидов. Иными словами, здесь наблюдается классический случай перехода признаков от подвида к подвиду в полосе соприкосновения их ареалов. Подобные переходные зоны характерны, в частности, для ареалов *L. s. darevskii*, *L. s. brauneri* и *L. s. saxicola*, образующих тесную группу подвидов, распространенных в западной части Большого Кавказского хребта (рис. 1). Таким образом, применение морфолого-географического метода при изучении системы полиморфной группы скальных ящериц, как и следовало ожидать, выявило таксономическую неравноценность многочисленных «подвидовых» форм, среди которых наряду с действительными подвидами оказались и хорошие виды. Отметим также, что если разные виды скальных ящериц отличаются друг от друга прежде всего четко выраженными различиями отдельных элементов чешуйчатого покрова, то различия между подвидами основываются преимущественно на расхождении некоторых меристических показателей фоллидоза. Ко всему сказанному можно добавить, что ареалы соседних подвидов скальных ящериц в полосе их соприкосновения, как правило, лишь незначительно перекрывают друг друга, тогда как область совместного обитания симпатрических видов захватывает обычно весьма обширную территорию, где оба они существуют совместно, не обнаруживая каких-либо видимых различий в биотопических требованиях. Нужно отметить, что подобные же зоны совместного оби-

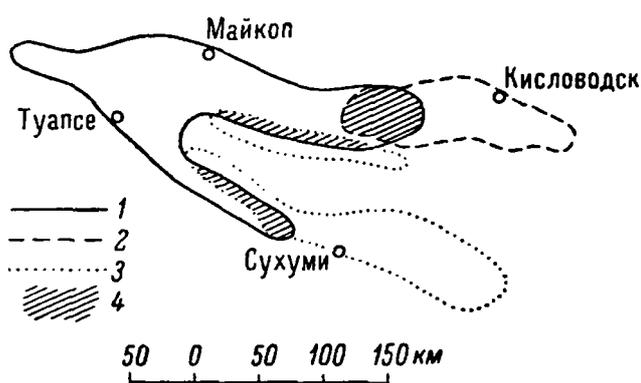


Рис. 1. Схема перекрывания подвидовых ареалов при наличии зоны интерградации.

1 — *L. saxicola darevskii*; 2 — *L. saxicola brauneri*; 3 — *L. saxicola saxicola*; 4 — зона интерградации признаков.

тания двух и даже трех разных видов из близкой к *Lacerta saxicola* группы европейских стенных ящериц наблюдаются и в ряде мест Южной Европы, причем их видовая самостоятельность в этом случае совершенно не вызывает сомнений (Klemmer, 1957). Перекрывание ареалов *L. saxicola* и *L. muralis* имеет место также в некоторых районах западной Анатолии (Mertens, 1952).

Анализ систематических признаков у большого числа особей из смешанных популяций скальных ящериц показывает, что гибриды между ними встречаются сравнительно редко. Это связано с действием биологического механизма репродуктивной изоляции, основанного на несовпадении сроков созревания гонад (стр. 178). В отдельных случаях спаривания самцов и самок бисексуальных форм (о партеногенетических речь будет ниже) получающиеся гибриды обоих полов (F_1) всегда плодовиты

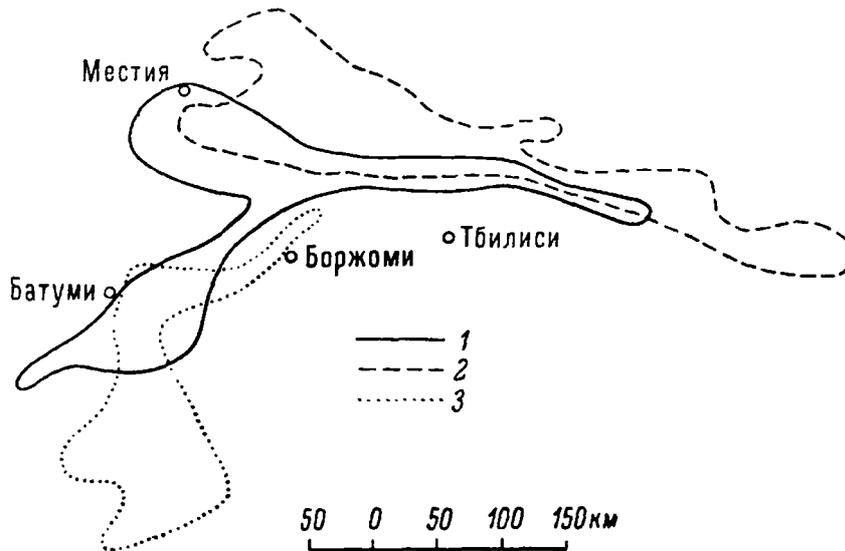


Рис. 2. Схема перекрывания видовых ареалов при отсутствии зоны ингерградации.

1 — *L. rudis rudis*; 2 — *L. caucasica caucasica*; 3 — *L. saxicola parvula*.

и способны принимать участие в размножении. Такие гибриды известны, например, между *L. s. portschinskii* и *L. s. raddei* и между *L. mixta* и *L. s. parvula*. Интересно, что плодовитое потомство получается и при гибридизации скальных ящериц с биологически отличным лесным видом *Lacerta derjugini* Nik., причем в этом случае гибриды в смешанных популяциях встречаются довольно часто.

В качестве дополнительного критерия, играющего роль при разграничении систематически близких подвидов скальных ящериц, в ряде случаев могут служить и некоторые этологические особенности, в частности манера спаривания и особенности брачного поведения (стр. 174).

Как известно, определенную роль при систематических построениях и выяснении родственных отношений животных может играть хромосомный анализ. В отношении группы *Archaeolacerta* первые исследования такого рода были проведены В. Н. Куликовой в Институте цитологии АН СССР. Куликова показала, что у изученных ею видов и подвидов (*L. s. nairensis*, *L. s. portschinskii*, *L. s. parvula*, *L. s. valentini*, *L. armeniaca*, *L. dahli*, *L. rostombekovi*, *L. r. rudis*, *L. r. obscura*, *L. mixta* и *L. derjugini*) диплоидное число хромосом равно 38. Можно отметить, что, по данным Матте (Matthey, 1949), аналогичное диплоидное число хромосом установлено у европейской *Lacerta muralis* и ряда других видов сем. *Lacertidae*.

Совершенно особую проблему представляет собой вопрос о таксономическом ранге партеногенетических форм скальных ящериц, поскольку применение к ним рассмотренных выше видовых критериев наталкивается на серьезные трудности.

Как мы увидим дальше, область распространения партеногенетических форм *armeniaca*, *dahli*, *rostombekovi*, а также партеногенетической расы обоеполого подвида *L. s. nairensis* занимает обширную территорию в пределах северной Армении, южной Грузии, северо-западного Азербайджана и северо-восточной Турции, где все они обладают в значительной мере перекрывающимися ареалами (рис. 3). До последнего времени ящерицы эти, как и все бисексуальные формы *L. saxicola*, рассматривались специалистами в качестве отдельных, четко различающихся под-

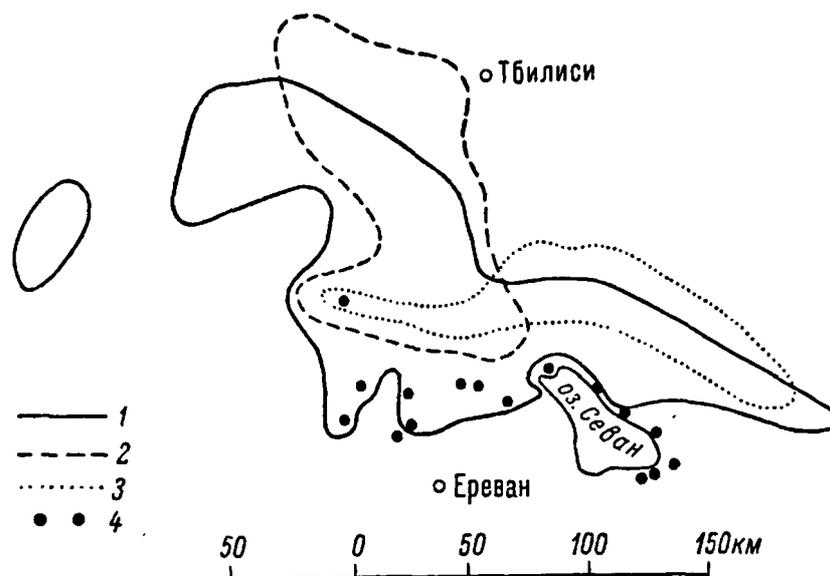


Рис. 3. Схема перекрывания ареалов партеногенетических видов при отсутствии зон интерградации.

1 — *L. armeniaca*; 2 — *L. dahli*; 3 — *L. rostombekovi*; 4 — местонахождения *L. unisexualis*.

видов. Достоверность различий между ними, заключающихся прежде всего в особенностях чешуйчатого покрова, была подтверждена недавно методами биометрического анализа (Добровольская, 1964). В целом различия эти таковы, что, основываясь только на морфологическом критерии, мы имеем все основания рассматривать партеногенетические формы в качестве вполне самостоятельных видов. Однако достигнутая к настоящему времени высокая степень изученности этих ящериц позволяет привлечь для решения вопроса об их таксономическом ранге также географический и физиологический критерии вида. Как уже говорилось, все известные партеногенетические формы *Lacerta saxicola* распространены главным образом в пределах восточного Закавказья, где их ареалы почти не выходят за границы лесной и горно-степной частей Закавказского нагорья в зоне 900—2200 м над ур. м.

Представление об этом дают карты (рис. 26, 32, 35, 53), на которые нанесены основные пункты достоверных находок каждой из четырех рассматриваемых форм в отдельности. Первое, что обращает на себя внимание при анализе этих ареалов, это их тесная общность. Как видно на рис. 3, ареалы *dahli* и *rostombekovi* на значительном протяжении укладываются внутри ареала более широко распространенной формы *armeniaca*, с которым на юге совпадает также и область распространения партеногенетической расы *L. s. nairensis*. К этому необходимо добавить, что, обитая в совершенно сходных экологических условиях, партеногенетические яще-

рицы не образуют каких-либо промежуточных форм, т. е. ведут себя в этом отношении как самостоятельные виды. Во многих районах северной Армении и Южной Грузии можно наблюдать, как особи двух или даже трех различных «подвидов» держатся буквально бок о бок, греются рядом на солнце и скрываются при опасности в одно убежище.

Иными словами, партеногенетические ящерицы совершенно не отвечают основному требованию географического критерия, говорящему о несовместимости в общем ареале двух или нескольких подвидов одного вида. Таким образом, применяя для установления такономического ранга партеногенетических форм *Lacerta saxicola* морфолого-географический метод, мы имеем все основания считать их самостоятельными видами. Данные, которыми мы располагаем в настоящее время, позволяют привлечь для решения этого вопроса также и физиологический или генетический критерий вида, основанный, как известно, на том факте, что помеси между различными видами в отличие от таковых между подвидами, как правило, бывают бесплодны. Отсутствие собственных самцов исключает гибридизацию между обитающими совместно партеногенетическими формами скальных ящериц, однако на границах ареалов партеногенетические самки получают возможность спариваться с преследующими их самцами соседних обоеполых подвидов *Lacerta saxicola*, в результате чего между ними возникают гибриды. Такие гибридные особи всегда являются стерильными триплоидными ($3n=57$) самками, бесплодие которых обусловлено глубокими аномалиями в развитии и строении гонад (Даревский и Куликова, 1964). Таким образом, физиологический критерий вида также указывает на видовую самостоятельность партеногенетических форм. Подобное решение вопроса действительно было бы возможно в случае, если бы мы имели дело с видами, слагающимися из самцов и самок и размножающимися обычным половым путем. Однако тот факт, что партеногенетические самки не нуждаются в оплодотворении, вынуждает нас рассмотреть вопрос, возможно ли вообще ставить знак равенства между нормальными обоеполыми видами и формами, размножающимися без участия самцов. Вопрос этот далеко не нов и тесно связан с такой важной и по сути дела еще не решенной проблемой, как определение вида. Известно, что современное, так называемое биологическое определение вида основывается на критерии фактической или потенциальной способности к скрещиванию естественных популяций, внутри которых свободно осуществляется панмиксия. Такое определение в качестве неперемennого условия предполагает существование в популяциях обоих полов и, следовательно, совершенно неприемлемо при отсутствии настоящего полового размножения, частным случаем которого является партеногенез. Так, специально занимавшийся изучением этого вопроса Т. Добржанский полагает даже, что «у бесполовых организмов и организмов с облигатным самооплодотворением вид, как наиболее постоянная и поэтому менее произвольная по сравнению с другими категория, отсутствует» (цит. по: Кэйн, 1958). Учитывая очевидную ограниченность биологического определения, некоторые авторы предложили типологию видов, основанную на различных способах их размножения. Одна из наиболее успешных, на наш взгляд, попыток такого рода принадлежит А. Кэйну (1958), по мнению которого необходимо четко отграничивать понятие биологического вида, отличая его от случаев, когда оно неприложимо из-за отсутствия настоящего полового размножения. Такие формы Кэйн для удобства предлагает называть «агамными видами», полагая в то же время, что критерии их видовой самостоятельности должны быть такими же, как у обычных обоеполых форм, и в системе их следует помещать рядом с их ближайшими родичами.

Целесообразность выделения агамных, в том числе и партеногенетических, форм на правах самостоятельных видов, если к этому имеются

морфологические предпосылки, была поддержана также Симпсоном (Simpson, 1961) и Майром (Mayr, 1963), хотя, по мнению Н. В. Тимофеева-Ресовского (1965), попытки отождествления видов и подвидов у агамных и бисексуальных форм имеют лишь условный характер. Признавая таксономическую равноценность биологических и агамных видов, мы тем самым положительно решаем вопрос и о возможности применения к ним критериев, основанных на морфологических признаках, поскольку с этой точки зрения принципиальных различий между первыми и вторыми не существует. Иначе, однако, обстоит дело с применением к агамным формам географического и физиологического критериев вида, уже само определение которых тесно связано с наличием настоящего полового размножения. Действительно, допуская существование в границах одного ареала двух или нескольких четко разграниченных видов, мы тем самым предполагаем существование у них особых изолирующих механизмов, препятствующих перекрестному скрещиванию. Механизмы эти, как известно, бывают весьма различны, однако во всех случаях они направлены на недопущение продуктивного спаривания «своих» самцов с самками чужого вида. Совершенно очевидно, что при практическом отсутствии самцов, как это наблюдается в нашем случае, необходимость в возникновении специальных изолирующих механизмов отпадает, ибо каждая отдельная самка с самого начала репродуктивно уже изолирована от всех остальных особей в популяции. По этой причине даже само понятие «популяция», как замечает Майр (Mayr, 1963), едва ли применимо по отношению к такой общности репродуктивно изолированных партеногенетических самок.

Высказанные соображения в полной мере относятся и к случаям применения в отношении партеногенетических форм физиологического критерия вида, основанного на действии цитолого-генетических механизмов, препятствующих получению плодовитых межвидовых гибридов. Так, мы показали (Даревский и Куликова, 1964), что бесплодие гибридов между партеногенетическими и бисексуальными формами скальной ящерицы связано именно с наличием однополого размножения у материнской формы и, следовательно, не должно приравниваться к случаям, когда стерильное потомство возникает в результате гибридизации нормальных биологических видов.

Необходимо, таким образом, выяснить, возможно ли в одном ряду с изолирующими механизмами, действие которых основано, например, на особенностях строения гениталий, несовпадении сроков созревания гонад, специфике брачного поведения, понижения эффективности спаривания и т. д., рассматривать также и нормальное отсутствие самцов, уже само по себе исключающее всякую возможность перекрестного оплодотворения. Отсюда закономерно вытекает и второй важный вопрос, должен ли систематик при оценке таксономического ранга изучаемых им форм принимать во внимание характер механизма репродуктивной изоляции или же он может довольствоваться лишь чисто внешней стороной дела, т. е. уже самим фактом существования такой изоляции. Думается, что выше мы уже принципиально ответили на эти вопросы, когда согласились с необходимостью разделения агамных и биологических видов, основываясь на способе размножения. Точно так же, как, признавая равноценность этих категорий перед лицом таксономии, систематик в то же время не закрывает глаза на принципиальные их различия в биологическом смысле, так и в своей практической работе он не должен делать различий и между механизмами, обеспечивающими репродуктивную изоляцию, поскольку в каждом случае с их помощью обеспечивается важная для него таксономическая самостоятельность изучаемых форм. Применяя это положение к нашему случаю с партеногенетическими ящерицами, необходимо признать, что все они являются не подвидами, а вполне самостоятельными

агамными видами, в соответствии с чем и должны именоваться *Lacerta armeniaca* Méhely, *L. dahli* Dar., *L. rostombekovi* Dar. Так же обстоит дело и с партеногенетической расой бисексуальной формы *L. saxicola nairensis*, которая, как мы ранее показали (Даревский, 1962), обладает достоверными морфологическими отличиями и хорошо выраженным ареалом.

Для сравнения отметим, что видовым статусом обладают также многочисленные установленные в последнее время формы американских партеногенетических ящериц-тейид рода *Cnemidophorus*, некоторые из которых рассматриваются в качестве видов-двойников (Wright, 1966; Low a. Wright, 1966a, 1966b).

Интересно, что рассмотренный нами случай со скальными ящерицами чрезвычайно напоминает разбираемый А. Кэйном (1958) пример с партеногенетическими расами широко распространенного в северном полушарии дождевого червя (*Eiseniella tetraedra*). Специалистам известны по крайней мере 4 хорошо различающиеся симпатрические формы этого вида, которые с полным правом считают самостоятельными видами, хотя они представлены исключительно самками и, следовательно, лишены возможности перекрестного оплодотворения. Несомненно, что подобные же случаи могут быть обнаружены и среди многих других партеногенетически размножающихся животных.

Мы уже говорили, что во многих отношениях скальные ящерицы Кавказа обнаруживают значительную аналогию с группой европейских скальных ящериц, относящихся к общему для тех и других подроду *Archaeolacerta*. Согласно последним сводкам (Klemmer, 1957; Mertens u. Werthmuth, 1960), в Европе этот подрод представлен 6 хорошо различающимися видами с 10 подвидами, общий ареал которых спорадически простирается от центральной и северной Испании на западе до северо-западной части Балканского полуострова и южной Греции на востоке. Морфологические признаки, по которым различаются между собой все европейские и кавказские виды этого подрода, по своей значимости абсолютно не уступают друг другу, и разделение каждой из этих групп на несколько самостоятельных видов с точки зрения систематики вполне оправдано.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

При изучении таксономии ящериц подрода *Archaeolacerta* систематики оперируют обычно со стандартным набором признаков, широко используемых специалистами при работе со всеми представителями рода *Lacerta*. Лишь сравнительно немногие, в том числе некоторые краниологические, признаки узко специфичны для скальных ящериц и редко используются при диагностике других групп.

Критический анализ принятых показателей, сделанный с учетом полового и возрастного диморфизма скальных ящериц, позволил нам остановиться на 15 основных признаках, характеризующих различные меристические и топографические особенности чешуйчатого покрова.

Как показывает опыт, разные исследователи, оперируя с одними и теми же признаками, нередко придерживаются различных методических установок, что особенно характерно при снятии меристических показателей фolidоза. Поэтому ниже наряду с обзором основных морфологических признаков, принятых в настоящем исследовании, нами приводятся также некоторые методические указания по обработке исходного материала.

Номера перечисленных признаков соответствуют их нумерации в тексте.

Размеры тела и особенности чешуйчатого покрова

- 1 — длина тела (L) без хвоста, отдельно для обоих полов.
- 2 — длина невосстановленного хвоста ($L. cd$), отдельно для обоих полов.
- 3 — отношение длины тела без хвоста к длине невосстановленного хвоста, отдельно для обоих полов.
- 4 — количество чешуй вокруг середины тела. Подсчитывается в одном ряду приблизительно на уровне концов пальцев вытянутых назад и прижатых к телу передних ног (рис. 4, E).
- 5 — количество чешуй по средней линии горла до воротника (рис. 4, B).
- 6 — количество бедренных пор.
- 7 — количество зернышек с каждой стороны между верхнересничными и надглазничными щитками.
- 7а — процент особей, у которых ряд зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками в той или иной мере прерван.
- 8 — количество верхнегубных щитков.
- 9 — количество поперечных рядов грудных и брюшных щитков, отдельно для обоих полов (рис. 4, A).
- 10 — количество крупных преанальных щитков, расположенных непосредственно впереди анального (рис. 5).

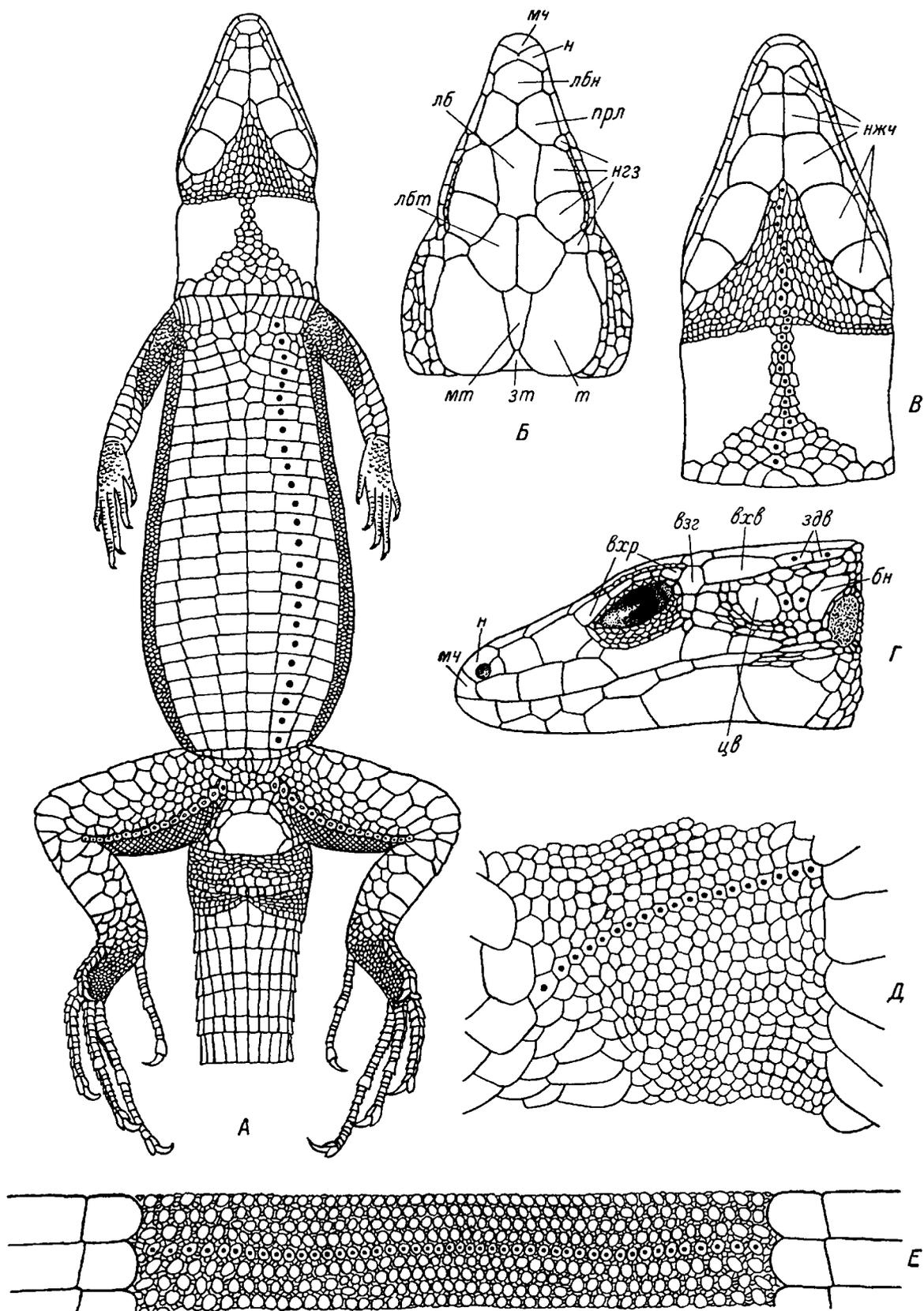


Рис. 4. Основные признаки чешуйчатого покрова.

А — фоллидоз нижней стороны тела; Б—Г — фоллидоз головы (вид сверху, снизу и сбоку); Д — разворот верхней стороны голени; Е — разворот вокруг середины тела.
 Щитки: мч — межчелюстной; н — носовой; лбн — лобноносовой; прл — предлобный; лб — лобный; нгз — надглазничные; вхр — верхнересничные; лбт — лоботемной; т — теменной; мт — межтеменной; зт — затылочный; чв — центральновисочный; бн — барабанный; вхв — верхневисочный; здв — задневисочные; вzg — верхний заглазничный; нжч — нижнечелюстные.
 Черными точками показан порядок подсчета.

11 — количество мелких щитков, расположенных в одном поперечном ряду между центральновисочными и барабанными щитками с каждой стороны головы (рис. 4, Г).

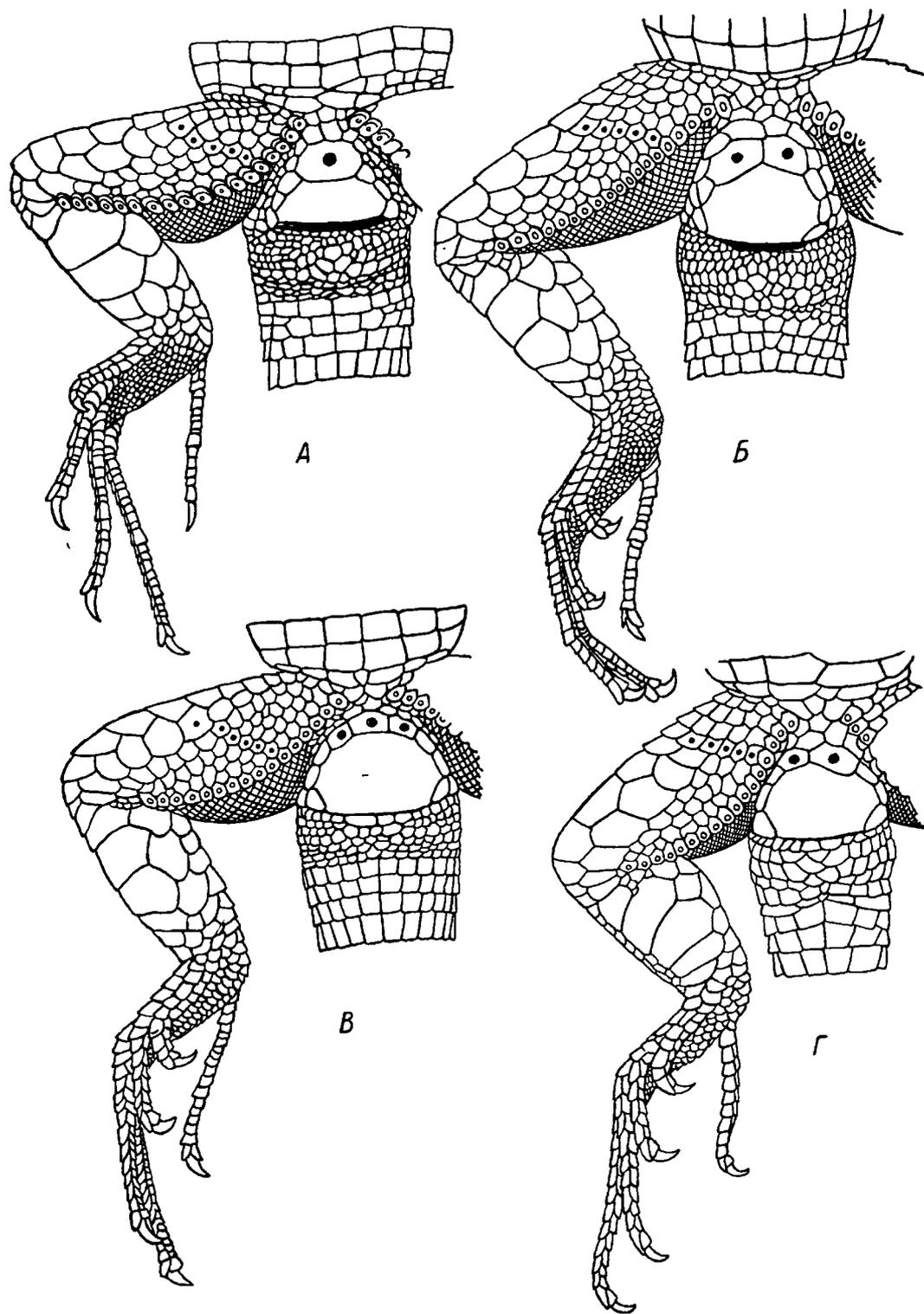


Рис. 5. Признаки чешуйчатого покрова анальной области и нижней стороны задних ног.

А — *L. s. portschinskii*; Б — *L. s. nairensis*; В — *L. rostombekovi*; Г — *L. mixta*.
 А—Г — основные типы расположения преанальных щитков и поперечных рядов щитков на нижней стороне бедра. Черными точками показан порядок подсчета.

11а — процент особей, у которых центральновисочный щиток не выражен.

12 — количество задневисочных щитков, расположенных позади передневисочного по внешнему краю теменных (рис. 4, Г).

13 — количество туловищных чешуй, приходящихся на один крайний брюшной щиток с каждой стороны тела (рис. 4, E). Подсчитывается среднее для 10 поперечных рядов брюшных щитков в средней части брюха, раздельно для обоих полов.

14 — количество мелких чешуй вокруг середины голени, не считая крупных щитков, покрывающих голень снизу. Подсчитывается по косой линии в одном ряду (рис. 4, D).

15 — количество продольных рядов мелких щитков, расположенных на нижней стороне бедра между бедренными порами и наружным рядом увеличенных чешуй (рис. 5).

Окраска и рисунок

Особенности прижизненной окраски скальных ящериц являются важным диагностическим признаком, которому авторы, работавшие с выцветшим фиксированным материалом, естественно, не могли уделить должного внимания. Ниже мы выделяем 5 основных типов общей окраски верхней стороны тела, имеющих значение при диагностике ящериц рассматриваемой группы. Здесь и далее приводимые названия естественных цветов и оттенков в большинстве случаев даются по шкале цветов А. С. Бондарцева (1954).

1. Окраска взрослых особей обоих полов всегда зеленая, причем возможны самые различные оттенки этого цвета.

2. Окраска верхней стороны тела никогда не бывает зеленой, а варьирует в пределах коричневой, бежевой, кофейной, бурой и серой.

3. Окраска верхней стороны тела всегда зеленая у взрослых самцов, но никогда не бывает зеленой у самок.

4. Окраска верхней стороны тела всегда зеленая у самцов и зеленая или иного цвета у самок.

5. Окраска верхней стороны тела зеленая или другого цвета у обоих полов.

Как общую закономерность следует отметить усиление яркости окраски тела в период размножения весной, причем эта более интенсивная окраска может устанавливаться с осени, перед уходом на зимовку.

Отличающийся чрезвычайно широкой изменчивостью рисунок верхней стороны тела скальных ящериц складывается в общем из элементов, обычных для всех представителей рода *Lacerta*. В большинстве случаев вдоль хребта на более темном основном фоне расположена широкая затылочная полоса, состоящая из многочисленных мелких, неправильной формы бурых или черных пятен и крапин, нередко расположенных двумя сближенными параллельными рядами. По бокам тела, от заднего края глаза и далее через виски проходят две темные височные полосы, состоящие из частично или полностью расчлененных темных (черных) пятен. Обычно вдоль этих полос в один или два ряда располагаются светлые, часто окантованные темным глазки, передние из которых, лежащие на уровне груди, имеют, как правило, голубоватую, синюю или фиолетовую окраску, в отдельных случаях распространяющуюся и на весь ряд боковых пятен. Более или менее широкое, цвета основного фона пространство, остающееся по обеим сторонам между затылочной и височными полосами, в зависимости от его ширины можно называть теменными полосами или ресничными полосками. Наконец, вдоль нижнего края височных полос различают еще светлые верхнечелюстные полоски, обычно очень нечетко выраженные. Спинные и боковые полосы в той или иной степени продолжают на хвосте, обычно теряясь в конце верхней его трети.

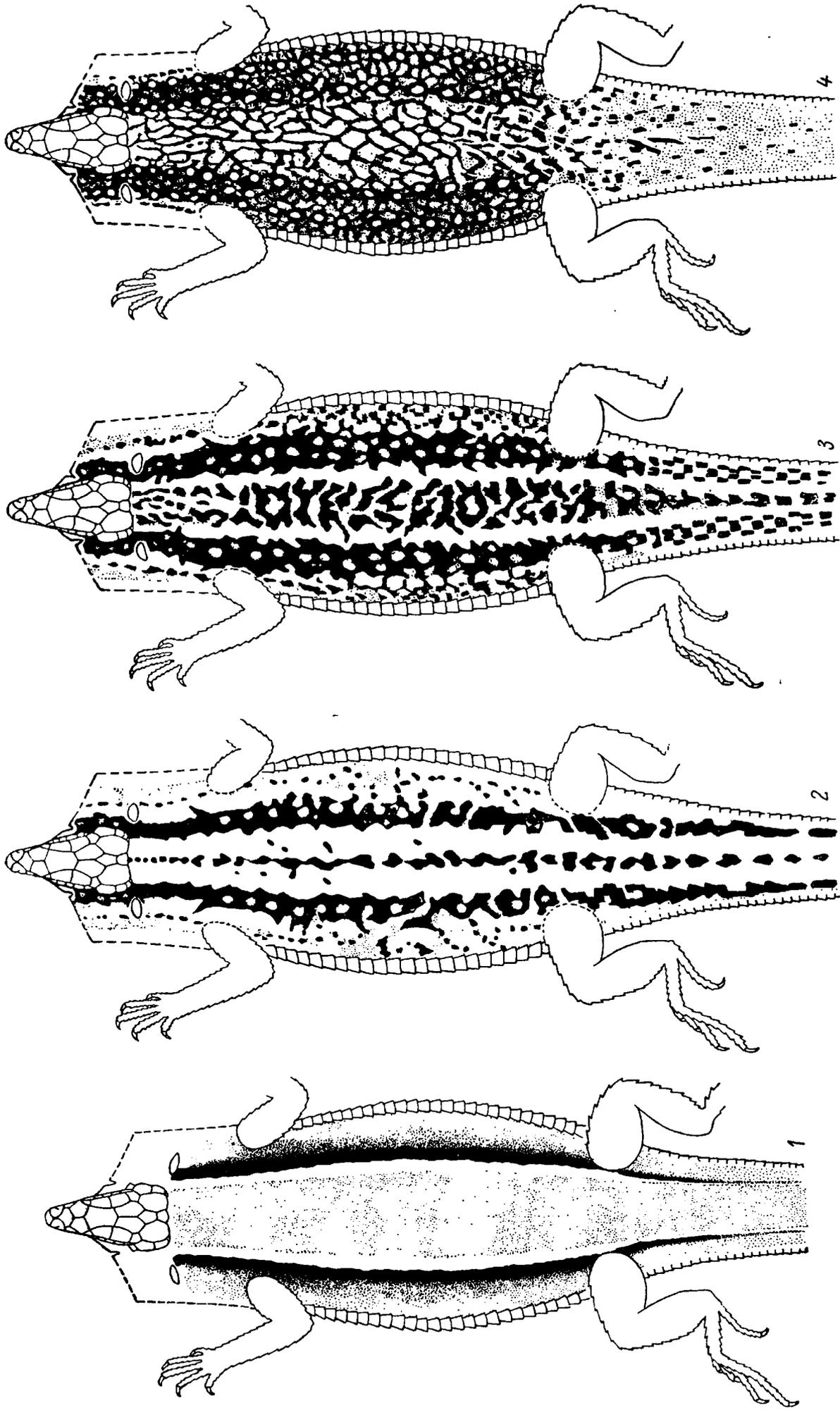


Рис. 6. Основные типы рисунка верхней стороны тела подрода *Archaeolacerta*.

Объяснения в тексте.

В целом можно выделить 4 основных типа рисунка верхней стороны тела, различающихся прежде всего характером центральной спинной полосы (рис. 6). При первом из них затылочная полоса не выражена вовсе или же представлена мелкими редкими крапинками. Второй тип характеризуется очень узкой затылочной полосой, состоящей из отдельных, сильно вытянутых вдоль хребта пятен. Третий, наиболее распространенный, характеризуется широкой, четко очерченной спинной полосой. И, наконец, при часто встречающемся четвертом типе оформленная затылочная полоса заменена располагающимся по всей ширине спины узором из рыхлой сети разводов, образованных вытянутыми в разных направлениях узкими пятнами.

В качестве особого типа можно рассматривать так называемую форму *concolor*, когда какой-либо рисунок на равномерно окрашенном теле отсутствует вовсе. Последняя вариация не имеет таксономического значения, так как спорадически может проявляться почти у каждой из подвиговых форм.

Быстро выцветающая в фиксаторах окраска нижней стороны тела имеет особенно большое диагностическое значение. У разных форм скальных ящериц расцветка брюха варьирует от розового, красного и оранжевого до желтого, зеленого и матово-белого, причем наблюдаются самые различные оттенки каждого из этих цветов. Как правило, интенсивность вентральной окраски самцов выше, чем у самок, хотя это и не всегда обязательно. Важно, что в одних случаях характерна для брюха окраска распространяется на горло и низ головы, а в других резко обрывается у воротника. Нередко она переходит также на бедра и основание хвоста снизу.

Важным элементом брюшной окраски являются яркие голубые, синие или фиолетовые пятна, расположенные на отдельных крайних брюшных щитках и сливающиеся часто в сплошные яркие продольные полосы.

Интересно, что яркая брюшная окраска у отдельных особей может исчезать в середине лета, причем закономерности этого явления пока еще совсем выяснены. Весной брюхо бывает окрашено, как правило, у подавляющего большинства половозрелых особей в популяции. После откладки самками яиц, а у самцов несколько позднее, у некоторых ящериц брюхо начинает как бы выцветать и его яркая окраска сохраняется местами лишь в виде небольших пятен на матово-белом фоне, после чего исчезает вовсе. В середине лета брюхо становится белым примерно у 30—40% особей в популяции, тогда как у остальных сохраняет прежнюю яркую окраску. Увязать эти изменения с состоянием гонад не удастся, так как сплошь и рядом окраска теряется у самок, еще не отложивших яйца, или, напротив, сохраняется длительное время после размножения. Можно отметить, что подобное же явление было обнаружено нами совместно с немецким герпетологом Г. Петерсом в Армении у малоазиатской ящерицы *Lacerta parva* Boul. (Peters, 1962). Следует все же полагать, что, поскольку яркая окраска нижней стороны тела носит сигнальную функцию и служит для распознавания полами друг друга, исчезновение ее у значительной части особей в середине лета связано каким-то образом с завершением периода размножения. Этот вывод подтверждается и тем обстоятельством, что при полном отсутствии самцов в популяциях партеногенетических форм, где необходимость в сигнальной окраске отпадает, последняя или отсутствует вовсе, или, будучи очень слабо выраженной, остается неизменной на протяжении всего сезона активности ящериц.

Попытки увязать окраску и рисунок скальных ящериц с характером местообитаний позволяют выявить некоторые общие закономерности. Выяснилось, что в сухих местообитаниях окраска верхней стороны тела, как правило, светлая и рисунок выражен очень слабо, тогда как в увлаж-

ненных стадиях, напротив, более сочная (часто зеленая), с темным четким рисунком. Иными словами, мы сталкиваемся здесь с проявлением известного правила Глогера, установленного для гомойотермных животных. Отметим, что на зависимость окраски скальных ящериц от влажности их биотопов в свое время уже указывал Л. Лантц (Lantz, 1916).

Более темная окраска ящериц обнаруживается также в горах на высотах от 1800 м и более над ур. м., причем общее потемнение основного фона обычно сопровождается в этом случае укрупнением слагающих рисунок черных полос и пятен, которые, сливаясь друг с другом, иногда почти сплошь покрывают бока и спину. Видимо, явление это адаптивно и связано с защитой организма от повреждающего действия ультрафиолетового излучения, интенсивность которого повышается по мере подъема в горы. В данной связи можно сослаться на исследование Хатчинсона и Ларимера (Hutchinson a. Larimer, 1960), показавших четкую зависимость отражательной способности кожных покровов ящериц от характера их окраски.

Краниологические признаки

Первый успешный опыт применения краниологических признаков при изучении систематики группы стенных—скальных ящериц принадлежит Мегели (Méhely, 1909), который использовал этот метод, в частности, для обоснования видовой самостоятельности восстановленного им вида *Lacerta saxicola*. Исследования Мегели в наше время были продолжены К. Клеммером (Klemmer, 1957), предпринявшим на основании краниологических признаков ревизию европейских стенных ящериц под родов *Podarcis* и *Archaeolacerta*.

Названные исследователи показали, что ряд черепных признаков, в частности количество зубов на межчелюстной, челюстных и зубных костях, каудальная протяженность носовой впадины, строение и размеры заглазничной, залобной и теменной кости, степень окостенения надглазничных элементов, а также некоторые черепные индексы, могут быть успешно использованы для характеристики под родов и видов. Наши попытки использования с той же целью этих и некоторых других краниологических признаков показали, что большинство из них обладает значительной индивидуальной, половой и возрастной изменчивостью и малопригодно для систематической характеристики отдельных форм скальных ящериц. С этой целью оказалось возможным использовать лишь абсолютные и относительные размеры и пропорции черепа (рис. 7), находящие свое отражение в величине некоторых индексов, предложенных К. Клеммером (Klemmer, 1957).

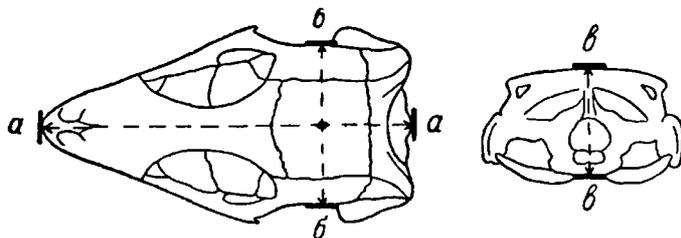


Рис. 7. Схема стандартных промеров черепа ящериц под родов *Podarcis* и *Archaeolacerta*. (По К. Клеммеру, 1957).

a-a — кондильобазальная длина; *b-b* — ширина;
в-в — высота.

1. Индекс длины—высоты = $\frac{\text{кондильобазальная длина} \times 100}{\text{высота черепа}}$
2. Индекс длины—ширины = $\frac{\text{кондильобазальная длина} \times 100}{\text{ширина крыши черепа}}$
3. Индекс ширины—высоты = $\frac{\text{ширина крыши черепа} \times 100}{\text{высота черепа}}$

Таблица 1
Краниологическая характеристика кавказских ящериц подрода *Agkhaeolascerta*
(у бисексуальных форм исследовались только черепа самцов)

Виды и подвиды	N	Длина черепа, мм		Ширина черепа, мм		Высота черепа, мм	
		пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$
Скальные ящерицы							
<i>Lacerta saxicola saxicola</i>	10	14.0 — 16.75	15.69 ± 0.29	5.35 — 6.6	6.13 ± 0.19	2.75 — 3.65	3.30 ± 0.09
<i>L. s. brauneri</i>	9	15.25 — 16.5	15.91 ± 0.15	6.30 — 7.5	7.12 ± 0.17	3.25 — 3.7	3.47 ± 0.06
<i>L. s. darevskii</i>	8	15.0 — 19.0	18.10 ± 0.56	5.5 — 7.7	7.24 ± 0.91	3.25 — 4.5	4.11 ± 0.17
<i>L. s. daghestanica</i>	8	12.6 — 15.5	13.10 ± 0.37	5.0 — 5.75	5.34 ± 0.09	2.70 — 2.80	2.73 ± 0.01
<i>L. s. lindholmi</i>	8	15.0 — 17.5	16.88 ± 0.31	6.0 — 7.65	7.13 ± 0.21	3.60 — 4.70	4.25 ± 0.13
<i>L. s. nairensis</i>	10	14.6 — 16.75	15.56 ± 0.23	5.5 — 7.5	6.44 ± 0.21	3.0 — 3.65	3.34 ± 0.07
<i>L. s. parvula</i>	9	12.9 — 13.8	13.52 ± 0.10	5.0 — 5.75	5.44 ± 0.08	2.60 — 2.80	2.71 ± 0.02
<i>L. s. portschinskii</i>	8	13.5 — 15.0	14.64 ± 0.25	5.75 — 6.25	6.11 ± 0.06	3.0 — 3.30	3.21 ± 0.03
<i>L. s. raddei</i>	8	12.25 — 13.55	13.04 ± 0.16	4.75 — 5.65	5.24 ± 0.11	2.7 — 3.1	2.97 ± 0.05
<i>L. s. szcezbaki</i>	8	19.0 — 20.5	19.77 ± 0.19	7.5 — 8.25	7.95 ± 0.09	4.25 — 4.80	4.51 ± 0.07
<i>L. s. valentini</i>	10	15.5 — 17.5	16.18 ± 0.21	6.55 — 7.2	6.70 ± 0.07	3.50 — 3.75	3.62 ± 0.03
<i>L. rudis rudis</i>	9	17.5 — 20.25	19.41 ± 0.34	6.40 — 8.55	7.91 ± 0.27	4.25 — 4.75	4.55 ± 0.06
<i>L. r. macromaculata</i>	8	14.75 — 17.5	16.49 ± 0.34	6.8 — 7.5	7.22 ± 0.09	3.2 — 3.55	3.43 ± 0.04
<i>L. r. obscura</i>	8	14.75 — 15.8	15.22 ± 0.15	6.8 — 7.75	7.20 ± 0.14	3.35 — 3.80	3.64 ± 0.06
<i>L. caucasica caucasica</i>	10	12.0 — 14.0	13.0 ± 0.21	4.75 — 5.80	5.51 ± 0.12	3.0 — 3.55	3.28 ± 0.06
<i>L. c. alpina</i>	8	13.20 — 14.55	13.79 ± 0.16	6.00 — 6.5	6.14 ± 0.06	3.1 — 3.55	3.34 ± 0.05
<i>L. armeniacae</i>	10	13.35 — 15.25	14.41 ± 0.20	5.25 — 6.30	5.86 ± 0.11	3.0 — 3.55	3.31 ± 0.05
<i>L. dahli</i>	8	13.15 — 13.6	13.51 ± 0.10	5.10 — 5.95	5.37 ± 0.11	2.95 — 3.5	3.12 ± 0.07
<i>L. rostombekovi</i>	9	11.5 — 12.65	12.09 ± 0.14	4.45 — 4.60	4.58 ± 0.04	2.5 — 3.1	2.84 ± 0.09
<i>L. unisexualis</i>	8	13.5 — 14.75	14.30 ± 0.14	4.85 — 6.0	5.33 ± 0.13	2.85 — 3.3	3.02 ± 0.06
<i>L. mixta</i>	7	12.25 — 14.8	13.70 ± 0.36	5.5 — 6.5	5.98 ± 0.14	3.0 — 3.50	3.33 ± 0.07
Лесные ящерицы							
<i>Lageria derjugini</i>	5	11.75 — 12.3	12.17 ± 0.11	5.0 — 5.25	5.19 ± 0.05	3.0 — 3.55	3.39 ± 0.11
<i>L. praticola</i>	5	12.0 — 12.75	12.60 ± 0.19	5.75 — 6.2	6.00 ± 0.09	3.45 — 3.80	3.65 ± 0.07

Таблица 1 (продолжение)

Виды и подвиды	Индекс длины—высоты		Индекс длины—ширины		Индекс ширины—высоты	
	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$		пределы вариации
Скальные ящерицы						
<i>Lacerta saxicola saxicola</i>	444.4—517.8	477.7 ± 7.5	245.4—270.8	256.0 ± 2.9	181.8—200.0	185.9 ± 2.9
<i>L. s. braueri</i>	440.0—476.9	457.6 ± 4.5	204.5—250.0	223.9 ± 5.5	177.4—230.8	205.3 ± 6.6
<i>L. s. darevskii</i>	411.1—462.5	445.3 ± 8.4	240.3—272.7	252.8 ± 4.5	155.5—192.5	176.5 ± 5.1
<i>L. s. daghestanica</i>	463.0—574.1	483.4 ± 13.8	232.2—310.0	248.4 ± 9.5	185.2—209.1	195.6 ± 3.0
<i>L. s. lindholmi</i>	372.3—418.7	398.2 ± 5.7	225.1—250.0	236.0 ± 3.1	161.1—175.6	167.9 ± 1.8
<i>L. s. nairensis</i>	417.1—500.0	468.7 ± 8.6	223.3—272.7	242.5 ± 5.1	177.1—200.0	192.9 ± 2.3
<i>L. s. parvula</i>	486.8—509.4	498.1 ± 2.5	242.1—259.0	246.1 ± 2.1	188.7—205.0	200.4 ± 2.1
<i>L. s. portschinskii</i>	445.4—476.9	458.2 ± 3.9	234.4—250.0	240.6 ± 1.9	187.5—192.3	190.7 ± 0.8
<i>L. s. raddei</i>	408.3—450.0	439.1 ± 8.4	238.9—270.5	248.5 ± 3.9	166.6—188.3	174.9 ± 2.7
<i>L. s. szceerbaki</i>	406.2—482.0	439.7 ± 9.4	233.1—266.7	249.2 ± 4.2	166.7—182.3	176.4 ± 1.9
<i>L. s. valentini</i>	413.3—500.0	447.0 ± 8.9	229.6—259.5	241.2 ± 3.1	178.1—197.1	165.2 ± 2.9
<i>L. rudis rudis</i>	404.5—454.0	426.7 ± 6.1	231.6—276.9	247.1 ± 5.6	146.1—193.1	173.7 ± 5.8
<i>L. r. macromaculata</i>	460.9—507.7	480.6 ± 5.8	210.7—233.3	227.1 ± 3.1	200.0—218.8	210.7 ± 2.3
<i>L. r. obscura</i>	400.0—447.8	417.0 ± 6.7	196.6—222.2	211.8 ± 3.6	184.0—203.9	197.8 ± 4.2
<i>L. caucasica caucasica</i>	378.5—413.0	396.0 ± 3.6	221.7—248.0	236.0 ± 3.0	158.3—181.2	168.3 ± 2.4
<i>L. c. alpina</i>	401.5—425.8	413.2 ± 3.0	220.8—235.8	223.4 ± 4.1	160.6—209.6	164.4 ± 3.4
<i>L. armeniacae</i>	420.0—461.5	435.7 ± 4.2	232.0—262.8	246.3 ± 3.2	169.0—184.6	177.0 ± 1.4
<i>L. dahli</i>	400.0—461.0	434.3 ± 7.6	235.3—261.5	251.7 ± 3.3	164.0—178.3	172.4 ± 1.8
<i>L. rostombekovi</i>	395.3—478.0	427.7 ± 10.0	243.8—271.7	261.4 ± 3.5	148.3—182.0	161.1 ± 4.3
<i>L. unisexuatis</i>	447.0—491.5	471.4 ± 5.5	249.3—278.3	268.8 ± 4.3	166.6—187.5	175.5 ± 2.6
<i>L. mixta</i>	376.9—433.3	413.6 ± 7.9	216.8—236.8	230.0 ± 2.8	173.8—188.4	169.6 ± 2.0
Лесные ящерицы						
<i>Lacerta derjugini</i>	345.0—367.5	360.0 ± 9.0	223.5—236.5	232.2 ± 2.4	146.4—166.7	153.5 ± 3.9
<i>L. praeicola</i>	335.5—362.3	345.5 ± 5.2	208.3—219.5	210.3 ± 0.8	157.9—173.9	164.2 ± 3.1

Кондилобазальная длина измеряется при этом от переднего края праемахилларе до заднего края затылочного мышцелка, ширина крыши черепа берется между наружными краями посторбиталий на уровне теменного отверстия, а в качестве показателя высоты принимается расстояние

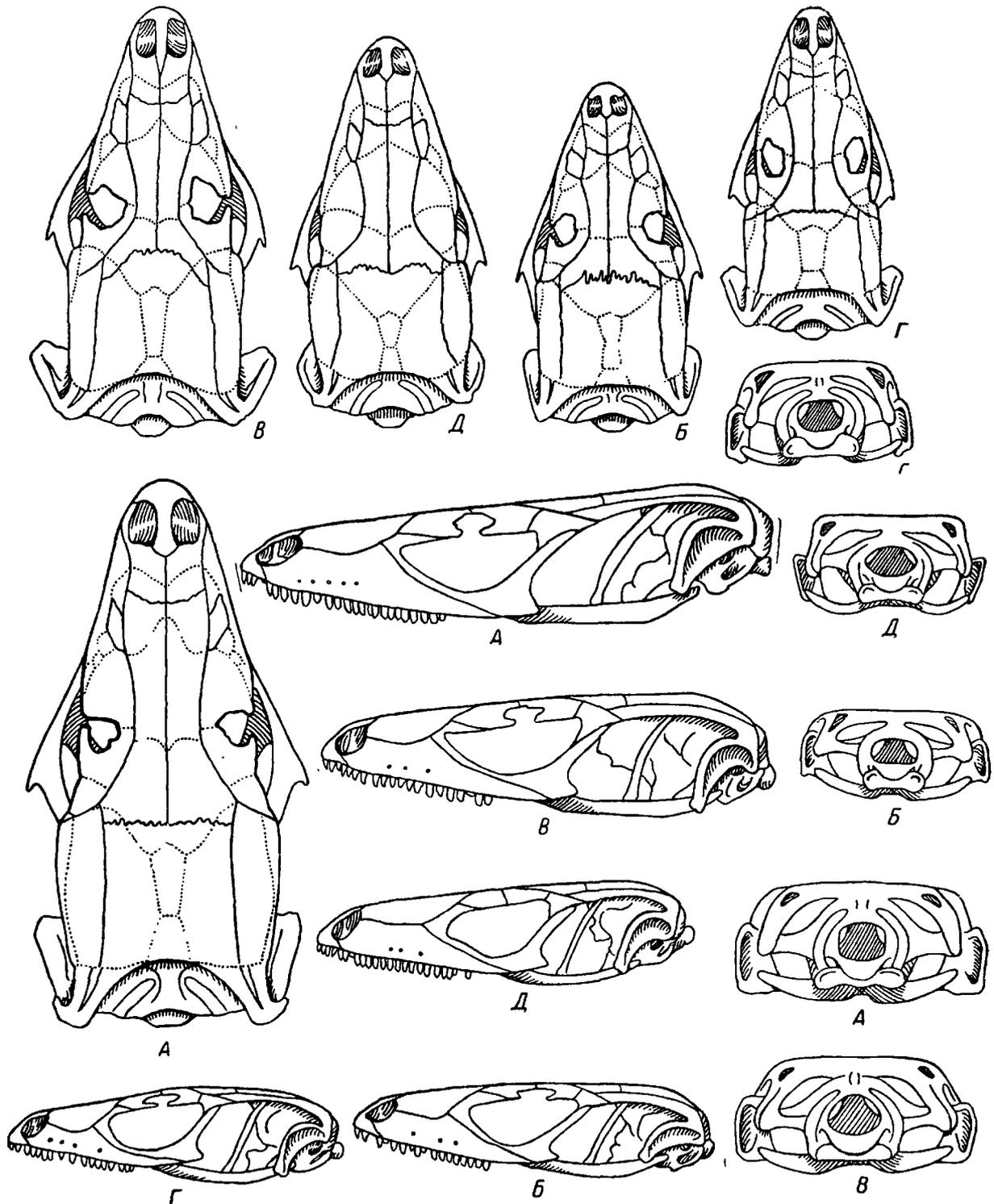


Рис. 8. Черепа самцов скальных ящериц (вид сверху, сбоку и сзади).

А — *L. s. darevskii*; Б — *L. s. parvula* (платицефальный тип); В — *L. r. obscura* (промежуточный тип); Г — *L. c. caucasica*; Д — *L. mixta* (пирамидоцефальный тип).

по прямой линии от середины дна мозговой коробки (*basioccipitale*) до крыши черепа на уровне заднего края *occipitale*. При указанных промерах до минимума сводится ошибка, обусловленная некоторым кинетизмом черепа, в частности по линии сочленения лобной и теменной костей. По той же причине оказалось невозможным принять в качестве очень удобного, на первый взгляд, показателя максимальной ширины черепа рас-

стояние между наружными краями обеих *quadratum*. Указанные индексы, вычисленные для самцов всех кавказских форм скальных ящериц, приведены в табл. 1.

Характерные для различных форм скальных ящериц пропорции черепной коробки особенно четко улавливаются третьим индексом, отражающим отношение ширины черепа к его высоте. По данному признаку всех ящериц рассматриваемой группы можно разделить на «платицефальных», у которых ширина крыши черепа значительно превышает его высоту, и «пирамидоцефальных», у которых различия в ширине и высоте черепа выражены менее резко (рис. 8). Хотя эти предложенные в свое время Мегели термины были отвергнуты Клеммером (Klemmer, 1957) из-за наличия среди европейских стенных ящериц ряда переходных форм, применение их к рассматриваемой здесь группе видов нам представляется вполне оправданным. Соблазнительным казалось использовать в качестве систематических признаков также некоторые особенности строения теменной кости, особенно рельефа ее нижней поверхности, заметно различного у разных ящериц (Даревский, 1957; Klemmer, 1957). Специально принятые нами с этой целью исследования показали, однако, что признаки, связанные со строением *parietale*, в частности бугры и гребни на ее нижней поверхности, также весьма непостоянны и подвержены значительной индивидуальной изменчивости.

В отдельных случаях в качестве таксономического признака оказалось возможным использовать лишь общую степень развития бугорчатого рельефа нижней стороны *parietale*, который, будучи четко выраженным у одних форм, едва намечается у других. Наконец, у разных форм скальных ящериц обнаруживается различная степень окостенения надглазничных элементов, что находит свое выражение в размерах затянутой пленкой фонтанели, в той или иной мере распространяющейся на вторую и третью *surtaoscularia*. Следует подчеркнуть, что указанные краниологические различия особенно четко выражены у взрослых самцов, тогда как у молодых особей и самок они менее четки и подвержены большей изменчивости.

Половой и возрастной диморфизм

Подобно большинству видов рода *Lacerta*, скальные ящерицы обладают четким половым и возрастным диморфизмом, который необходимо учитывать при изучении систематики и географической изменчивости отдельных представителей этой группы.

Характерные для разных полов особенности окраски взрослых ящериц были уже рассмотрены выше. Сеголетки в возрасте до одного года обладают в той или иной мере выраженной голубовато-сизой или зеленовато-сизой ювенильной окраской задней половины хвоста, интенсивность которой весьма различна у разных форм.

Взрослые ящерицы обоих полов хорошо различаются размерами и пропорциями тела, причем самцы отличаются более крупной головой и в целом, как правило, заметно крупнее самок. У половозрелых особей указанные различия статистически всегда достоверны, что находит свое отражение в индексе длины головы по отношению к общей длине головы и тела (без хвоста). У разных форм этот индекс колеблется в пределах 0.189—0.266 у самцов и 0.176—0.250 у самок.

Взрослые самцы и самки различаются, кроме того, отношением длины тела (L) к длине невосстановленного хвоста ($L. cd$). Четкие различия между полами скальных ящериц обнаруживают также некоторые меристические признаки чешуйчатого покрова. Так, у обладающих более длинным телом самок большинства форм наблюдается большее в сравнении с самцами число поперечных рядов грудных и брюшных щитков, что вле-

чет за собой, как правило, уменьшение числа туловищных чешуй, приходящихся с каждой стороны тела на один крайний брюшной щиток. Изучение рентгеновских снимков показывает, что указанные различия не связаны, как можно было предполагать, с возрастанием числа позвонков и ребер. У некоторых форм обнаруживаются также статистически достоверные половые различия в числе бедренных пор на каждой ноге.

В отношении возрастной изменчивости чешуйчатого покрова следует подчеркнуть, что морфологические признаки фолидоза скальных ящериц на протяжении всего постэмбрионального периода не обнаруживают каких-либо изменений, которые следовало бы учитывать систематику. Можно лишь отметить, что у самых молодых особей наблюдаются некоторые диспропорции в расположении крупных щитков верхней стороны головы, быстро исчезающие уже к концу первого года жизни. У молодых ящериц совершенно не выражена, также часто наблюдающаяся у половозрелых, характерная вогнутость швов между лобным и предлобным щитками.

Гораздо более четко прослеживается возрастная изменчивость скальных ящериц в краниологических признаках. Как показал К. Клеммер (Klemmer, 1957) и как подтвердили это наши исследования, с возрастом у половозрелых особей, в первую очередь самцов, увеличивается число зубов на челюстной и зубной костях, теменная кость заметно вытягивается каудально, бугры и гребни на ее нижней поверхности увеличиваются, а *processus parietalis* крылообразно расширяется в стороны.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ

Определение единичных экземпляров скальных ящериц, особенно до уровня подвида, сильно затруднено наличием у большинства из них более или менее обширных зон интерградации с большим числом встречающихся здесь промежуточных особей и гибридов. Поэтому при определении следует пользоваться небольшими сериями или выборками из популяций, происходящими с предельно ограниченной территории. Для облегчения задачи определительные таблицы построены с учетом специфики географического распространения отдельных форм.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ ПОДРОДА *ARCHAEOLACERTA*

- 1 (2). Короткий ряд из 6—12 бедренных пор оканчивается, не доходя до коленного сгиба; по средней линии горла до воротника 16—22 сравнительно крупных чешуй; воротник явственно зазубрен; по краям нижней стороны хвоста проходит узкая белая полоска, особенно четко выраженная у живых ящериц. Грузия, северо-западный Азербайджан, юг Краснодарского края.
. *Lacerta (Archaeolacerta) derjugini* Nikolsky.
- 2 (1). Ряд из 9—27 бедренных пор оканчивается у самого коленного сгиба; по средней линии горла до воротника 14—39 чешуй; воротник прямой или слабо зазубрен. Светлые полосы по сторонам хвоста отсутствуют.
- 3 (4). Межчелюстной щиток касается ноздри или отделен от нее очень узкой перемычкой; спинная чешуя удлиненная, часто шестиугольная, с продольными ребрышками, наиболее четкими на пояснице и в задней половине тела. Юго-восточный Азербайджан (Талыш), северный Иран ... *Lacerta (Archaeolacerta) chlorogaster* Boulenger.
- 4 (3). Межчелюстной щиток отделен от ноздри широкой перемычкой; спинная чешуя округлая, зернистая, гладкая или с очень слабо выраженными ребрышками.
- 5 (6). Чешуя на верхней стороне голени с четко выраженными ребрышками и значительно превосходит спинную по величине (рис. 41, E); вокруг середины голени в одном ряду 10—18 мелких чешуй; туловищная чешуя заметно увеличивается к бокам, иногда со слабо выраженными продольными ребрышками, более четкими на боках и в задней половине спины; вокруг середины тела 38—58 чешуй; по средней линии горла до воротника 20—34 чешуйки; бедренных пор 13—25. Грузия, горная часть Чечено-Ингушетии, северо-западный Азербайджан, северо-восточная Турция
. *Lacerta (Archaeolacerta) rudis* Bedriaga.
- 6 (5). Чешуя на верхней стороне голени гладкая или со слабо выраженными ребрышками или бугорками, равная по величине спинной,

- мельче ее или лишь незначительно крупнее; вокруг середины голени в одном ряду 12—23 чешуйки; туловищная чешуя гладкая, однородная, иногда слабо увеличивающаяся к бокам.
- 7 (20). Чешуя верхней стороны хвоста с отчетливо развитыми продольными ребрышками.
- 8 (9). Между центральновисочным и барабанным расположен один очень большой, клиновидной формы щиток, нередко превышающий барабанный по величине; если промежуточных щитков два, то один из них обычно значительно крупнее другого (рис. 61, *Б—Г*); верхняя сторона тела нередко изумрудно-зеленая. Западная Грузия, северо-восточная Турция . . . *Lacerta (Archaeolacerta) mixta* Méhely.
- 9 (8). Расположение щитков между центральновисочным и барабанным иное; верхняя сторона тела зеленая или другого цвета.
- 10 (11). Между большим центральновисочным и барабанным один над другим расположены два примерно равных по величине небольших щитка (рис. 52, *Б*); реже они располагаются несколько иначе или отсутствуют вовсе (рис. 52, *В—Д*); ряд из 2—8 зернышек между верхнересничными и надглазничными всегда прерван; на нижней стороне бедра между порами и наружным рядом увеличенных чешуй 4 поперечных ряда мелких щитков. Верхняя сторона тела тускло-зеленого, желтовато-зеленого или оливкового цвета; нижняя сторона живых ящериц, исключая низ головы и горло, бледно-лимонно-желтая (табл. II, *В*). Северная Армения, южная Грузия, западный Азербайджан, северо-восточная Турция. Встречаются только самки *Lacerta (Archaeolacerta) armeniaca* Méhely.
- 11 (10). Между центральновисочным и барабанным в одном ряду расположено 2—7 примерно равных по величине щитков; верхнересничные отделены от надглазничных полным или частично прерванным рядом из 6—24 зернышек; на нижней стороне бедра между порами и наружным рядом крупных чешуй 4—8 поперечных рядов мелких щитков.
- 12 (13). Центральновисочный отделен от барабанного, как правило, не более чем двумя (в среднем 1,94) крупными промежуточными щитками; между верхнересничными и надглазничными расположено не более 14 зернышек, образующих редуцированный или сплошной ряд; вокруг середины тела 37—53 чешуйки; по средней линии горла до воротника 14—27 чешуй; бедренных пор 9—20; воротник более или менее явственно зазубрен; верхняя сторона тела зеленая, реже другого цвета, как правило, более темного вдоль хребта, где расположена резко выраженная затылочная полоса, состоящая обычно из двойного ряда темных пятен (фот. 24); нижняя сторона желтая или зеленоватая. Главный Кавказский хребет от Фишта и Оштена на западе до северо-восточного Азербайджана на востоке
. *Lacerta (Archaeolacerta) caucasica* Méhely.
- 13 (12). Центральновисочный отделен от барабанного, как правило, более чем двумя (2—7) промежуточными щитками; между верхнересничными и надглазничными расположен сплошной, в редких случаях частично редуцированный ряд из 2—24 зернышек; воротник прямой или очень слабо зазубрен.
- 14 (15). Шов между задним носовым и лобноносовым значительно короче шва между передним и задним носовыми; часто задненосовой отделен от лобноносового вовсе или между ними расположен маленький верхненосовой (рис. 55, *Б, Д, Е*); максимальная ширина лобного равна или заметно превышает ширину лобноносового (рис. 55, *А*); нижняя сторона живых ящериц, исключая горло и низ головы, светло-канареечно-желтая (табл. II, *Г*). Северная Армения, южная

- Грузия. Встречаются только самки
- *Lacerta (Archaeolacerta) dahli* Darevsky.
- 15 (14). Шов между задненосовым и лобносовым не короче, равен или немного короче шва между передним и задним носовыми. Максимальная ширина лобного не превышает ширину лобносового.
- 16 (17). Между ушными отверстиями вдоль складки поперек горла в одном ряду располагается 26—38 мелких чешуек и зернышек; впереди анального симметрично расположено 3 небольших более или менее равных по величине щитка, средний из которых может быть несколько увеличен (рис. 57, *Е, Ж*); верхняя сторона коричневатобежевая или светло-песочная; брюхо, горло и низ головы зеленоватожелтые, с едва проступающими голубоватыми пятнышками на крайних брюшных щитках или вовсе без них (табл. II, *Д*). Длина туловища с головой не превышает 43—53 мм. Северная Армения, западный Азербайджан. Встречаются только самки
- *Lacerta (Archaeolacerta) rostombekovi* Darevsky.
- 17 (16). Между ушными отверстиями вдоль горловой складки в одном ряду располагается 32—50 мелких чешуек и зернышек; впереди анального расположен один сильно расширенный или два более или менее равных по величине преанальных или же щитки, ограничивающие анальный, спереди заметно различаются по форме и величине; тело сверху зеленое или другого цвета; нижняя сторона яркожелтая, оранжевая, зеленая, розовая, кирпично-красная или матово-белая, у самцов с яркими голубыми пятнами на крайних брюшных щитках. Размеры более крупные.
- 18 (19). Межчелюстной более или менее широким швом прилегает к лобносовому (рис. 59, *А*); между центральновисочным и барабанным в наиболее узком месте 2—4 мелких щитка (рис. 59, *Б*); вокруг середины тела в одном ряду 49—55 чешуек; верхняя сторона коричневатобежевая, темно-песочная или серовато-коричневая; брюхо матово-белое, с крупными голубыми пятнами на крайних щитках (табл. II, *Б*). Северная Армения, северо-восточная Турция. Встречаются только самки . . . *Lacerta (Archaeolacerta) unisexualis* Darevsky.
- 19 (18). Межчелюстной, как правило, не касается лобносового; между центральновисочным и барабанным в наиболее узком месте 2—7 мелких щитков; вокруг середины тела 41—74 чешуйки; по средней линии горла до воротника 16—39 чешуй; бедренных пор 13—27; верхняя сторона тела зеленая или другого цвета; брюхо живых ящериц желтое, оранжевое, зеленое, розовое или кирпично-красное. Весь Кавказ, южный Крым, Малая Азия, северный Иран, западный Копет-Даг . . . *Lacerta (Archaeolacerta) saxicola* Eversmann.
- 20 (7). Чешуя на верхней стороне хвоста гладкая или с едва заметными продольными ребрышками.
- 21 (22). Между хорошо выраженными центральновисочным и барабанным, как правило, расположено не более двух промежуточных щитков, один из которых может быть значительно увеличен (рис. 70, *Б, Ж*); окраска верхней стороны тела часто зеленая, затылочная полоса обычно хорошо выражена; длина туловища с головой достигает 65 и более мм. Главный Кавказский хребет от Фишта и Оштена на западе до северо-восточного Азербайджана на востоке
- *Lacerta (Archaeolacerta) caucasica* Méhely.
- 22 (21). Между центральновисочным и барабанным в наиболее узком месте расположено более двух промежуточных щитков, или же центральновисочный не выражен вовсе; в окраске верхней стороны тела преобладают коричневатые и серовато-бурые тона; затылочная полоса часто не выражена или же образована мелкими пятнышками и кра-

пинами; длина туловища с головой не превышает 55—58 мм. Восток Кавказ, южный Крым, Малая Азия, северный Иран, западный Копет-Даг *Lacerta (Archaeolacerta) saxicola* Eversmann.

ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДВИДОВ
LACERTA SAXICOLA EVERSMANN¹

Северная группа подвидов, распространенных в Крыму и в предгорьях Главного Кавказского хребта от Черноморского побережья Абхазии и Краснодарского края на западе до восточного Дагестана на востоке

- 1 (2). Между центральновисочным и барабанным в наиболее узком месте расположено 1—6 ($M \pm m = 2.8 \pm 0.07$) промежуточных щитков; вокруг середины тела в одном ряду 52—66 ($M \pm m = 58.6 \pm 0.3$) чешуй; между верхнересничными и надглазничными щитками обычно полный ряд из 7—21 зернышек. Окраска самцов зеленая, самок — темно-песочная или серая. Южный Крым. *L. s. lindholmi* Lantz et Cyrén (стр. 66).
- 2 (1). Признаки другие.
- 3 (4). Вдоль горловой складки, поперек горла, от уха до уха, расположено 24—37 мелких чешуек или зернышек. Максимальная длина тела не превышает 55—58 мм *L. s. daghestanica* nom. nov. (стр. 55).
- 4 (3). Вдоль горловой складки, поперек горла, от уха до уха, 38—49 мелких чешуек или зернышек. Размеры более крупные.
- 5 (6). Сверху светло- или темно-серая, со слабо выраженными затылочной и височной полосами; брюхо живых ящериц белое или розовое. Между центральновисочным и барабанным в наиболее узком месте 3—7 ($M \pm m = 4.02 \pm 0.12$) мелких щитков; вокруг середины тела в одном ряду 54—74 ($M \pm m = 60.0 \pm 0.70$) туловищных чешуй; по средней линии горла до воротника 26—36 ($M \pm m = 31.7 \pm 0.18$) чешуек; между двумя большими предлобными часто располагается дополнительный третий; крайние брюшные соприкасаются по бокам тела с тремя туловищными чешуйками, сходными по величине. Черноморское побережье Краснодарского края между Анапой и Абрау-Дюрсо *L. s. szczerbaki* Lukina (стр. 89).
- 6 (5). Окраска верхней стороны тела зеленая, песочная, буровато-коричневая или темно-бежевая; рисунок четко выражен; нижняя сторона желтая или оранжевая; крайние брюшные щитки соприкасаются по бокам тела с 2—4 туловищными чешуйками.
- 7 (8). Голова заметно удлинена; швы между предлобными и лобным щитком у половозрелых особей обычно сильно вогнуты внутрь лобного; вокруг середины тела в одном ряду 50—70 ($M \pm m = 59.12 \pm 0.36$) туловищных чешуй; по средней линии горла до воротника 23—38 ($M \pm m = 30.73 \pm 0.28$) чешуек; позади верхневисочного 2—5 ($M \pm m = 2.85 \pm 0.1$) задневисочных; вокруг середины голени в одном ряду 16—18 ($M \pm m = 16.50 \pm 0.5$) мелких чешуй; длина туловища с головой до 83 мм у самцов и 78 мм у самок. Окраска верхней стороны тела самцов и самок зеленая. Северные и южные предгорья Большого Кавказского хребта в Краснодарском крае и Карачаево-Черкесской АО, Черноморское побережье между Новороссийском и Адлером *L. s. darevskii* Szczerbak (стр. 51).

¹ Малоазийские формы *L. s. bithynica*, *L. s. tristis* и *L. s. lantzicyreni*, а также североиранический подвид *L. s. defilippii* в таблицу не включены.

- 8 (7). Пропорции головы обычные; швы между предлобным и лобным прямыми или слабо вогнутые внутрь лобного. Размеры тела не превышают 71 мм у самцов и 65 мм у самок.
- 9 (10). Вокруг середины тела в одном ряду 49—65 ($M \pm m = 58.26 \pm 0.24$) туловищных чешуй; по средней линии горла до воротника 23—32 ($M \pm m = 27.10 \pm 0.18$) чешуй; бедренных пор 15—25 ($M \pm m = 18.99 \pm 0.15$); между центральновисочным и барабанным 1—6 ($M \pm m = 3.02 \pm 0.07$) мелких щитков; межчелюстной часто более или менее широким швом касается лобносового. Окраска верхней стороны тела самцов и самок зеленая или другого цвета. Западная и северо-западная часть Краснодарского края, Абхазия и южные склоны Главного хребта в пределах западной Грузии *L. s. brauneri* Méhely (стр. 43).
- 10 (9). Вокруг середины тела 41—66 ($M \pm m = 54.25 \pm 0.69$) чешуй; по средней линии горла до воротника 18—32 ($M \pm m = 25.35 \pm 0.47$) чешуек; бедренных пор 13—21 ($M \pm m = 17.84 \pm 0.22$), между центральновисочным и барабанным 2—5 ($M \pm m = 3.81 \pm 0.12$) мелких щитков; межчелюстной очень редко касается лобносового; самцы сверху зеленые, самки другого цвета. Северные предгорья Главного хребта в Карачаево-Черкесской АО, Ставропольском крае и Кабардино-Балкарии *L. s. saxicola* Eversmann (стр. 38).

Южная группа подвидов,
распространенных в восточном и западном Закавказье

- 1 (2). Вокруг середины тела в одном ряду 50—70 ($M \pm m = 58.9 \pm 0.47$) чешуй; по средней линии горла до воротника 22—33 ($M \pm m = 27.51 \pm 0.26$) чешуек; верхнересничные отделены от надглазничных обычно полным рядом из 6—24 зернышек; окраска нижней стороны тела живых ящериц кирпично-красная (табл. I). Северо-восточная Турция, Аджария и прилежащие районы Грузии *L. s. parvula* Lantz et Cyrén (стр. 73).
- 2 (1). Вокруг середины тела в одном ряду 41—62 чешуи; по средней линии горла до воротника 20—31 чешуйка. Верхнересничные отделены от надглазничных полным или прерванным рядом из 1—18 зернышек; задневисочных не более 5; окраска нижней стороны тела оранжевая, желтая, зеленая или белая.
- 3 (4). Окраска верхней стороны тела зеленая; вокруг середины тела 41—53 ($M \pm m = 46.25 \pm 0.29$) туловищных чешуй. Ряд из 1—18 зернышек между надглазничными и верхнересничными щитками часто в той или иной мере прерван. Горные районы северной Армении, южной Грузии и северо-восточной Турции *L. s. valentini* Boettger (стр. 93).
- 4 (5). Верхняя сторона тела не зеленая; вокруг середины тела 48—62 чешуйки; верхнересничные отделены от надглазничных всегда полным рядом из 6—18 зернышек.
- 5 (6). Впереди анального симметрично расположен один расширенный преанальный (рис. 31, *E, Ж*); окраска нижней стороны тела желтая или желто-оранжевая (табл. I, *B*). Долина среднего течения р. Куры и ущелья ее притоков от Гори на западе до Кировабада на востоке *L. s. portschinskii* Kessler (стр. 78).
- 6 (5). Впереди анального симметрично расположено два увеличенных преанальных, между которыми вдается иногда небольшой третий; нижняя сторона тела зеленая или желтовато-зеленая.
- 7 (8). Широкая затылочная полоса образует сетчатый узор, занимающий всю ширину спины (фот. 6); впереди анального симметрично распо-

- ложено два увеличенных преанальных; вокруг середины тела в одном ряду 50—60 ($M \pm m = 55.08 \pm 0.31$) чешуй; по средней линии горла до воротника 23—31 ($M \pm m = 26.35 \pm 0.21$) чешуйка; в окраске верхней стороны тела преобладают бурые и темно-серые тона. Центральная, западная и юго-западная Армения, северо-восточная Турция и южная Грузия . . . *L. s. nairensis* ssp. nov. (стр. 68).
- 8 (7). Образующие затылочную полосу темные пятна и крапины сосредоточены вдоль хребта, далеко не занимая обычно всей ширины спины (фот. 12); между двумя крупными преанальными нередко располагается небольшой третий, или все преанальные более или менее равны по величине; вокруг середины тела в одном ряду 48—62 ($M \pm m = 52.69 \pm 0.18$) чешуи; по средней линии горла до воротника 20—29 ($M \pm m = 23.90 \pm 0.14$) чешуек; в окраске верхней стороны тела преобладают коричневатые, бежевые и песочные тона. Юго-восточная, восточная и северная Армения. Нахичеванская АССР, южный Азербайджан и северо-западный Иран *L. s. raddei* Boettger (стр. 83).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДВИДОВ
LACERTA CAUCASICA MÉHELY

- 1 (2). Чешуя верхней стороны хвоста, как правило, с более или менее отчетливо развитыми продольными ребрышками; бедренных пор 9—16 ($M \pm m = 15.08 \pm 0.09$); вокруг середины голени в одном ряду 3—5 ($M \pm m = 3.94 \pm 0.03$) мелких чешуй; межчелюстной щиток обычно не касается лобносового. Северные и южные склоны Большого Кавказского хребта к востоку от Эльбруса *L. s. caucasica* Méhely (стр. 111).
- 2 (1). Чешуя верхней стороны хвоста гладкая или с едва выраженными ребрышками; бедренных пор 14—20 ($M \pm m = 17.17 \pm 0.21$), вокруг середины голени в одном ряду 4—6 ($M \pm m = 5.07 \pm 0.08$) мелких чешуй; межчелюстной часто касается лобносового. Северные и южные склоны Большого Кавказского хребта к западу от Эльбруса *L. s. alpina* ssp. nov. (стр. 118).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ПОДВИДОВ
LACERTA RUDIS BEDRIAGA

- 1 (2). Чешуя туловища заметно более крупная на боках, где отдельные чешуйки обычно снабжены более или менее хорошо выраженными шипиками, бугорками или ребрышками; вокруг середины голени 10—15 ($M \pm m = 12.38 \pm 0.09$) крупных чешуй с четкими продольными киями; вокруг середины тела в одном ряду 38—53 ($M \pm m = 45.29 \pm 0.31$) чешуи. Максимальная длина туловища с головой достигает 80—85 мм. Аджария и Большой Кавказский хребет *L. r. rudis* Bedriaga (стр. 99).
- 2 (1). Чешуя туловища мало увеличивается к бокам; чешуйки на боках тела гладкие или с сильно притупленными бугорками и ребрышками; вокруг середины тела 43—58 чешуй; вокруг середины голени 12—18 чешуй. Максимальная длина туловища с головой не превышает 70—73 мм.
- 3 (4). Вокруг середины тела в одном ряду 44—58 ($M \pm m = 52.22 \pm 0.26$) чешуй; между центральновисочным и барабанным в наиболее узком месте 1—4 ($M \pm m = 2.64 \pm 0.03$) щитков; нередко центральновисочный вовсе не выражен (рис. 45, Б, Г); затылочная полоса образована сосредоточенными вдоль хребта и не занимающими обычно

- всей ширины спины пятнами и крапинами (фот. 15). Боржомское ущелье и прилежащие склоны Месхетского и Триалетского хребтов в Грузии *L. g. obscura* Lantz et Cugén (стр. 107).
- 4 (3). Вокруг середины тела 43—54 ($M \pm m = 48.5 \pm 0.65$) чешуй; между центральновисочным и барабанным 1—3 ($M \pm m = 1.91 \pm 0.88$) щитка (рис. 44, *Б—Г*); затылочная полоса образована крупными черными пятнами и пятнышками, занимающими обычно всю ширину (фот. 16) спины. Окр. Ахалкалаки и ущелье верхнего течения р. Ахалкалакская в южной Грузии . . . *L. g. macromaculata* ssp. nov. (стр. 104).
-

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВИДОВ И ПОДВИДОВ

ГРУППА SAXICOLA

Lacerta saxicola saxicola Eversmann, 1834

(Рис. 9; фот. 3)

L. saxicola Eversmann, 1834: 349, tab. XXX, fig. 1. — *muralis fusca* var. *saxicola*, Bedriaga, 1886: 195 (179). — *muralis* f. *typica*, Boulenger, 1887: 29. — *muralis* var. *saxicola*, Boulenger, 1913: 190; 1920: 282. — *saxicola* f. *typica*, Méhely, 1909: 495; Никольский, 1910: 492. — *saxicola saxicola*, Никольский, 1913: 67; Lantz et Cugén, 1936: 164; Терентьев и Чернов, 1949: 188; Mertens und Wermuth, 1960: 136; Щербак, 1962a: 1383, рис. 9.

Голотип. Неизвестен. Судя по описанию Эверсмана (1834), послуживший для первоописания экземпляр добыт в Кисловодске («источник Нарзан»).

Описание. Ширина лобносового больше или, реже, равна его длине. Межчелюстной обычно отделен от лобносового. Шов между лобносовым и задненосовым не короче шва между передним и задним носовыми. Швы между предлобными и лобным часто в той или иной мере вогнуты внутрь лобного. Между верхнересничными и надглазничными полный или очень редко прерванный ряд из 9—23 зернышек. Верхний заглазничный в большинстве случаев касается теменного. Первый верхневисочный умеренно длинный, тупо обрезанный сзади; расположенные за ним 2—5 задневисочных обычно хорошо выражены и более или менее равны по величине. Центральновисочный маленький, средней величины или совсем не выражен; от первого верхневисочного он отделен 2—4, а от небольшого барабанного 2—5 небольшими щитками. По средней линии горла 18—32 чешуйки. Чешуя туловища гладкая, слабо выпуклая; вокруг середины тела в одном ряду 41—69 чешуй. Брюшные щитки соприкасаются по бокам тела с 2—4 туловищными чешуйками у самцов и 2—3 у самок, причем задняя из них обычно заметно увеличена. Брюшные и грудные щитки располагаются в 22—27 поперечных рядов у первых и 24—27 у вторых. Анальный большой, впереди него более или менее симметрично располагается один, реже два заметно увеличенных преанальных, или же все преанальные невелики и равны по величине. Бедренных пор 13—21. На нижней стороне бедер между рядами пор и наружным рядом увеличенных чешуй расположено 4—7 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя верхней поверхности голени гладкая или с нерезкими ребрышками, не превышающая спинную по величине. Вокруг середины голени в одном ряду 11—23 мелких чешуй.

Чешуя передней трети хвоста с умеренно развитыми продольными киями, более разкими на боках; задние края чешуй тупо обрезаны или слегка выдаются слабым углом назад. Длина туловища с головой 52—70 мм

у самцов и 47—65 мм у самок; ее отношение к длине невосстановленного хвоста составляет 0.41—0.68 у первых и 0.51—0.66 у вторых.

Основной фон окраски верхней части тела самцов травянисто-зеленый, зеленый, как плющ, голубовато-зеленый или грязно-зеленый; у самок — темно-песочный или песочный, без примеси зеленого. Затылочная полоса образована проходящим посредине спины, нередко сдвоенным рядом не очень крупных черных или темно-бурых пятен, ограниченных по сторонам широкими, цвета основного фона теменными полосками. Височные полосы образованы в той или иной степени расчлененными и слившимися друг с другом черными или бурыми кружками со светлыми или голубыми

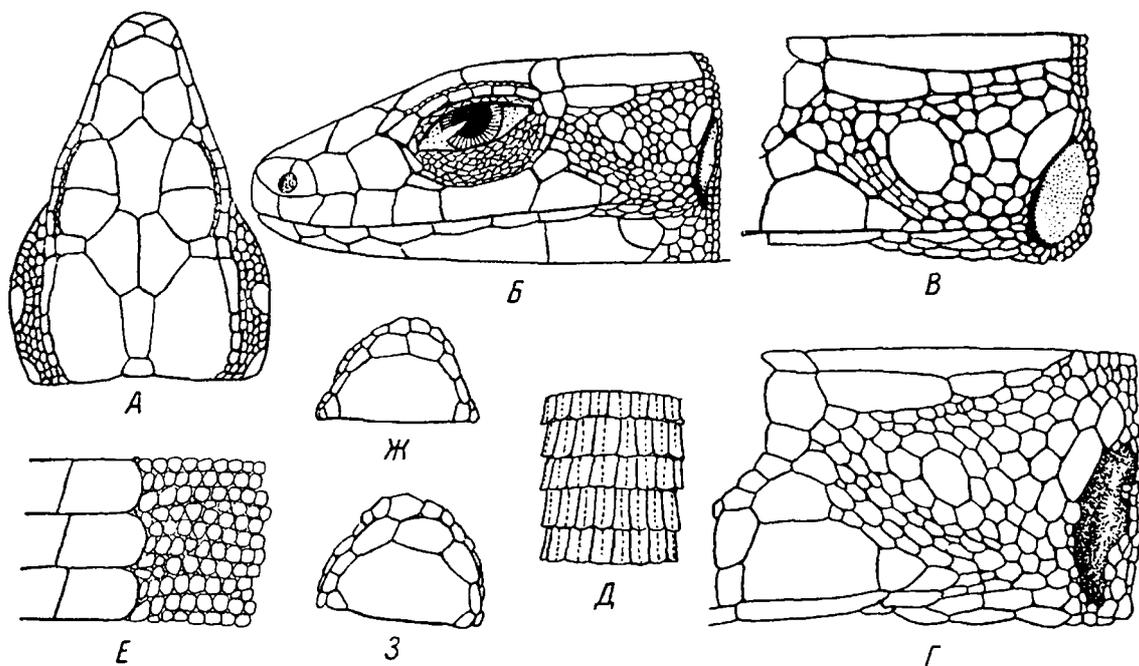


Рис. 9. Основные признаки фolidоза *L. s. saxicola*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — верхняя сторона передней трети хвоста; Е — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками; Ж, З — анальная область. (Г, З — ущелье р. Чегема, остальные — Кисловодск).

центрами; по их изрезанному верхнему краю обычно проходит в той или иной мере выраженный ряд небольших светлых пятен, сливающихся нередко в сплошную ресничную линию. Встречаются особи, особенно самки, затылочная и височная полосы которых выражены очень слабо. Нижняя сторона тела до воротника у самцов весной темно-оранжевая, хромово-оранжевая, шафранно-желтая, желто-оранжевая, яично-желтая, охристая или, реже мраморно-розовая, причем окраска эта в значительной мере распространяется на нижнюю сторону бедер, анальную область и основание хвоста. Самки снизу желтоватые, пепельно-серые, рыжеватые или беловатые. В период размножения крайние брюшные щитки самцов, так же как большинство глазков на височных полосах, становятся голубого или светло-синего цвета. Голова сверху в немногочисленных темных крапинах.

Географическое распространение. Основной ареал подвида охватывает северные склоны Скалистого хребта в пределах Карачаево-Черкесской автономной области, юга Ставропольского края и Кабардино-Балкарии, от долины верхнего течения р. Кубани и ее притоков на западе до ущелья среднего течения р. Чегема на востоке. Наиболее северные достоверные местонахождения расположены в окр. Кисловодска. Южная граница ареала проходит по северо-восточным отрогам Эльбруса в ущелье Кубани и, пересекая Скалистый хребет (известна

Географическая изменчивость *Lacerta saxicola saxicola*

Признаки	Ущелье р. Чегема, N = 10 (6 ♂♂, 4 ♀♀)		Ущелье р. Баксана, N = 15 (9 ♂♂, 6 ♀♀)		Ущелье р. Березовой, N = 10 (4 ♂♂, 6 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	52—62	57.00 ± 1.33	53—62	57.11 ± 1.08	59—68	62.75 ± 1.88
1 ♀♀	51—59	55.50 ± 1.65	53—61	57.67 ± 1.37	53—62	58.67 ± 1.37
2 ♂♂	90—110	98.0 ± 3.87	87—110	98.25 ± 3.19	110—121	115.5 ± 5.50
2 ♀♀	96—110	104.67 ± 4.65	88—103	94.5 ± 3.16	—	—
3 ♂♂	0.51—0.65	0.58 ± 0.02	0.48—0.68	0.58 ± 0.02	0.56—0.56	0.56 ± 0.00
3 ♀♀	0.51—0.61	0.54 ± 0.03	0.56—0.66	0.60 ± 0.02	—	—
4	47—52	48.7 ± 0.44	51—58	54.2 ± 0.41	52—56	54.80 ± 0.49
5	19—24	21.9 ± 0.54	22—25	23.47 ± 0.27	22—26	24.40 ± 0.49
6	13—20	17.1 ± 0.50	15—20	18.37 ± 0.37	15—18	16.75 ± 0.26
7	3—15	9.4 ± 0.91	5—13	10.47 ± 0.53	9—13	11.00 ± 0.33
7a	0	—	0	—	0	—
9 ♂♂	22—24	23.0 ± 0.36	22—24	23.44 ± 0.29	22—24	22.75 ± 0.47
9 ♀♀	25—26	25.50 ± 0.28	25—26	25.5 ± 0.22	25—27	25.67 ± 0.33
10	1—3	1.9 ± 0.23	1—3	1.86 ± 0.21	2—3	2.10 ± 0.10
11	3—5	3.85 ± 0.20	3—5	4.13 ± 0.19	2—4	3.08 ± 0.14
11a	—	—	26.6	—	40	—
12	2—4	3.3 ± 0.17	2—4	3.30 ± 0.13	2—4	3.15 ± 0.15
13 ♂♂	2—3	2.91 ± 0.11	3	3.0 ± 0.00	2—3	2.5 ± 0.26
13 ♀♀	2—3	2.75 ± 0.23	3	3.0 ± 0.00	3—3	3.00 ± 0.00
14	17—21	17.9 ± 0.36	17—19	18.00 ± 0.24	16—20	17.9 ± 0.378
15	5—5	5.00 ± 0.00	5—6	5.60 ± 0.13	4—5	4.7 ± 0.15

Таблица 2 (продолжение)

Признаки	Кисловодск (по Щербак, 1962)		Окрестности Карачаевска, N = 10 (5 ♂♂, 5 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 45 (24 ♂♂, 21 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	max 68.0	—	59—70	64.60 ± 2.03	52—70	59.58 ± 1.0
1 ♀♀	max 62.5	—	47—62	56.2 ± 2.47	47—62	57.19 ± 0.906
2 ♂♂	max 132	—	} 89—127	106.33 ± 11.1	87—132	101.80 ± 2.76
2 ♀♀	max 114.2	—			88—127	98.56 ± 2.67
3 ♂♂	} 0.49—0.82	—	0.46—0.66	0.57 ± 0.05	0.46—0.82	0.58 ± 0.013
3 ♀♀		—	—	—	0.46—0.82	0.57 ± 0.018
4	51—61	56.3 ± 0.4	54—69	58.70 ± 1.35	47—69	54.8 ± 0.44
5	23—32	28.4 ± 0.4	23—30	27.0 ± 0.68	19—32	25.8 ± 0.40
6	15—20	17.7 ± 0.3	17—21	19.2 ± 3.1	13—21	17.82 ± 0.18
7	11—23	12.6 ± 0.5	11—13	12.35 ± 0.23	3—15	10.86 ± 0.32
7a	0	—	0	—	—	—
9 ♂♂	—	—	23—25	23.6 ± 0.40	22—25	23.25 ± 0.19
9 ♀♀	—	—	25—27	25.8 ± 0.37	25—27	25.62 ± 0.15
10	—	—	1—3	2.00 ± 0.14	1—3	1.90 ± 0.09
11	3—5	4.4 ± 0.1	2—5	3.3 ± 0.28	3—5	3.96 ± 0.12
11a	—	—	—	—	—	—
12	3—5	3.5 ± 0.4	3—5	3.6 ± 0.20	2—5	3.4 ± 0.05
13 ♂♂	—	—	3—4	3.2 ± 0.13	2—4	2.94 ± 0.07
13 ♀♀	—	—	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	2.95 ± 0.04
14	—	—	17—23	19.9 ± 0.52	16—23	18.20 ± 0.20
15	—	—	5—7	6.2 ± 1.99	4—7	5.42 ± 1.00
						σ
						4.91
						4.15
						13.5
						8.46
						0.066
						0.070
						3.799
						3.567
						1.63
						2.16
						—
						0.95
						0.71
						0.65
						0.81
						0.57
						0.39
						0.22
						1.46
						0.71

с Маринского перевала), продолжается по его водоразделу в верховьях рек Кумы, Подкумка, Аликановки, Березовой, Кич-Малка, Золки и, видимо, Хасаута и Гунделена. По ущелью Баксана поднимается до Тырны-Ауза, а по Чегему — до Чегемской теснины (рис. 10, 2). На западе ареал подвида перекрывается с ареалом *L. s. darevskii*, а на склонах Эльбруса — с *L. caucasica alpina*. В Чегемской теснине местами встречается совместно с *L. caucasica caucasica*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из 5 популяций с запада на восток, разделенных расстоянием 30, 70, 100 и 20 км (табл. 2).

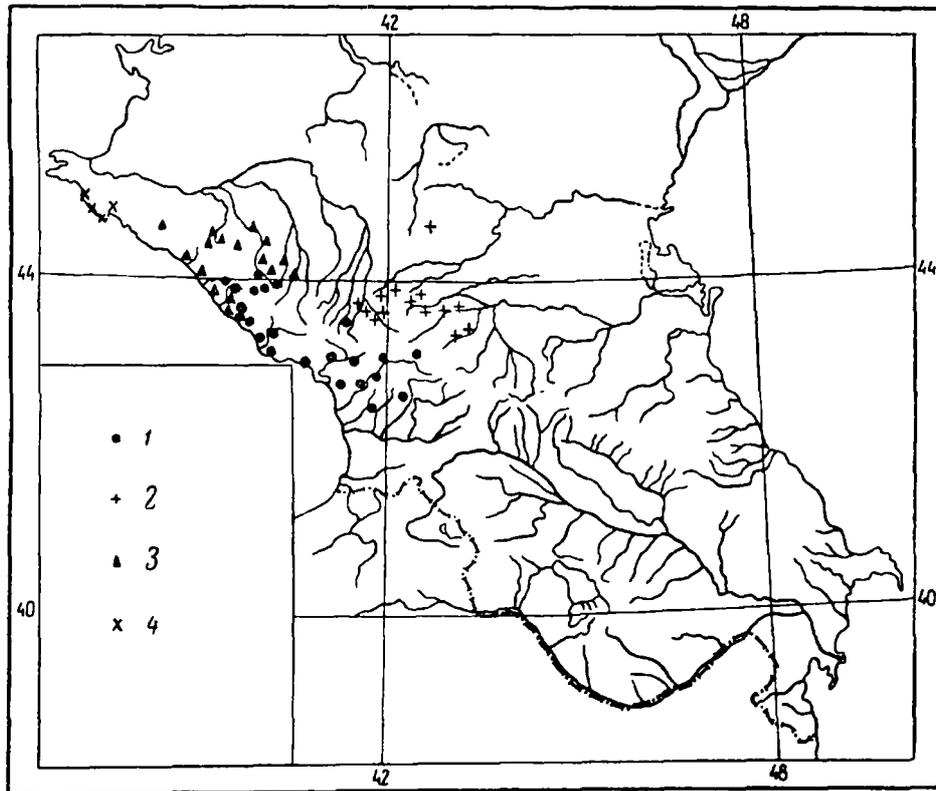


Рис. 10. Основные местонахождения в пределах Кавказа.

1 — *L. s. brauneri*; 2 — *L. s. saxicola*; 3 — *L. s. darevskii*; 4 — *L. s. szczerbaki*.

Для сравнения использовались также данные Н. Н. Щербака (1962а), проанализировавшего серию особей из окр. Кисловодска. Как видно на рис. 11, крайние значения ряда признаков фolidоза внутри рассматриваемого подвида обнаруживаются, с одной стороны, у ящериц из окр. Карачаевска и, с другой — в популяциях из ущелий рек Чегема и Баксана, что свидетельствует о явной клинальной изменчивости в сторону возрастания с запада на восток. Особый интерес представляет крайняя западная выборка из окр. Карачаевска, заметно уклоняющаяся в сторону соседнего подвида *L. s. darevskii* и занимающая по ряду признаков промежуточное положение между ними. Кроме того, особи из ущелья р. Чегема, обитающие здесь совместно с *L. s. caucasica*, испытывают определенное влияние последней, сказывающееся в уменьшении количества чешуй вокруг середины тела и по средней линии горла, хотя в целом обе эти формы в зоне совместного обитания морфологически вполне четко отделяются друг от друга.

Сравнительные замечания. Мегели (Méhely, 1909) понимал свою *Lacerta saxicola f. typica* очень широко, объединяя под этим названием ящериц из Крыма, Северного и северо-западного Кавказа,

с одной стороны, и с северо-восточного побережья Турции — с другой. Позднее Нестеров (1911а, 1912), Буланже (Boulenger, 1913) и Никольский (1915) еще более расширили границы номинального подвида, включив в него часть бывших в их распоряжении экземпляров из Дагестана, Черноморского побережья Кавказа, Боржомского ущелья, северо-западного Азербайджана, Талыша, Армении, долины Куры и северо-восточной Тур-

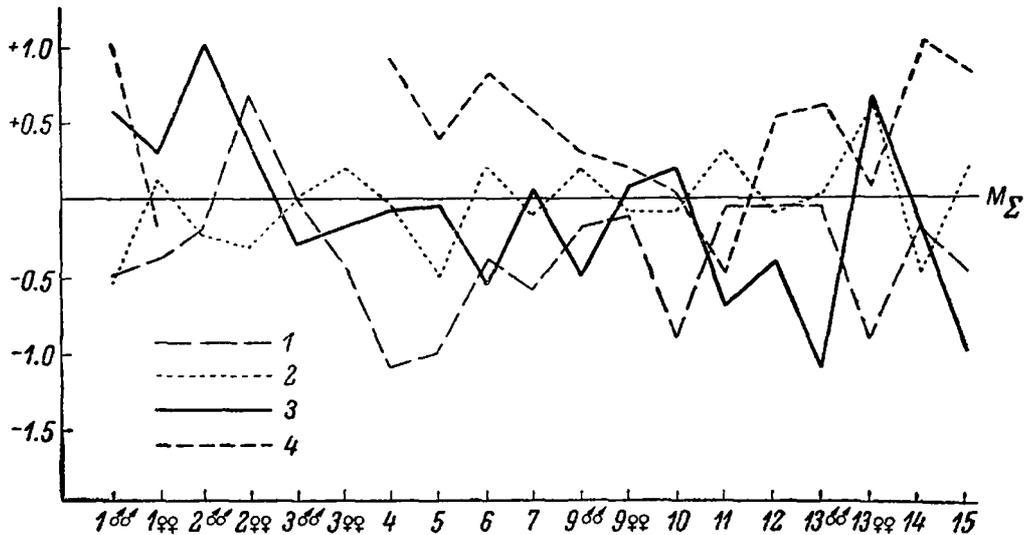


Рис. 11. Сводный профиль изменчивости *L. s. saxicola*.

1 — ущелье р. Чегема; 2 — ущелье р. Баксана; 3 — ущелье р. Березовой у Кисловодска; 4 — окр. Карачаевска.

ции. Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936), сохранили подвиговое название *saxicola* лишь за ящерицами из Крыма, бассейна Кубани и окр. Кисловодска, причем ими было высказано предположение, что крымские и кисловодские особи в действительности относятся к различным подвиговым формам. Правильность этого предположения подтвердил недавно Н. Н. Щербак (1962а), установивший, в частности, что номинальная форма встречается лишь к востоку от бассейна Кубани.

Исследованный материал. *Карачаево-Черкесская АО*: ЗИН, № 16912 (10), окр. Карачаевска; № 17080 (2), окр. Карачаевска; № 17961 (3), Маринский перевал; № 17974 (2), Теберда, р. Гоначхир; ЗММГУ, № 3176 (7), Нижняя Теберда. *Ставропольский край*: ЗИН, № 17437 (14), ущелье р. Березовой, Кисловодск; № 17652 (20), Кисловодск. *Кабардино-Балкария*: ЗИН, № 17880 (14), теснипа р. Чегема; № 17789 (20), ущелье р. Баксана между Жанхотеко и Тырны-Аузом.

Lacerta saxicola brauneri Méhely, 1909

(Рис. 12; фот. 4)

L. saxicola var. *brauneri* Méhely, 1909: 509; Никольский, 1913: 69. — *saxicola brauneri*, Никольский, 1915: 367; Lantz et Cyrén, 1936: 164; Терентьев и Чернов, 1949: 188; Mertens und Wermuth, 1960: 137.

Г о л о т и п. Не указан. Описана Мегели (Méhely, 1909) по нескольким экземплярам из окр. Адлера, Красной Поляны, Гагр и перевала Псеашхо.

О п и с а н и е. Ширина лобносового больше, равна или несколько превышает его длину. Межчелюстной в 30% случаев касается более или менее широким швом лобносового. Шов между лобносовым и задне-носовым обычно несколько длиннее шва между передним и задним носовыми. Швы между предлобным и лобным прямые или слабо вогнуты внутрь лобного. Между верхнересничными и надглазничными, разделяя их, расположен полный или, реже, частично прерванный ряд из 5—16 зернышек. Верхний заглазничный в большинстве случаев не касается те-

менного. Первый верхневисочный умеренно длинный, тупо обрезанный сзади; позади него по краю теменных располагается 1—5 обычно хорошо выраженных задневисочных. Значительно варьирующий по величине центральновисочный отделен от первого верхневисочного 1—4, а от небольшого барабанного 1—6 мелкими щитками. По средней линии горла до воротника 23—32 чешуйки. Чешуя туловища гладкая, выпуклая; поперек тела в одном ряду расположено 49—65 чешуй. Брюшные щитки соприкасаются на боках тела с 2—3 туловищными чешуйками, задняя из которых обычно несколько увеличена. Брюшные и грудные щитки расположены в 20—25 поперечных рядов у самцов и 22—28 у самок.

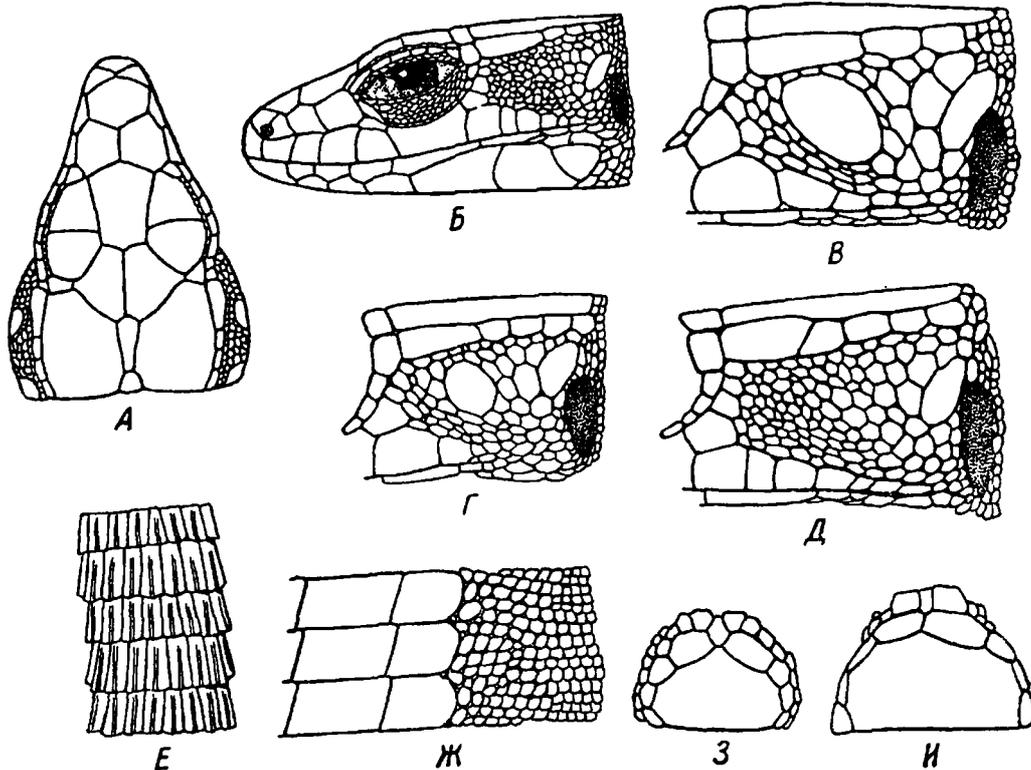


Рис. 12. Основные признаки фolidоза *L. s. brauneri*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В—Д — височная область; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками самки; З, И — анальная область. (В — ущелье Ингури; Г — Сухуми; остальные — Красная Поляна).

Впереди большого анального симметрично расположено обычно два увеличенных преанальных, между которыми нередко вклинивается очень маленький третий; реже крупные преанальные не выражены. Бедренных пор 23—32. На нижней стороне бедер между бедренными порами и наружным рядом увеличенных чешуй располагается 4—7 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя верхней поверхности голени с более или менее отчетливо выраженными ребрышками или бугорками, не превышающая туловищную по величине. Вокруг середины голени в одном ряду 15—22 мелких чешуй. Чешуя передней трети хвоста с отчетливо развитыми продольными ребрышками, более резкими на боках, где задние их концы обычно вздернуты в виде острых килей; отдельные чешуйки сзади тупо обрезаны или выдаются более или менее четким углом назад. Длина туловища с головой 49—71 мм у самцов и 49—65 мм у самок; отношение ее к длине невосстановленного хвоста составляет 0.44—0.64 у первых и 0.45—0.69 у вторых.

Основная окраска верхней стороны тела самцов и самок салатная, травянисто-зеленая, голубовато-зеленая, песочная, темно-песочная, коричневато-серая, серовато-коричневая или буровато-серая, причем в це-

лом зеленые тона более характерны для окраски самцов, нежели самок. Затылочная полоса образована весьма различными по форме и величине черными или темно-бурыми пятнами и пятнышками, как правило, сосредоточенными вдоль хребта и не занимающими всю ширину спины. Широкие височные полосы состоят из 1—3 продольных рядов, слившихся или частично расчлененных неправильной формы темных пятен, с беловатыми или голубыми (на уровне передних ног) центрами. По ряду светлых, полностью или частично окаймленных темным глазков обычно ограничивают височные полосы по верхнему и нижнему краю. Встречаются особи, у которых отдельные элементы рисунка очень слабо выражены или отсутствуют. Нижняя сторона тела, включая низ головы, желтая, шафранно-желтая, зеленовато-желтая или беловатая. Крайние брюшные

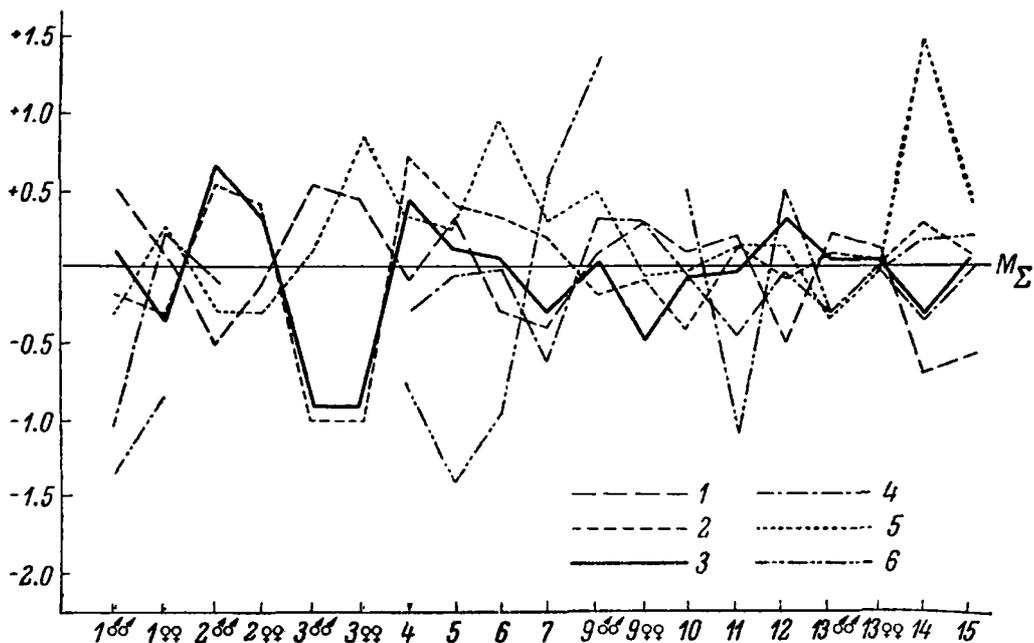


Рис. 13. Сводный профиль изменчивости *L. s. brauneri*.

1 — Красная Поляна; 2 — низовья р. Бзыби; 3 — Сухуми; 4 — мыс Пицунда; 5 — ущелье Ингури; 6 — ущелье р. Мульхры.

щитки, особенно у самцов, обычно несут на себе крупные светло-синие пятна, так что бока тела в период размножения выглядят нередко сплошь синими.

Географическое распространение. Распространена в западной части Большого Кавказского хребта на юго-востоке Краснодарского края, в Абхазии и северо-западной Грузии. На северных склонах граница ареала проходит в верхнем течении р. Белой и нижнем течении рек Большой и Малой Лабь в Кавказском заповеднике, где *L. s. brauneri* известна, в частности, из окр. Гузерипля, Псебая и ущелья р. Уруштена. Небольшая изолированная популяция существует на Северном Кавказе также в верхнем течении р. Азгека (левый приток Теберды). Южная граница ареала тянется по южным склонам Главного хребта, примерно от ущелья среднего течения р. Шахе на западе, затем, постепенно понижаясь, по западным склонам Гагринского хребта выходит к морю в западной Абхазии и далее к востоку снова поднимается по предгорьям правобережной долины р. Риони, где крайние восточные местонахождения известны из ущелья р. Хоби. В горной части северо-западной Грузии известна из ущелья р. Кодори, ущелья р. Ингури в Нижней и Верхней Сванетии и верховьев р. Техури на Мегрельском хребте (рис. 10, 1). На северных склонах Большого хребта местами встречается вместе с *L. s. davidskii* и *L. s. alpina*, а в ущелье р. Ингури — совместно с *L. r. rudis*.

Географическая изменчивость *Lasius saxicola braueri*

Признаки	Красная Поляна, N = 30 (19 ♂♂, 11 ♀♀)		Низовья р. Бзыби, N = 16 (8 ♂♂, 8 ♀♀)		Окрестности Гагр, N = 13 (9 ♂♂, 4 ♀♀)		Окрестности Сухуми, N = 15 (8 ♂♂, 7 ♀♀)	
	пределы вариаций	M ± m	пределы вариаций	M ± m	пределы вариаций	M ± m	пределы вариаций	M ± m
1 ♂♂	60—71	65.89 ± 0.78	51—67	61.75 ± 1.77	50—66	60.56 ± 1.77	60—70	63.87 ± 1.23
1 ♀♀	54—65	59.18 ± 1.04	49—64	56.62 ± 1.72	} 116—130	123.5 ± 0.33	53—60	56.29 ± 0.94
2 ♂♂	103—130	116 ± 2.35	101—142	126.71 ± 5.3			0.49—0.53	0.51 ± 0.008
2 ♀♀	97—110	101.8 ± 2.28	100—118	109.0 ± 3.08	} 49—62	56.92 ± 1.13	93—117	108.2 ± 4.1
3 ♂♂	0.47—0.64	0.56 ± 0.01	0.44—0.53	0.48 ± 0.01			23—28	26.08 ± 0.4
3 ♀♀	0.53—0.62	0.57 ± 0.01	0.45—0.54	0.5 ± 0.01	16—21	18.92 ± 0.34	0.50—0.56	0.51 ± 0.01
4	51—65	57.83 ± 0.51	56—64	60.19 ± 0.48	10—15	11.46 ± 0.34	54—64	59.4 ± 0.75
5	25—32	27.77 ± 0.39	25—32	28.08 ± 0.4	0	—	24—31	27.4 ± 0.58
6	15—22	18.47 ± 0.29	17—21	19.59 ± 0.3	} 20—22	21.4 ± 0.4	16—22	19.03 ± 0.36
7	8—13	10.62 ± 0.16	7—15	11.75 ± 0.48			2—4	3.17 ± 0.17
7a	0	—	12.5	—	6.1	—	20	—
9 ♂♂	21—25	22.68 ± 0.21	21—24	22.25 ± 0.36	2—4	3.23 ± 0.16	21—24	22.62 ± 0.42
9 ♀♀	24—28	25.1 ± 0.36	23—26	24.5 ± 0.37	3—4	3.1 ± 0.14	22—26	24.0 ± 0.58
10	2—3	2.4 ± 0.08	1—3	2.06 ± 0.13	3—4	3.06 ± 0.06	2—3	2.26 ± 0.11
11	2—5	3.25 ± 0.14	2—6	3.20 ± 0.23	16—20	17.54 ± 0.37	2—4	3.0 ± 0.16
11a	23.3	—	25	—	5—6	5.61 ± 0.14	8.6	—
12	1—4	2.78 ± 0.12	2—4	3.0 ± 0.12	5—7	5.62 ± 0.15	2—4	3.33 ± 0.15
13 ♂♂	3—4	3.18 ± 0.08	3—4	3.12 ± 0.08			3—4	3.19 ± 0.13
13 ♀♀	2—4	3.09 ± 0.15	3—4	3.06 ± 0.06			3—4	3.07 ± 0.09
14	15—22	17.34 ± 0.23	17—21	19.0 ± 0.26			16—19	17.73 ± 0.25
15	4—7	5.1 ± 0.10	5—7	5.62 ± 0.15			5—6	5.6 ± 0.13

Таблица 3 (продолжение)

Признаки	Мыс Пилунда, N = 10 (4 ♂♂, 6 ♀♀)		Ущелье Ингури у впадения р. Накры, N = 25 (15 ♂♂, 10 ♀♀)		Окрестности сел. Жабезки в Верхней Сванетии, N = 12 (10 ♂♂, 2 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 121 (73 ♂♂, 48 ♀♀)		
	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	σ
1 ♂♂	56—60	58.0 ± 0.91	57—66	61.13 ± 0.58	49—63	56.50 ± 1.32	49—71	63.07 ± 0.59	5.05
1 ♀♀	56—63	59.67 ± 1.05	57—65	59.70 ± 0.78	}	}	49—65	58.40 ± 0.76	5.28
2 ♂♂	} 104—130	} 118.00 ± 4.13	96—127	114.22 ± 3.74			97—110	104.00 ± 2.29	96—142
2 ♀♀			83—110	99.29 ± 3.48	}	}	}	83—118	103.95 ± 1.55
3 ♂♂	} 0.45—0.54	} 0.50 ± 0.004	0.46—0.63	0.54 ± 0.02				0.50—0.59	0.55 ± 0.01
3 ♀♀			0.55—0.69	0.60 ± 0.01	52—61	55.90 ± 0.76	0.45—0.69	0.55 ± 0.005	49—65
4	55—60	57.3 ± 0.47	54—64	59.08 ± 0.54	23—28	24.20 ± 0.51	23—32	27.10 ± 0.18	2.00
5	24—29	27.00 ± 0.47	24—32	27.52 ± 0.39	15—19	17.35 ± 0.32	15—25	18.99 ± 0.15	1.65
6	17—21	18.95 ± 0.40	16—25	20.06 ± 0.36	10—15	12.15 ± 0.43	5—16	11.29 ± 0.14	1.63
7	6—13	10.45 ± 0.64	10—16	11.94 ± 0.26	0	—	—	—	—
7a	13	—	0	—	23—25	24.20 ± 0.29	20—25	22.58 ± 0.14	1.21
9 ♂♂	22—24	23.00 ± 0.40	22—24	23.20 ± 0.17	}	}	22—28	24.69 ± 0.17	1.22
9 ♀♀	24—26	25.17 ± 0.30	23—26	24.60 ± 0.33			2—3	2.60 ± 0.16	1—3
10	2—3	2.10 ± 0.09	2—3	2.32 ± 0.09	1—3	2.40 ± 0.13	1—6	3.02 ± 0.07	0.787
11	2—3	2.60 ± 0.15	2—4	3.16 ± 0.14	0	—	—	—	—
11a	0	—	0	—	2—4	3.45 ± 0.18	1—5	3.11 ± 0.05	0.656
12	2—4	3.10 ± 0.17	2—5	3.24 ± 0.13	3—3	3.00 ± 0.00	3—4	3.11 ± 0.034	0.292
13 ♂♂	3—3	3.00 ± 0.00	3—3	3.00 ± 0.00	}	}	2—4	3.06 ± 0.041	0.297
13 ♀♀	3—4	3.08 ± 0.11	3—3	3.00 ± 0.00			18—20	18.90 ± 0.23	15—22
14	17—19	17.90 ± 0.23	19—22	20.44 ± 0.21	4—6	5.70 ± 0.21	4—7	5.52 ± 0.05	0.64
15	5—6	5.50 ± 0.16	5—7	5.80 ± 0.12					

В ущелье верхнего течения р. Мульхры в Верхней Сванетии известна зона совместного обитания с *L. s. caucasica*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из 7 популяций (табл. 3), разделенных с запада на восток расстоянием в 55, 30, 70, 20, 80 и 60 км. Две последние (ущелье р. Ингури и окр. сел. Жабежи в ущелье р. Мульхры) находятся высоко в горах и значительно оторваны от остального ареала. Как видно из рис. 13, береговые популяции (Гагры, Сухуми, Пицунда и др.) по всем признакам довольно сходны, и лишь пицундские ящерицы заметно отличаются более мелкими размерами тела. От особей из береговых популяций по ряду показателей фоллидоза (признаки 5—7 и 14—15) заметно отличаются лишь ящерицы из ущелья Ингури, для которых, в частности, характерно увеличенное количество чешуй вокруг середины голени. В целом по указанным признакам внутри рассматриваемого подвида наблюдается определенная клинальная изменчивость в сторону увеличения с юга на север, т. е. от побережья в направлении гор. Иной закономерности подчиняется изменчивость такого характерного для *brauneri* признака, как наличие шва между межчелюстным и лобносовым щитками. Число особей, обладающих этим швом, вначале увеличивается к востоку, достигая максимума в районе Сухуми, затем заметно снижается у мыса Пицунда и еще более падает в ущелье Ингури и р. Мульхры.

Особый интерес представляет последняя изолированная популяция в ущелье р. Мульхры, где ареал *L. s. brauneri* перекрывается с ареалом *L. s. caucasica*. Хотя оба эти вида в зоне перекрывания четко отличаются друг от друга, первый из них по ряду показателей явно уклоняется в сторону *L. caucasica*, что выражается прежде всего в падении абсолютного значения признаков 4, 5, 6 и 11. Наконец, популяция из окр. Красной Поляны, так же как ящерицы с низовой р. Бзыби, по ряду признаков склоняющаяся в сторону *L. s. darevskii* (крупная величина самцов, относительно более длинная голова и некоторые особенности окраски), должны рассматриваться как формы, переходные между *L. s. darevskii* и *L. s. brauneri*, хотя в целом они гораздо более тяготеют к последней.

Сравнительные замечания. Подвид был описан Мегели (Méhely, 1909) главным образом по серии экземпляров из Красной Поляны в Краснодарском крае, окрестности которой и следует считать типовой территорией. Позднее Ланц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936) на основании обработки собранного ими обширного оригинального материала включили в ареал *L. s. brauneri* уже всю Абхазию, отнеся также к этому подвиду ряд экземпляров с Черноморского побережья Кавказа, рассматриваемых ранее Мегели как *L. saxicola* f. *typica*.

Исследованный материал. Абхазия: ЗИН, № 12712 (1), долина р. Хосты; № 15605 (6), окр. Сухуми; № 15922 (9), Цебельда; № 17066 (8), Ясочка близ Сухуми; № 17119 (1), Ткварчели; № 17464 (3), у слияния рек Кодора и Амткела; № 17913 (17), Гагры; № 17914 (20), мыс Пицунда; № 17915 (27), низовья Бзыби; № 17962 (1), хр. Ахук-Дара у оз. Мзи; ЗММГУ, № 2477 (10), окр. Псху; № 2488 (5), Гагры; № 2507 (1), Мацеста. Грузия: ЗИН, № 17807 (38), ущелье р. Ингури у впадения р. Накры; № 17879 (12), ущелье р. Мульхры выше сел. Жабежи; ГМГ (3), курорт Лебарде, Гегечкорский р-н. Краснодарский край: ЗИН, № 17439 (27), Красная Поляна; № 17964 (1), Бабук-Аул; ЗММГУ, № 1943 (19), Чернореченская, Кавказский заповедник; № 3153 (1), Гузерипль; № 17973 (7), р. Кипша, Кавказский заповедник. Карачаево-Черкесская АО: ЗИН, № 16304 (4), Теберда, верховья р. Азгека.

Lacerta saxicola bithynica Méhely, 1909

(Рис. 14; фот. 10)

L. depressa var. *rudis*, W e r n e r, 1902 : 1086, tab. III, fig. 9, 10. — *muralis* var. *chalybdea*, B o u l e n g e r (part.), 1904 : 337, 338; 1913 : 187, tab. XXII, fig. 1; 1920 : 278. — *saxicola bithynica* M é h e l y, 1909 : 537, tab. XXI, fig. 7; L a n t z e t C y r e n

rép, 1936 : 165; Терентьев и Чернов, 1940 : 98; Bodenheimer, 1944 : 25. — *saxicola chalybdea*, Никольский, 1915 : 337.

Г о л о т и п. Не выделен. Описана Мегели (Méhely, 1909) по экземплярам с горы Улудаг (Битинский Олимп) и окр. Амасьи в северо-западной и северной частях Малой Азии.

О п и с а н и е. Ширина лобносового больше или равна его длине. Межчелюстной отделен от лобносового или, реже, касается его в одной точке. Шов между лобносовым и задненосовым не короче или лишь немногим короче шва между передним и задним носовыми. Швы между предлобными и лобными прямые или слабо вогнуты внутрь лобного. Между верхнересничными и надглазничными расположен чаще прерванный, нежели полный ряд из 3—11 зернышек. Верхний заглазничный в большинстве случаев касается теменного. Первый верхневисочный длинный или умеренно длинный, несколько сужающийся или тупо обрезанный сзади; расположенные позади него 2—4 задневисочных слабо выражены и часто не отличаются по величине от других мелких щитков височной области. Центральновисочный большой или средней величины, в контакте с первым верхневисочным или отделен от него 1—2 рядами мелких щитков. Между большим барабанным и центральновисочным в наиболее узком месте расположено 1—3 мелких щитка. По средней линии горла располагается 23—29 чешуй. Чешуя туловища гладкая, слабо выпуклая, несколько увеличивающаяся к бокам. Вокруг середины тела в одном ряду 45—55 чешуй. Каждый крайний брюшной щиток соприкасается по бокам тела с двумя, редко тремя туловищными чешуйками, задняя из которых обычно значительно увеличена; в отдельных случаях, увеличиваясь в размерах, эти чешуйки образуют с каждой стороны тела по узкому дополнительному ряду брюшных чешуй. У самок щитки нижней стороны тела располагаются в 24—29 поперечных рядов. Впереди большого анального обычно симметрично расположено 2—3 увеличенных преанальных; реже крупные преанальные не выражены. Бедренных пор 16—18. Чешуя, покрывающая голени сверху, со слабо выраженными ребрышками, не превышающая спинную по величине. На нижней стороне бедер между рядами пор и наружным рядом увеличенных чешуй расположено 4—5 продольных рядов мелких щитков. Чешуя передней трети хвоста сверху с умеренно, на боках с сильно развитыми ребрышками. Длина туловища с головой 59—72 мм, отношение ее к длине целого, нерегенерированного хвоста составляет 0.59—0.64 (табл. 4). Окраска верхней стороны тела коричневато-оливковая, коричневато-бурая, желто-бурая или желтовато-коричневая, несколько более темная по хребту. Центральная затылоч-

Таблица 4

Изменчивость *Lacerta saxicola bithynica*
(гора Улудаг, вил. Бурса)

Коллекционный номер	Пол	Признаки								
		1	2	3	4	5	6	10	11	13
ЕИМГ, № 2858	♂	66	—	—	49	27	17/18	2	3/3	2/3
ЕИМГ, № 2491	♂	64	98	0.65	48	27	17/18	—	2/2	2/2
ЕИМГ, № 2492	♂	64	—	—	48	25	15/16	2	2/2	2/2
ЕИМГ, № 2493	♂	72	113	0.62	52	28	16/17	2	2/2	2/2
ЕИМГ, без номера	♂	66	—	—	52	26	17/17	2	3/2	2/2
ЕИМГ, » »	♂	65	—	—	51	24	18/18	2	2/2	3/3
ЕИМГ, » »	♂	59	2	2	49	26	16.18	2	2/2	2/2
ЗИН, № 17128	♂	69	—	—	52	25	17/17	2	2/2	3/4

ная полоса образована крупными, обычно не касающимися друг друга, сосредоточенными вдоль хребта темными пятнами. Височные полосы слагаются из ряда в той или иной мере выраженных темных кружков со

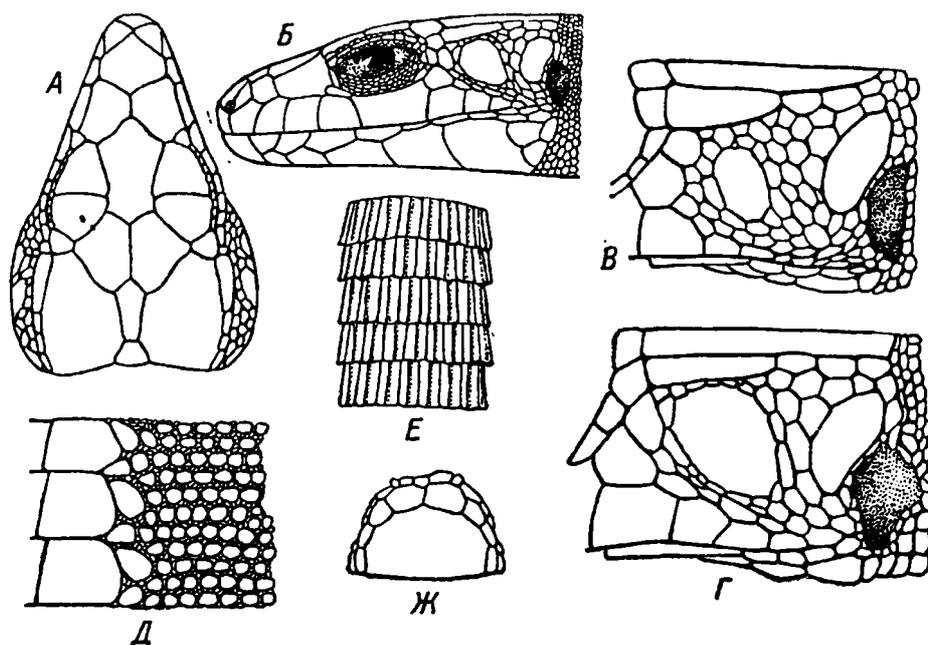


Рис. 14. Основные признаки фolidоза *L. s. bithynica*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж — анальная область (Улудаг).

светлыми (голубыми в области груди) центрами. По изрезанному верхнему краю височных полос проходят в той или иной мере выраженные светлые ресничные линии, разбивающиеся в задней половине тела на

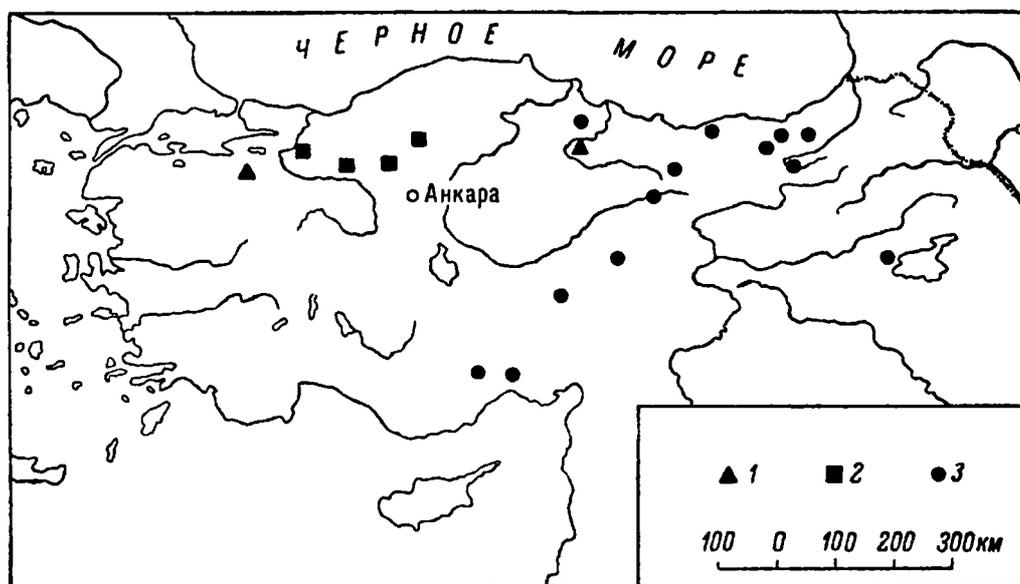


Рис. 15. Основные местонахождения в Малой Азии.

1 — *L. s. bithynica*; 2 — *L. s. tristis*; 3 — *L. s. lantziyreni*.

отдельные пятна. Слабо заметные светлые, окантованные темным пятна располагаются иногда ниже височных полос у границы с брюхом. Нижняя сторона тела при жизни желтая или беловатая, на крайних брюшных щитках располагаются голубые пятна.

Географическое распространение. Границы ареала неясны. Помимо типовой территории (гора Улудаг), приводится Мегели (Méhely, 1909) из окр. Амасьи на севере Малой Азии (рис. 15, 1).

Сравнительные замечания. Буланже (Boulenger, 1913, 1920) относил описанные Мегели (Méhely, 1909) подвиды *L. s. bithynica* и *L. s. armeniaca* к выделенному им варианту *L. muralis* var. *chalybdea*. Несостоятельность такой точки зрения была показана позднее Лантцем и Циреном (Lantz et Cyrén, 1936), которые рассматривали *L. s. bithynica* в качестве четкой переходной формы между *armeniaca* и *mehelyi*. Интересно, что среди 18 просмотренных этими авторами экземпляров оказалось всего 2 самца, что позволяет предполагать существование у *L. s. bithynica* партеногенетического способа размножения.

Исследованный материал. Турция (северо-западная): ЗИН, № 17128 (1), гора Улудаг, вил. Бурса; ЕИМГ, №№ 2491, 2492, 2858 (3), Битинский Олимп (Улудаг), вил. Бурса; ЗМФ, № 30230 (1), Бурса.

Lacerta saxicola darevskii Szczerbak, 1962

(Рис. 16; фот. 2)

L. saxicola f. *typica* Méhél y (part.) 1909 : 498; Никольский, 1915 : 367. — *saxicola darevskii* Szczerbak, 1962a : 1380, рис. 5, 6.

Описание. Ширина лобносового больше или равна его длине. Межчелюстной не касается лобносового или, реже, соединяется с ним точечным швом. Шов между лобносовым и задне носовым обычно длиннее шва между передним и задним носовым, или, реже, длина их равна. Швы между лобным и предлобными у 80% половозрелых особей в той или иной мере вогнуты внутрь лобного; данный признак, видимо, приобретает с возрастом, поскольку у молодых и неполовозрелых особей форма швов прямая. Примерно у 10% особей между обоими предлобными расположен небольшой дополнительный щиток. Верхнересничные отделены от надглазничных полным или резко прерванным рядом из 8—16 зернышек. Верхний заглазничный в большинстве случаев не касается теменного. Первый верхневисочный длинный и тупо обрезан сзади; расположенные за ним 2—5 крупных задневисочных более или менее равны по величине. Центральновисочный маленький, средней величины или не выражен вовсе; от первого верхневисочного от отделен 1—4, а от небольшого барабанного — 2—5 рядами мелких щитков. По средней линии горла 23—38 чешуй. Чешуя туловища гладкая, выпуклая; вокруг середины тела в поперечном ряду 50—70 чешуй. Брюшные щитки у самцов и самок соприкасаются по бокам тела с 3—4 туловищными чешуями, задняя из которых обычно заметно увеличена. Щитки нижней стороны тела располагаются в 20—24 поперечных ряда у самцов и 24—26 рядов у самок. Большой анальный окружен спереди 6—11 более или менее равными по величине небольшими щитками, два средних из которых иногда увеличены. Бедренных пор 14—25. На нижней стороне бедер между порами и наружным рядом увеличенных чешуй расположено 4—6 продольных ряда мелких щитков. Чешуя на верхней стороне голени примерно равна по величине туловищной, с хорошо выраженными ребрышками. Вокруг голени в одном ряду 16—18 чешуй. Хвостовая чешуя в верхней трети с хорошо развитыми продольными киями, тупо обрезанная или выступающая слабым углом назад. Длина туловища с головой 64—83 мм у самцов и 60—79 мм у самок; отношение ее к длине невосстановленного хвоста соответственно составляет 0.46—0.59 у первых и 0.54—0.58 у вторых.

Основной фон верхней стороны тела, включая верх головы, у взрослых самцов и самок темно-зеленый, желтовато-зеленый, зеленый как илющ,

травянисто-зеленый или средний между темно-оливковым и зеленовато-желтым. Четко выраженная затылочная полоса слагается из занимающих всю ширину спины вытянутых поперек черных или бурых пятен, нередко сгруппированных по сторонам хребта в два параллельных ряда; у некоторых особей затылочные полосы слабо выражены. Широкие височные полосы образованы 2—3 рядами слившихся друг с другом или в той или иной мере расчлененных черных или бурых колец с беловатыми или голубыми центрами. Сверху и снизу они обычно ограничены светлыми ресничными и нижнечелюстными полосками, расчлененными иногда

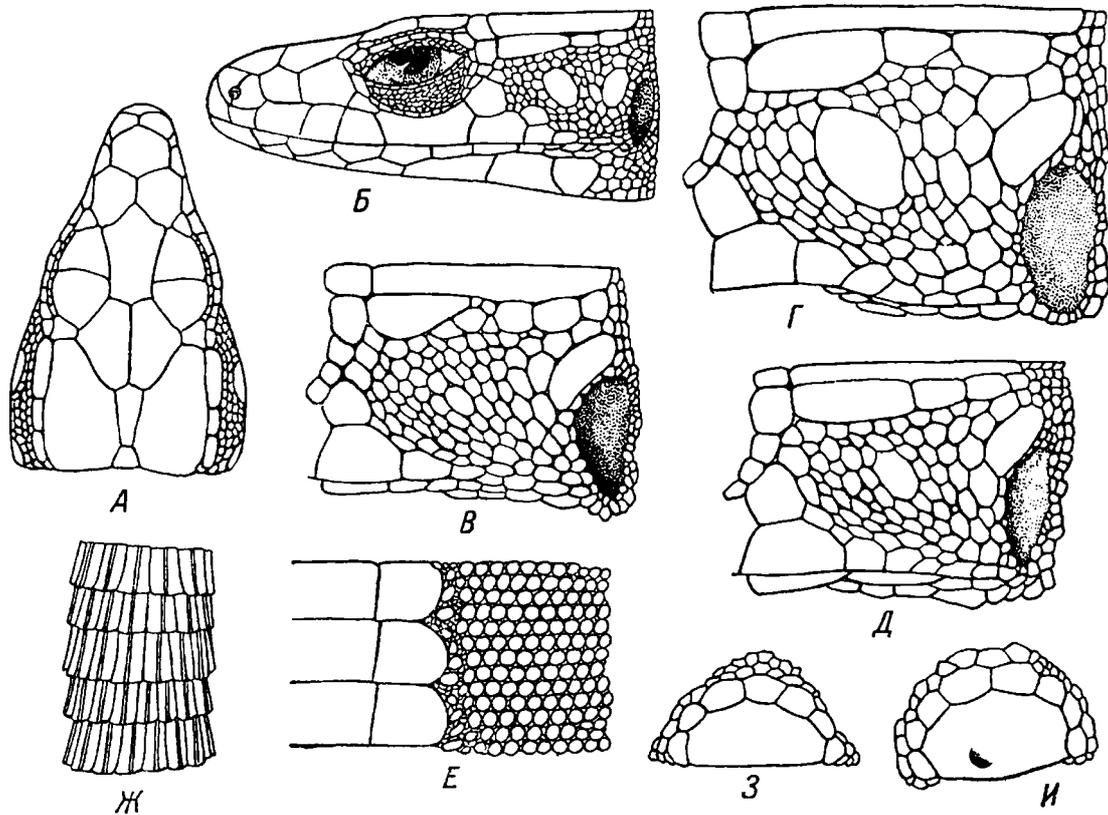


Рис. 16. Основные признаки фolidоза *L. s. darevskii*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В—Д — височная область; Е — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха, самец; Ж — верхняя сторона передней трети хвоста; З, И — анальная область. (Окр. Адлера).

на отдельные пятна. Брюхо самцов весной желтое, яично-желтое, лимонно-желтое, оливково-желтое, светлос оливково-желтого или желтовато-зеленое; у самок — желтоватое, мышино-серое или зеленоватое. На крайних брюшных щитках располагаются крупные голубые пятна.

Географическое распространение. Широко распространена на западном Кавказе, главным образом в пределах Краснодарского края на северных, западных и юго-западных склонах черноморской цепи Большого хребта, от долины р. Пшады на западе до нижнего течения р. Бзыби и верхнего течения р. Кубани на юго-востоке и северо-востоке. Северная граница распространения охватывает склоны Большого хребта примерно на широте среднего течения многочисленных левых притоков Кубани, где наиболее северные местонахождения известны из окр. курорта Горячий Ключ на р. Псекупсе и окр. Майкопа. По ущельям рек Белой, Большой и Малой Лабы, Уруштена, Курджипса, Пшехи, Пшиши и других поднимается местами почти до водораздела, однако на южные склоны хребта в северную Абхазию не переходит. Южная граница ареала с запада на восток проходит по черноморским склонам Большого хребта, постепенно снижаясь к морю, а от Туапсе по побережью

Таблица 5

Географическая изменчивость *Lasera saxicola dagevskii*

Признаки	Михайловский Перевал (Краснодарский край), N = 18 (8 ♂♂, 10 ♀♀)		Окрестности Туапсе (Шербак, 1962), N = 20 (11 ♂♂, 9 ♀♀)		Окрестности Майкопа (Шербак, 1962), N = 44 (18 ♂♂, 26 ♀♀)	
	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$
1 ♂♂	66—73	70.25 ± 0.82	мах 83.0	—	мах 75.2	—
1 ♀♀	60—71	64.5 ± 1.12	мах 78.5	—	мах 69.7	—
2 ♂♂	121—148	137.14 ± 2.7	мах 179.0	—	мах 142.0	—
2 ♀♀	108—113	110.5 ± 2.5	мах 122.2	—	мах 121.0	—
3 ♂♂	0.49—0.59	0.51 ± 0.01	} 0.44—0.58	—	0.44—0.58	—
3 ♀♀	0.58—0.58	0.58 ± 0.00		—	—	—
4	55—61	57.44 ± 0.41	50—66	58.0 ± 0.98	55—70	61.2 ± 0.5
5	23—30	27.39 ± 0.37	26—35	31.8 ± 0.5	27—38	32.6 ± 0.3
6	17—21	19.39 ± 0.24	16—24	20.2 ± 0.4	17—25	20.3 ± 0.2
7	10—13	11.17 ± 0.23	8—16	11.7 ± 0.5	9—15	11.8 ± 0.5
9 ♂♂	22—24	23.38 ± 0.26	—	—	—	—
9 ♀♀	24—25	24.7 ± 0.15	—	—	—	—
10	2—3	2.67 ± 0.11	1—2	—	1—2	—
11	3—5	3.83 ± 0.14	2—5	3.4 ± 0.2	2—5	3.2 ± 0.09
11a	—	—	4, 8	—	12.0	—
12	2—3	2.39 ± 0.11	2—5	3.1 ± 0.2	2—5	3.1 ± 0.10
13 ♂♂	3—4	3.6 ± 0.08	} 3—3	3.0 ± 0.00	3—3	3.0 ± 0.00
13 ♀♀	3—3	3.0 ± 0.00				
14	16—17	16.44 ± 0.17	—	—	—	—
15	5—6	5.27 ± 0.10	—	—	—	—

Таблица Б (продолжение)

Признаки	Окрестности Адлера, N = 16 (10 ♂♂, 6 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 98 (47 ♂♂, 51 ♀♀)	
	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$
1 ♂♂	64—75	69.60 ± 0.10	64—83	69.89 ± 0.29
1 ♀♀	60—66	62.83 ± 0.83	60—78.5	63.87 ± 0.39
2 ♂♂	130—155	141.5 ± 2.60	121—179	139.56 ± 0.79
2 ♀♀	104—118	113.0 ± 3.18	104—122.2	111.44 ± 0.49
3 ♂♂	0.46—0.53	0.49 ± 0.01	0.46—0.59	0.50 ± 0.003
3 ♀♀	0.54—0.58	0.56 ± 0.008	0.54—0.58	0.57 ± 0.001
4	54—59	56.69 ± 0.27	50—70	59.12 ± 0.36
5	24—30	28.00 ± 0.45	23—38	30.73 ± 0.28
6	14—21	19.41 ± 0.39	14—25	11.97 ± 0.14
7	10—13	11.44 ± 0.25	8—16	11.60 ± 0.25
9 ♂♂	20—24	22.30 ± 0.36	20—24	22.78 ± 0.11
9 ♀♀	24—26	25.0 ± 0.25	24—26	24.81 ± 0.05
10	2—3	2.43 ± 0.12	1—3	2.56 ± 0.04
11	2—4	3.1 ± 0.15	2—5	3.34 ± 0.07
11a	37.5	—	—	—
12	2—4	2.39 ± 0.44	2—5	2.85 ± 0.10
13 ♂♂	3—4	3.35 ± 0.15	3—4	3.22 ± 0.04
13 ♀♀	3—3	3.0 ± 0.00	3—3	3.00 ± 0.00
14	16—18	16.56 ± 0.53	16—18	16.50 ± 0.05
15	4—6	4.93 ± 0.16	4—6	5.11 ± 0.05

продолжается до ущелья нижнего течения р. Бзыби (рис. 10, 3). На востоке, в долине Кубани, ареал перекрывается с областью распространения типичной формы, а на южных склонах Большого хребта — с ареалом *L. s. brauneri*. В верховьях крупных притоков Кубани *L. s. darevskii* обитает местами совместно с *L. caucasica alpina*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из двух популяций, расположенных в ущелье р. Мзымты в районе Адлера и в окр. сел. Михайловского Перевала в западной оконечности Главного хребта, на расстоянии 175 км друг от друга. Кроме того, частично использовались данные Н. Н. Щербака (1962а), проанализировавшего выборки из окр. Туапсе и Майкопа, разделенные расстоянием 96 км (табл. 5).

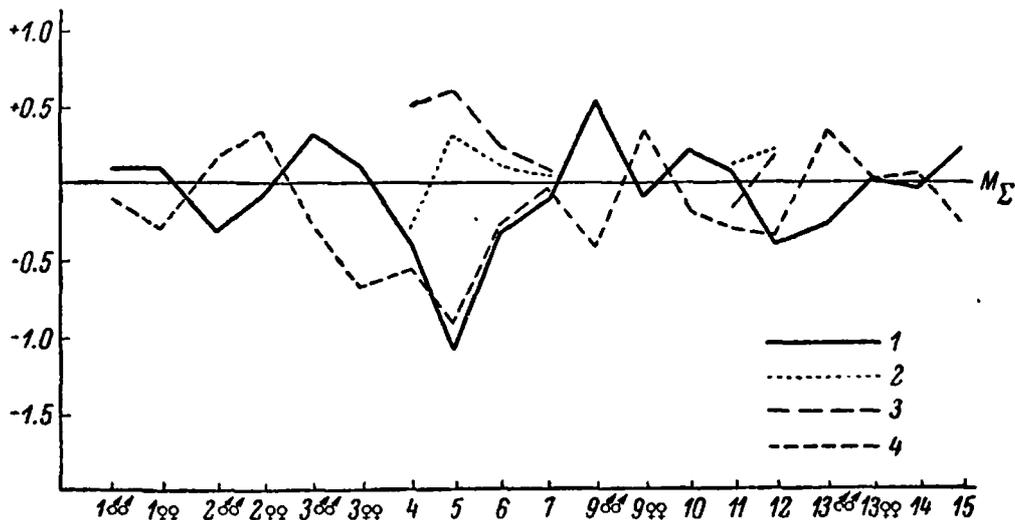


Рис. 17. Сводный профиль изменчивости *L. s. darevskii*.

1 — Михайловский Перевал; 2 — Туапсе; 3 — Майкоп; 4 — Адлер.

Как видно на рис. 17, выборки из Адлера и Михайловского Перевала по всем показателям лишь несущественно отличаются друг от друга, тогда как майкопская и отчасти туапсинская популяции обнаруживают явные отклонения в сторону увеличения числа чешуй вокруг середины тела и по средней линии горла, а также количества бедренных пор. Таким образом, в целом имеются основания говорить о клинальном нарастании этих признаков с юга на север.

Сравнительные замечания. Подвидовая самостоятельность рассматриваемой формы была установлена Н. Н. Щербаком (1962а), показавшим четкие ее отличия от ящериц из Крыма и окр. Кисловодска. По всей видимости, именно к этому подвиду относятся особи с Северного Кавказа (ущелье р. Белой, окр. Навагинской, Псебая, Майкопа и Туапсе), описанные Мегели (Méhely, 1909) как *L. saxicola* f. *typica*, а также часть особей из Кавказского заповедника, определенных Бартеневым и Резниковой (1935) как *L. s. brauneri* и *L. s. saxicola*.

Исследованный материал. Краснодарский край: ЗИН, № 14414 (1), Туапсе; № 17424 (20), ущелье р. Мзымты, 16 км выше Адлера; № 17876 (4), Сочи; № 17954 (10), Кавказский заповедник, р. Киша; № 17955 (2), Кавказский заповедник, Хамышки; № 17958 (14), Михайловский Перевал; № 17960 (3), Горячий Ключ; № 17967 (1), Солох-Аул, № 17972 (2), р. Киша, Кавказский заповедник. Карачаево-Черкесская АО: ЗИН, № 17975 (3), Теберда, р. Гоначхир.

Lacerta saxicola daghestanica nom. n.

(Рис. 18; фот. 13)

L. saxicola gracilis Méhely, 1909 : 555; Никольский, 1913 : 80. — *muralis* var. *caucasica*, Boulenger (part.), 1913 : 198. — *saxicola caucasica*, Никольский (part.), 1915 : 380; Lantz et Sugén (part.), 1936 : 165; Терентьев и Чернов, 1949 : 188.

Г о л о т и п. Не выделен. Описана Мегели (Méhely, 1909) по экземпляру из Дагестана и Северного Кавказа.

О п и с а н и е. Ширина лобносового щитка превышает его длину. Межчелюстной отделен от лобносового. Шов между лобносовым и задненосовым щитками короче или равен шву между передним и задним носовыми; в ряде случаев лобносовой вообще отделен от задненосового или между ними располагается маленький дополнительный щиток. Швы между предлобными и лобным прямые. Между верхнересничными и надглазничными щитками, разделяя их, расположен полный или, очень редко, частично прерванный ряд из 2—12 зернышек. Верхний заглазничный примерно в 40% случаев касается теменного. Первый верхневисочный

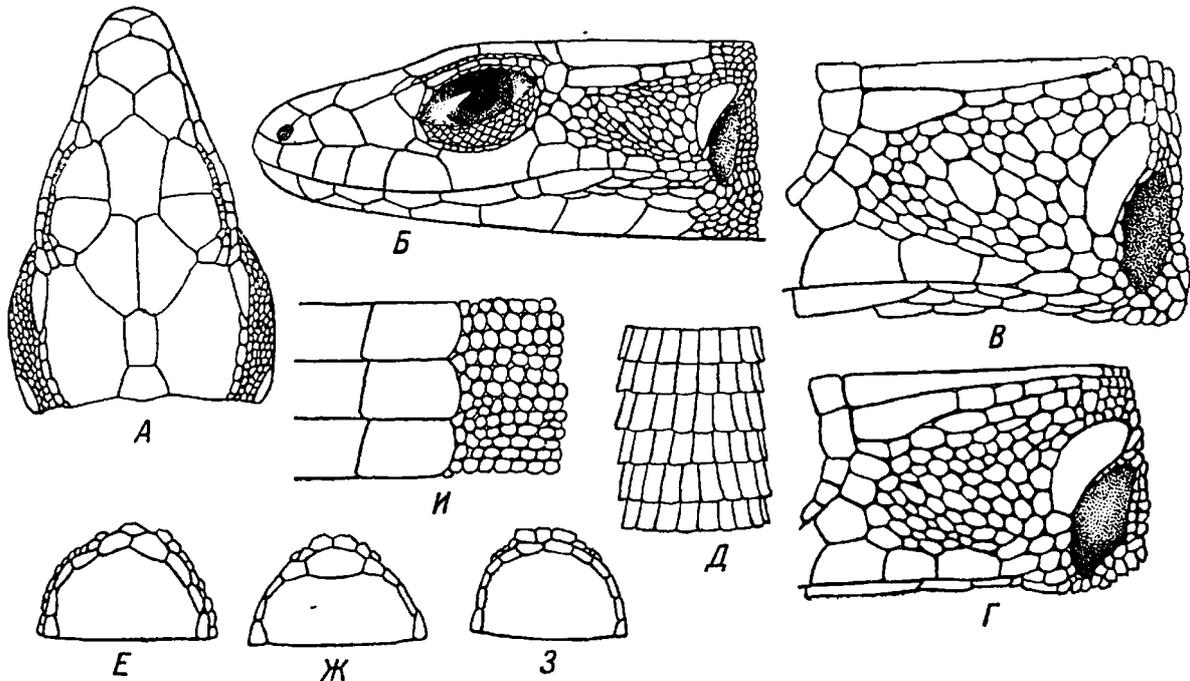


Рис. 18. Основные признаки фolidоза *L. s. daghestanica*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В—Г — височная область; Д — верхняя сторона передней трети хвоста; Е—З — анальная область; И — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками самки. (В, Д — ущелье р. Большой Днахви, остальные — Дагестан).

короткий или средней величины, несколько сужающийся и тупо обрезанный сзади. Позади него по краю теменных расположено 2—5 слабо выраженных задневисочных, обычно мало отличающихся по величине от остальных мелких щитков височной области. Центральновисочный маленький или очень часто не выражен вовсе; от маленького барабанного в наиболее узком месте он отделен 2—5, а от первого верхневисочного 1—2 мелкими щитками. По средней линии горла до воротника 16—25 чешуй. Чешуя туловища гладкая, слабо выпуклая, не увеличивающаяся к бокам; вокруг середины тела в поперечном ряду 43—54 чешуйки. Брюшные щитки по краям тела соприкасаются с 2—3 туловищными чешуйками у самцов и с 2, реже 3 у самок; соответственно у тех и других брюшные и грудные щитки располагаются в 23—26 и 24—28 поперечных рядов. Впереди большого анального полукругом располагаются 5—9 примерно равных по величине преанальных, или два средние из них заметно крупнее остальных. Бедренных пор 13—18. На нижней стороне бедер между порами и наружным рядом увеличенных чешуй располагается 3—5 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя на верхней стороне голвей со слабо развитыми коническими бугорками или нерезкими ребрышками, обычно несколько мельче туловищной по величине. Вокруг середины

голени в одном ряду 14—19 чешуй. Чешуя хвоста в его передней трети сверху совершенно гладкая или с очень слабо выраженными продольными ребрышками, обычно более резко развитыми на боках; задние края хвостовых чешуй тупо обрезаны, несколько закруглены или вытянуты заметным углом назад. Длина туловища с головой 42—54 мм у самцов и 41—58 мм у самок; отношение ее к длине невосстановленного хвоста составляет 0.47—0.63 мм у первых и 0.51—0.64 у вторых.

Окраска верхней стороны тела самцов и самок коричневато-серая, желто-бурая, мышино-серая, темно-пепельная, темно-песочная, темно-ореховая, бледно-зеленовато-желтая или слабо-зеленоватая, обычно заметно более темная по хребту. У живых ящериц при наличии зеленоватых тонов окраска верхней стороны тела в зависимости от направления падающего света выглядит то коричневатой, то зеленовато-серой, чего не наблюдается обычно у других рассматриваемых здесь форм скальных ящериц. Характер центральной височной полосы очень различен. В большинстве случаев она образована в той или иной мере выраженными, иногда размытыми мелкими темными пятнами, сосредоточенными вдоль хребта и не занимающими всей ширины спины; реже, соединяясь друг с другом, они образуют сплошь покрывающий спину сетчатый узор или собраны в два параллельных ряда по сторонам хребта. В некоторых популяциях большая часть особей лишена затылочной полосы вовсе или она представлена лишь отдельными мелкими крапинками. Весьма изменчив и характер височных полос, которые в одних случаях образованы сближенными рядами темных кружков с беловатыми (не голубыми) центрами, в других же лишены светлых просветов вовсе и выглядят в виде одноцветных темных лент, ограниченных обычно по верхнему краю светлыми ресничными линиями. Нижняя сторона беловатая, реже желтовато-белая. Характерные для других форм скальных ящериц голубые и синие пятна на внешних рядах брюшных щитков отсутствуют или едва выражены.

Географическое распространение. Распространена главным образом в пределах горного Дагестана, южной Чечено-Ингушетии и юго-востока северной Осетии от низовий Дарьяльского ущелья на западе до крайних северо-восточных предгорий Гимринского хребта на востоке. Северная граница ареала проходит в предгорьях Скалистого хребта в верхнем течении многочисленных правых притоков р. Сунджи в Чечено-Ингушетии и далее по крайним северо-восточным предгорьям передовых хребтов Дагестана достигает окр. Махач-Калы на востоке. Широко распространена во внутреннем Дагестане, где на юге граница ареала проходит в верховьях Андийского и Кизикумукского Койсу и в правобережной долине р. Самура. По ущельям рек Шаро-Аргуна и Аварского Койсу достигает горной Тушетии в северо-восточной Грузии. Небольшие изолированные популяции известны на северных склонах Большого хребта в ущелье р. Большой Лиахви выше курорта Джава в южной Осетии, а также из субальпийской зоны Варташенского и Нухинского районов в Азербайджане (рис. 48, 1).

В ряде пунктов на склонах Большого Кавказского хребта встречается совместно с *L. s. caucasica*, а в горной Чечено-Ингушетии обитает вместе с *L. r. rudis*.

Указание Шелковникова (1910) о нахождении этой формы «в полынной степи Боз у подножия хребта Боз-Даг» в северо-западном Азербайджане сомнительно.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из трех разобщенных популяций с северного и южного склонов Главного Кавказского хребта (табл. 6). Две первые из них расположены на расстоянии 80 км друг от друга во внутреннем Дагестане, третья же находится примерно в 250 км к юго-западу в южной Осетии.

Географическая изменчивость *Lacerta saxicola daghestanica*

Признаки	Окрестности сел. Манас-Аул (восточный Дагестан), N = 30 (9 ♂♂, 21 ♀♀)		Окрестности сел. Шалиб (Дагестан), N = 13 (11 ♂♂, 2 ♀♀)		Ущелье р. Большой Лиахви выше кур. Джава (южная Осетия), N = 25 (10 ♂♂, 15 ♀♀)		В целом для подвидов, N = 68 (30 ♂♂, 38 ♀♀)		
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	σ
1 ♂♂	42—52	48.71 ± 1.30	43—54	49.27 ± 1.10	46—54	49.60 ± 1.00	42—54	49.21 ± 0.63	3.45
1 ♀♀	41—53	48.65 ± 0.70	50—58	54.00 ± 4.00	42—53	47.33 ± 0.99	41—58	48.41 ± 0.62	3.88
2 ♂♂	83—93	88.68 ± 1.54	80—100	90.00 ± 3.45	75—100	88.71 ± 3.24	75—100	89.17 ± 1.32	7.16
2 ♀♀	69—105	86.13 ± 2.34	85	—	68—98	82.50 ± 3.56	68—105	84.64 ± 1.55	9.58
3 ♂♂	0.51—0.57	0.55 ± 0.009	0.47—0.60	0.53 ± 0.021	0.49—0.63	0.56 ± 0.019	0.47—0.63	0.55 ± 0.007	0.043
3 ♀♀	0.51—0.64	0.56 ± 0.01	0.59	—	0.51—0.62	0.55 ± 0.015	0.51—0.64	0.56 ± 0.006	0.040
4	43—52	48.13 ± 0.34	43—54	46.54 ± 0.81	44—50	47.28 ± 0.32	43—54	47.51 ± 0.25	2.11
5	19—25	22.13 ± 0.24	16—23	19.31 ± 0.51	17—25	21.60 ± 0.34	16—25	21.40 ± 0.22	1.89
6	13—18	15.60 ± 0.20	14—18	15.77 ± 0.31	13—18	15.86 ± 0.21	13—18	15.73 ± 0.13	1.10
7	2—12	10.00 ± 0.36	10—15	11.73 ± 0.28	8—14	11.38 ± 0.24	2—15	10.84 ± 0.21	1.74
7a	10	—	0	—	0	—	—	—	—
9 ♂♂	23—25	23.71 ± 0.36	23—24	23.64 ± 0.15	24—26	25.30 ± 0.11	23—26	24.21 ± 0.18	1.00
9 ♀♀	24—28	26.55 ± 0.24	26—26	26.00 ± 0.00	24—27	26.53 ± 0.22	24—28	26.51 ± 0.15	0.964
10	2—4	2.23 ± 0.09	1—3	1.77 ± 0.17	1—3	1.88 ± 0.13	1—4	2.01 ± 0.087	0.663
11	2—5	3.40 ± 0.13	2—5	3.45 ± 0.20	2—5	3.67 ± 0.21	2—5	3.51 ± 0.10	0.86
11a	30	—	23	—	88	—	—	—	—
12	2—5	3.72 ± 0.11	2—5	3.58 ± 0.20	3—5	4.14 ± 0.13	2—5	3.85 ± 0.083	0.685
13 ♂♂	2—3	2.71 ± 0.18	2—3	2.95 ± 0.06	2—3	2.65 ± 0.15	2—3	2.78 ± 0.28	1.56
13 ♀♀	2—4	2.58 ± 0.13	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	2.87 ± 0.09	2—4	2.72 ± 0.30	1.86
14	14—19	16.20 ± 0.16	14—19	16.31 ± 0.38	15—18	16.40 ± 0.18	14—19	16.29 ± 1.21	9.98
15	3—5	4.20 ± 0.1	3—4	4.54 ± 0.18	3—5	4.00 ± 0.06	3—5	4.19 ± 0.3	2.48

Как видно на рис. 19, популяции из Манас-Аула в Дагестане и окр. курорта Джава в южной Осетии, несмотря на их географическую разобщенность, по основным показателям очень мало отличаются друг от друга; это касается как особенностей фоллидоза, так и размеров тела. Обе популяции заметно различаются лишь количеством особей с невыраженным центральновисочным щитком (признак 11а), а также хорошо видными на рис. 19 различиями в узоре и окраске тела. Учитывая, что в промежуточной популяции из окр. сел. Советского в Чечено-Ингушетии центральновисочный не выражен у 65 % особей, можно считать, что по данному признаку имеет место клинальная изменчивость в сторону нарастания с севера на юго-запад. Что же касается заметно уклоняющейся

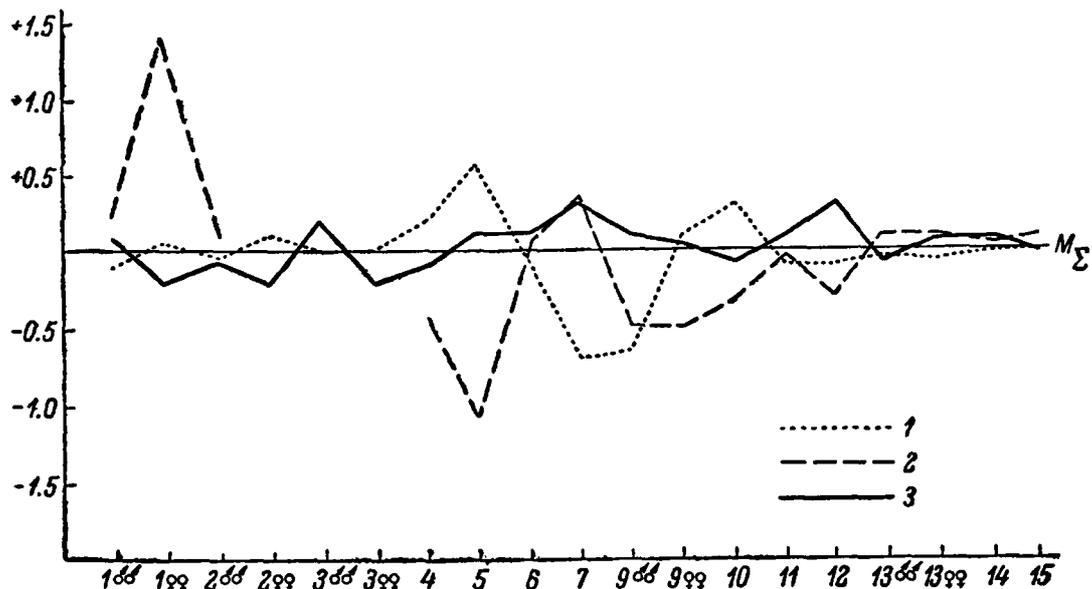


Рис. 19. Сводный профиль изменчивости *L. s. daghestanica*.

1 — Манас-Аул; 2 — Шалиб; 3 — ущелье р. Большой Лиахви.

популяции из окр. сел. Шалиба в горном Дагестане, то, судя по кривой, отображающей ее относительную изменчивость (рис. 19, 2), она является переходной между *L. s. daghestanica* и *L. s. caucasica*, между которыми здесь существует зона гибридизации.

Сравнительные замечания. Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936), так же как до этого Буланже (Boulenger, 1913) и Никольский (1915), полагали, что описанная Мегели по немногим экземплярам из Дагестана *L. s. gracilis* может рассматриваться лишь в качестве синонима *L. s. caucasica*. Собранный нами обширный свежий материал убедительно свидетельствует, однако, в пользу самостоятельности описанного Мегели подвида. Поскольку название *gracilis* является преокупированным, так как ранее уже использовалось Эйхвальдом применительно к виду *Eremias velox* Pallas (= *Lacerta gracilis* Eichwald, 1841), в качестве помен novum нами предлагается замещающее название *Lacerta saxicola daghestanica*.

Исследованный материал. Дагестан: ЗИН, № 17389 (26), Шалиб, Чародинский р-н; № 17731 (37), Манас-Аул, Буйнакский р-н; № 17956 (33), Урари, Кайтагский р-н; № 17969 (4), гора Тарки-Тау в окр. Махачкалы; ЗММГУ, № 2517 (1), Ахты. Чечено-Ингушетия: ЗИН, № 17877 (8), ущелье р. Аргуна выше сел. Советского. Северная Осетия: ЗИН, № 17784 (3), начало Дарьяльского ущелья у сел. Балта. Южная Осетия: ЗИН, № 17735 (33), ущелье Большой Лиахви, в 15 км выше курорта Джава. Грузия: ЗИН, № 17820 (14), Тушетия, Верхнее Омало. Азербайджан: ЗИН, № 15952 (2), ущелье р. Дуруджы, Нухинский р-н; № 17957 (2), Варташенский р-н, альпийские луга.

Lacerta saxicola defilippii Camerano, 1877

(Рис. 20; фот. 11)

L. muralis, Blanford, 1876 : 361. — *Podarcis defilippii* Camerano, 1877 : 90, tab. III, fig. 1—3. — *Lacerta muralis* var. *defilippii*, Boettger (part.), 1886 : 44; Boulenger (part.), 1904 : 337, 1913 : 195, tab. XXIII, fig. 2, 1920 : 288. — *muralis fusca* var. *persica* Bedriaga, 1886 : 199 (183). — *saxicola* var. *defilippii*, Méhely (part.), 1909 : 519; Никольский (part.), 1915 : 370. — *saxicola defilippii*, Морниц, 1929 : 31; Lantz et Cuyrén (part.), 1936 : 164; Торентьев и Чернов (part.), 1949 : 188; Forkart (part.), 1950 : 148; Богданов, 1962 : 108.

Голотип. Неизвестен. Описана Камерано (Camerano, 1877) по экземплярам с горы Демавенд в северном Иране.

Описание. Ширина лобносового заметно превышает его длину. Межчелюстной всегда отделен от лобносового. Шов между лобносовым

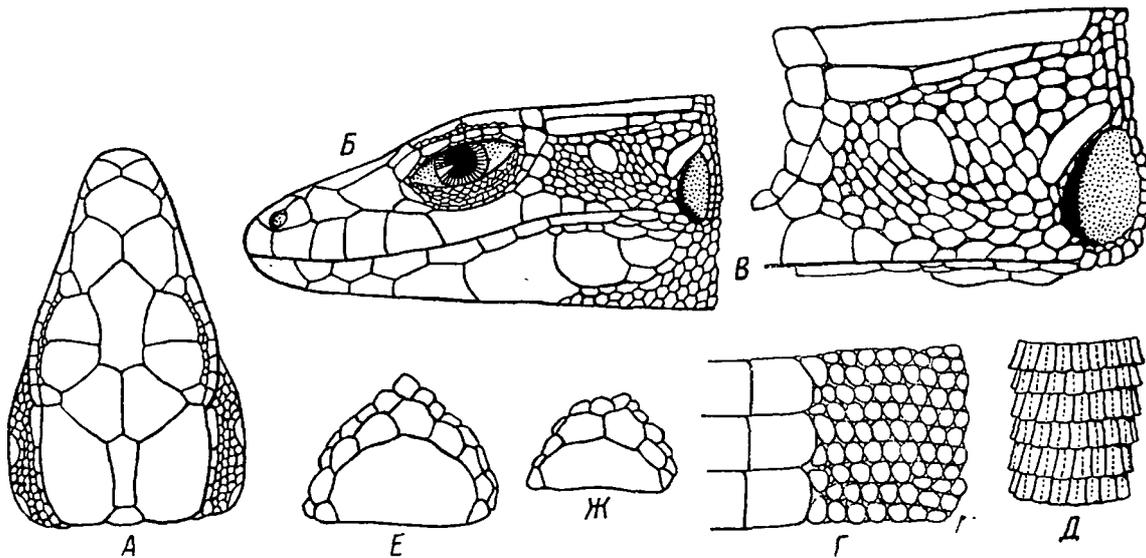


Рис. 20. Основные признаки фolidоза *L. s. defilippii*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В — височная область; Г — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха; Д — верхняя сторона передней трети хвоста; Е, Ж — анальная область. (Северные окр. Тегерана).

и задненосовым щитками длиннее или равен шву между передним и задним носовыми. Швы между предлобными и лобным прямыми. Верхнересничные отделены от надглазничных всегда полным, иногда сдвоенным рядом из 11—14 зернышек. Верхний заглазничный, как правило, не касается теменного. Первый верхневисочный умеренно длинный, тупо обрезанный сзади; позади него расположено 2—4 обычно хорошо выраженных задневисочных. Между небольшим центральновисочным и барабанным в наиболее узком месте расположено 3—4 мелких щитка; в ряде случаев центральновисочный не выражен вовсе. По средней линии горла до воротника 22—27 чешуек. Чешуя туловища гладкая, умеренно выпуклая; вокруг середины тела в одном ряду 43—60 чешуй. Брюшные щитки соприкасаются по бокам тела с 2—3 туловищными чешуйками, задняя из которых обычно в той или иной мере увеличена. Грудные и брюшные щитки расположены в 23—29 поперечных рядов. Впереди большого анального симметрично расположено обычно 2 увеличенных преанальных, или все преанальные более или менее равны по величине. Бедренных пор 14—20. На нижней стороне бедер между порами и наружным рядом крупных чешуй располагается 3—6 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя, покрывающая голень, сверху гладкая или со слабо выраженными ребрышками, не превышающая туловищную по величине. Вокруг сере-

дины голени в одном ряду 14—18 чешуй. Чешуя передней трети хвоста с хорошо развитыми продольными ребрышками; задние края чешуй обычно заметно приострены. Длина туловища с головой 50—57 мм у самцов и 50—58 мм у самок.

Окраска верхней стороны тела коричневая, оливково-серая, буроватая или, по наблюдениям Л. Морица (1929), зеленоватая. Затылочная полоса образована сосредоточенными обычно в средней части спины неправильной формы пятнами, образующими сетчатый узор.

Височные полосы слагаются из расположенных на более темном фоне продольных рядов темных кружков с четко выделяющимися беловатыми центрами. Вдоль верхнего края височных полос проходит обычно хорошо выраженный ряд беловатых ресничных глазков. Встречаются особи, рисунок тела которых едва выражен. По наблюдениям Бленфорда (Blanford, 1876), у живых ящериц нижняя сторона тела, включая грудь, горло, а иногда и нижнегубные щитки, обычно кирпично-красная, а на крайних брюшных щитках располагаются светло-голубые или голубовато-зеленые пятна.

Географическое распространение. Ареал подвида охватывает Эльбурский хребет в северном Иране до центрального Копет-Дага в пределах Туркмении на востоке.

В Иране, помимо типовой территории (гора Демавенд в центральной части Эльбурса), известна из ряда пунктов к северу от Тегерана (Forcart, 1950; Wettstein, 1951; Clark et al., 1966). Видимо, эта ящерица была добыта О. Герцем в долине Атрека на южных склонах Копет-Дага примерно в 40 км от русской границы (Boettger, 1888). В коллекции ЗИН АН СССР имеются также 4 молодых экземпляра, добытых Н. А. Зарудным в 1903 г. близ Астрабада. В пределах Туркмении впервые была достоверно обнаружена Л. Морицом (1929) в Фирюзинском ущелье близ Ашхабада и в 15 км южнее ст. Гяурс к западу от Ашхабада. Правильность сделанного Морицом определения подтвердил позднее С. А. Чернов (1934) (рис. 21).

Географическая изменчивость не изучена. Просмотр небольшого числа бывших в нашем распоряжении особей из северного Ирана свидетельствует о некотором нарастании абсолютного значения ряда признаков с востока на запад (табл. 7).

Сравнительные замечания. В понимании Мегели (Méhely, 1909) к *L. saxicola* var. *defilippii* относятся ящерицы как из северного Ирана, так и восточного и юго-восточного Закавказья. Такого же взгляда придерживались Буланже (Boulenger, 1913, 1920), Никольский (1915), Чернов (1939) и Даревский (1957). Однако уже Ланц и Цирен (Lantz et Csurén, 1936) обратили внимание на явные различия между ящерицами из Ирана и Закавказья, заключающиеся, в частности, в описанной Бленфордом (Blanford, 1876) красной расцветке нижней стороны тела эльбурских особей, чего никогда не наблюдается у «*defilippii*» из Закавказья. По нашим данным, иранские и закавказские ящерицы вполне различаются также некоторыми особенностями фоллидоза и окраской верхней стороны тела.

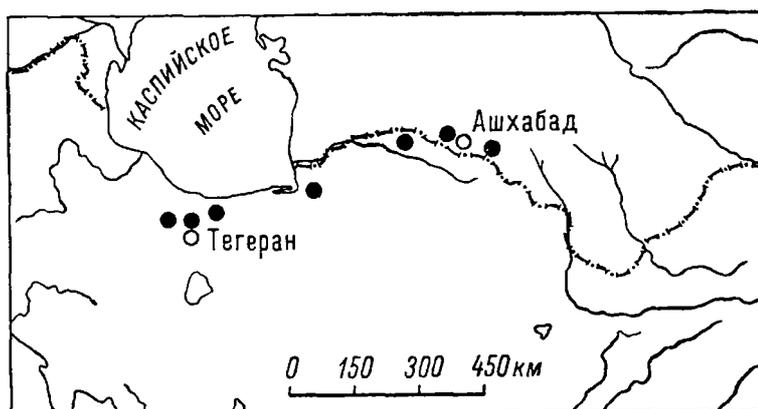


Рис. 21. Основные местонахождения *L. s. defilippii* в северном Иране и юго-западной Туркмении.

Изменчивость *Lacerta saxicola defilippii*

Коллекционный номер	Местонахождение	Пол	Признаки														
			1	2	3	4	5	6	7	9	10	11	11a	12	13	14	15
ЗИН, № 10191, 1	Горган, сев. Иран.	♂	35	—	—	60	24	18/19	12/14	25	2	4/3	—	3/2	2	16	4
ЗИН, № 10191, 2	Там же.	♀	29	—	—	60	26	17/19	12/13	27	2	4/4	—	3/3	3	18	4
ЗИН, № 10191, 3	» »	♂	29	—	—	53	24	20/20	12/13	23	2	4/4	—	3/4	3	17	4
ЗИН, № 10199	» »	♀	29	—	—	56	26	17/19	12/13	27	2	Не выражен.	—	3/3	3/2	17	5
ЕИМБ, № 14274	Долина Hafthos, пров. Тегеран, Иран.	♀	58	97	0.59	49	27	17/17	12/12	28	2	4/4	—	4/4	2/4	14	3
ЕИМБ, № 14275	Долина Posghaleh, пров. Тегеран, Иран.	♂	46	—	—	43	27	16/16	12/11	25	2	4/4	—	3/3	2/3	18	4
Буланже (Boulenger, 1913).	Эльбурс к северу от Тегерана.	♂	57	—	—	49	23	14/15	—	27	—	—	—	—	—	—	—
То же.	Там же.	♂	53	—	—	52	25	16/15	—	26	—	—	—	—	—	—	—
» »	» »	♂	53	—	—	45	23	16/17	—	26	—	—	—	—	—	—	—
» »	» »	♂	53	—	—	46	22	17/20	—	25	—	—	—	—	—	—	—
» »	» »	♀	52	—	—	52	23	17	—	28	—	—	—	—	—	—	—
» »	» »	♀	50	—	—	49	25	15	—	29	—	—	—	—	—	—	—
» »	» »	♀	45	—	—	51	24	16/18	—	26	—	—	—	—	—	—	—
» »	» »	♂	56	—	—	51	25	17	—	24	—	—	—	—	—	—	—
» »	» »	♂	52	—	—	48	25	17/16	—	26	—	—	—	—	—	—	—
» »	Иран (голотип var. persica).	♂	50	—	—	53	22	16/15	—	25	—	—	—	—	—	—	—

Просмотр нескольких экземпляров с северных склонов Эльбурсского хребта (ЕИМБ, №№ 10888, 10889), определенных Форкартом (Forcart, 1950) как *L. s. defilippii*, показал, что они относятся к виду *Lacerta chlorogaster*.

Исследованный материал. Иран (северный): ЗИН, №№ 10191 (3) и 10199 (1), Горган (Астрабад); ЕИМБ, № 14274 (1), долина Hâfthos к северу от Тегерана; № 14275 (1), долина Pasghalch к северу от Тегерана.

Lacerta saxicola lantzicyreni nom. n.

(Рис. 22; фот. 8)

L. saxicola mehelyi Lantz et Sугén, 1936: 165, 175; Терентьев и Чернов, 1940: 98; Bodenheimer, 1944: 24; Mertens, 1952: 52; Davvsky, 1965b: 385.

Лектотип. Гетеборгский естественноисторический музей (Швеция), № 2459 ♀, гора Эрджияс-Даг в юго-восточной Турции, 7 VI 1927, колл. О. Цирен.

Описание. Ширина межносого превышает или, реже, равна его длине. Межчелюстной отделен от лобносового. Шов между лобносовым и задненосовым не короче шва между передним и задним носовыми.

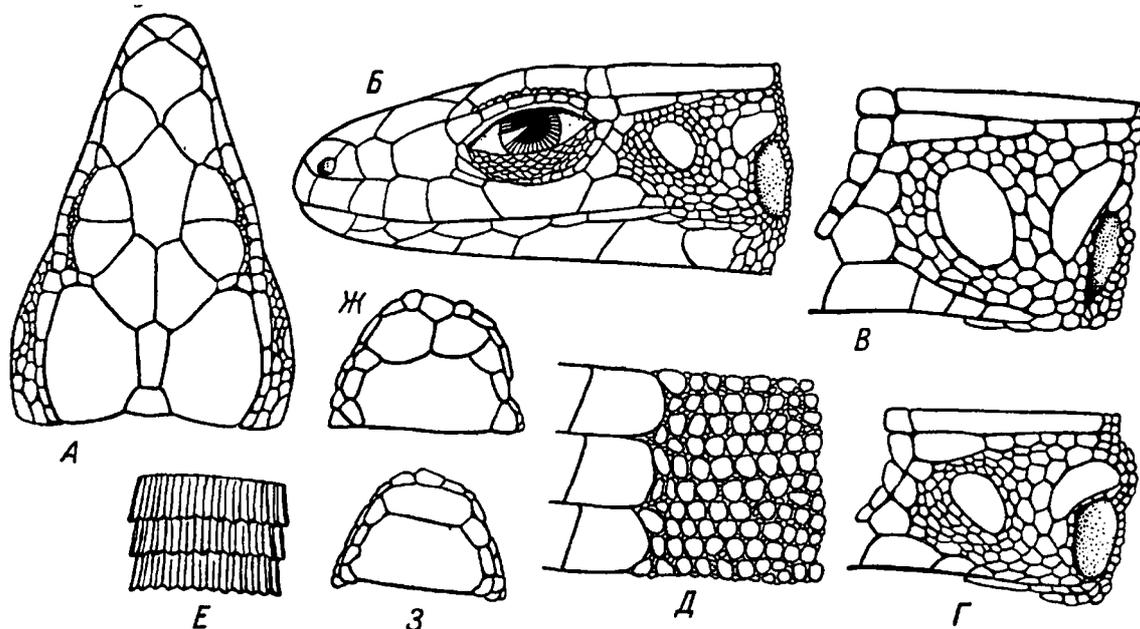


Рис. 22. Основные признаки фolidоза *L. s. lantzicyreni*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж, З — анальная область. (Г, З — Эрджияс-Даг, остальные — Байбурт).

Шов между предлобными и лобным прямой или несколько вогнутый внутрь лобного. Между верхнересничными и надглазничными расположен разделяющий их полный, крайне редко прерванный ряд из 7—13 зернышек. Верхний заглазничный в большинстве случаев касается теменного. Первый верхневисочный умеренно длинный, несколько приостренный или тупо обрезанный сзади. Задневисочные в числе 3—5 слабо выражены и обычно не отличаются по величине от остальных. Центральновисочный большой, иногда разделенный на два, от верхневисочного он отделен 1—2, а от большого барабанного 1—4 поперечными рядами мелких щитков. По средней линии горла до воротника располагается 21—35 чешуй. Воротник прямой или очень слабо зазубрен. Чешуя туловища гладкая, умеренно выпуклая, однородная или несколько увеличенная на границе с брюхом. Вокруг

середины тела в одном ряду 41—59 чешуй. Крайние брюшные щитки соприкасаются с 2—3 туловищными чешуйками у самцов и чаще с 2, чем с 3, у самок. Соответственно у тех и других брюшные щитки располагаются в 24—26 и 24—27 поперечных рядов. Анальный большой, впереди него правильно расположены один, реже два увеличенных преанальных. Или же все преанальные мелкие и более или менее равны по величине. Бедренных пор 16—23. Чешуя, покрывающая голень, сверху слабо или умеренно килеватая, не превышающая или мало превышающая туловищную по величине. Чешуя передней трети хвоста сверху с умеренно, по бокам с сильно выраженными ребрышками. Длина туловища о головой 67—76 мм у самцов и 65—75 мм у самок.

Окраска верхней стороны тела широко варьирует в пределах коричневых, буроватых, рыжеватых и зеленых тонов. Затылочная полоса складывается из занимающих всю ширину спины или сосредоточенных вдоль хребта крупных черных или темно-бурых пятен, нередко образующих сплошной сетчатый узор. Широкие височные полосы образованы в той или иной мере расчлененными темными кружками или пятнами со светлыми (голубыми в области груди) центрами. Нижняя сторона желтая или беловатая. Крайние брюшные щитки самцов с яркими голубыми или синими пятнами.

Географическое распространение. В принимаемом здесь объеме широко распространена в восточной части Малой Азии, примерно от 35° в. д. на западе до оз. Ван на востоке. Помимо типовой территории (гора Эрджияс-Даг в юго-восточной Турции), Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936) указывают эту форму для Киликийского Тавра, а Мертенс (Mertens, 1952) — для горы Немрут у оз. Ван и перевала Зигана к югу от Трабзона. В Британском музее имеются также просмотренные нами экземпляры с перевала через хр. Ризе по дороге из Икиздере в северо-восточной Турции; окр. оз. Карагел к юго-западу от порта Самсун; окр. Байбурга в верховьях р. Чороха; окр. селений Хафика и Серефие в вил. Сивас; сел. Гозне в вил. Мердин и окр. Трабзона. Из окр. Трабзона указана также Даревским (1965а) (рис. 15, 3).

Географическая изменчивость. Вопрос о географической изменчивости подвида из-за скудности бывшего в нашем распоряжении материала остается открытым (табл. 8). Учитывая значительную географическую разобщенность немногочисленных известных местонахождений, можно допустить, что часть особей, условно рассматриваемых нами как *L. s. lantzicyreni*, в действительности должна быть отнесена к самостоятельному подвиду. Отметим, что относимые нами к этой форме особи из района оз. Ван в юго-восточной Турции обнаруживают определенное сходство с *L. s. raddei* — обстоятельство, на которое в свое время уже обратили внимание Лантц и Цирен, рассматривавшие их в качестве переходной формы между *L. s. mehelyi* и *L. s. defilippii* (= *L. s. raddei*). К данному подвиду относится, по всей видимости, также часть особей из Анатолии, определенных Бирдом (Bird, 1936) как *L. deprressa*.

Сравнительные замечания. Поскольку данное Лантцем и Циреном (Lantz et Cyrén, 1936) название *L. s. mehelyi* является преокупированным и уже использовалось ранее в отношении *Lacerta fiumana* var. *mehelyi* Volkay, 1919 (Glasn. semaljsk. Mus. Bosni Hercegov., Sarajevo, 31 : 17—34), для рассматриваемого подвида предложено замещающее название *L. s. lantzicyreni*.

Исследованный материал. *Турция*: ЗИН, № 17127, гора Эрджияс, вил. Кайсери; ЕИМГ, №№ 2454, 2455, 2462—2473, 2476—2479 (17), гора Эрджияс, вил. Кайсери; ЗМФ, № 58153—58155 (3), Тиреболу, вил. Гиресун; ЕИМВ, № 18385. 1 (1), Мериемана, вил. Трабзон; БМ, № 1964, 383 (1), дорога из Икиздере в Испир у перевала, вил. Ризе; №№ 1961. 475 (1), 1961. 513—515 (3), Байбурт, вил. Гюмюшане;

Lacerta saxicola lindholmi Lantz et Cyrén, 1936

(Рис. 23; фот. 5)

L. grammica, Rathke (non Lichtenstein), Mem. Acad. Petersb., 1837, III : 303; *muralis* f. *typica*, Boulenger (part.), 1887 : 29; 1913 : 190, tab. XXII, fig. 3. — *saxicola* f. *typica*, Méhely (part.), 1909 : 495. — *saxicola saxicola*, Никольский (part.) 1915 : 363; Терентьев и Чернов, 1949 : 188; Mertens und Wermuth, 1960 : 136. — *saxicola lindholmi* Lantz et Cyrén (part.), 1936 : 164. — *saxicola lindholmi*, Щербак, 1962а : 378, рис. 3; 1966 : 142.

Голотип. Не указан. Описана Лантцем и Циреном по многочисленным экземплярам из различных мест Крымского полуострова.

Описание. Ширина лобносового больше, или, реже, равна его длине. Межчелюстной отделен от лобносового или же изредка (41% случаев) соприкасается с ним в одной точке. Шов между лобносовым и задне носовым не короче шва между передним и задним носовыми. Швы между предлобными и лобным у 98% особей прямые. Верхнересничные отделены от надглазничных обычно цельным, иногда местами сдвоенным рядом из 7—21 зернышка. Верхний заглазничный обычно не касается теменного. Первый верхневисочный умеренно длинный, заметно сужающийся и тупо обрезанный сзади; расположенные позади него 2—6 верхневисочных слабо выражены и почти не отличаются по величине от остальных мелких щитков височной области. Центральновисочный средней величины или не выражен вовсе. Барабанный почти такой же величины, как центральновисочный, и отделен от него в наиболее узком месте 1—6 мелкими щитками. По средней линии горла от воротника 27—39 чешуй. Чешуя туловища гладкая, заметно выпуклая; вокруг середины тела в одном ряду 52—66 чешуек. Брюшные щитки у самцов и самок соприкасаются по бокам тела обычно с тремя туловищными чешуйками; брюшные и грудные щитки у тех и других расположены в 24—26 поперечных рядов. Анальный большой, впереди него полукругом расположено 6—8 пренальных, из которых два средних в большинстве случаев заметно увеличены. Бедренных пор 16—23. На нижней стороне бедер между порами и наружным рядом крупных чешуй располагается 4—6 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя на верхней стороне голени гладкая или со слабо выраженными шипиками, не превышающая спинную по величине. Вокруг середины голени в одном ряду 17—22 чешуйки. Хвостовые чешуи с умеренно развитыми продольными киями, обычно тупо обрезанные сзади. Длина туловища с головой 70—72 мм у самцов и 68—71 мм у самок. Отношение длины тела к длине нерегенерированного хвоста колеблется в пределах 0.42—0.62 (табл. 9).

Основной фон верхней стороны тела самцов в период размножения травянисто-зеленый, средний между голубовато-зеленым и темно-травяно-зеленым, зеленый как плющ, темно-травяно-зеленый или, реже, оливково-серый. Самки темно-песочные, реже серо-оливковые без примеси зеленого. Затылочная полоса образована занимающими почти всю ширину спины черными, обычно вытянутыми поперек пятнами, нередко разбивающимися на два проходящих по сторонам хребта параллельных ряда. Височные полосы, слагающиеся из в той или иной мере расчлененных черных колец, выражены обычно очень резко с отчетливыми светлыми (голубыми в области груди) глазками. По верхнему и нижнему краям височные полосы окантованы светлыми ресничной и нижнечелюстной полосками. Крупные темные пятна нередко располагаются и на границе с брюхом.

Изменчивость *Lacerta saxicola lindholmi*
(Крымский полуостров; Сергеев, 1939;
Щербак, 1962)

Признаки	N	Пределы вариации	$M \pm m$	σ
1 ♂♂	71	49—71	61.47 ± 0.2	4.44
1 ♀♀	51	49—75	60.11 ± 0.93	6.64
2 ♂♂	340	max 147	—	—
2 ♀♀	340	max 127	—	—
3 ♂♂ и ♀♀	340	0.42—0.62	—	—
4	183	52—66	58.6 ± 0.3	4.05
5	182	27—39	32.7 ± 0.17	2.29
6	183	16—23	19.1 ± 0.14	1.89
7	148	7—21	12.4 ± 0.2	2.43
9 ♂♂	25	23—28	26.60 ± 0.22	1.09
9 ♀♀	25	24—28	25.72 ± 0.23	1.22
10	193	1—2	—	—
11	165	1—6	2.8 ± 0.07	—
11a	165	9.8	—	—
12	88	2—6	3.5 ± 0.1	0.93
13 ♂♂ и ♀♀	183	3—3	3.0 ± 0.00	—

Брюхо самцов весной яично-желтое, лимонно-желтое, охряно-желтое, бледно-медовое или темно-кремовое; у самок — медово-желтое, бледно-медовое, бледно-желтое или серо-желтое. На крайних брюшных щитках расположены у самцов крупные, а у самок слабо выраженные голубые пятна, иногда перемежающиеся с черными.

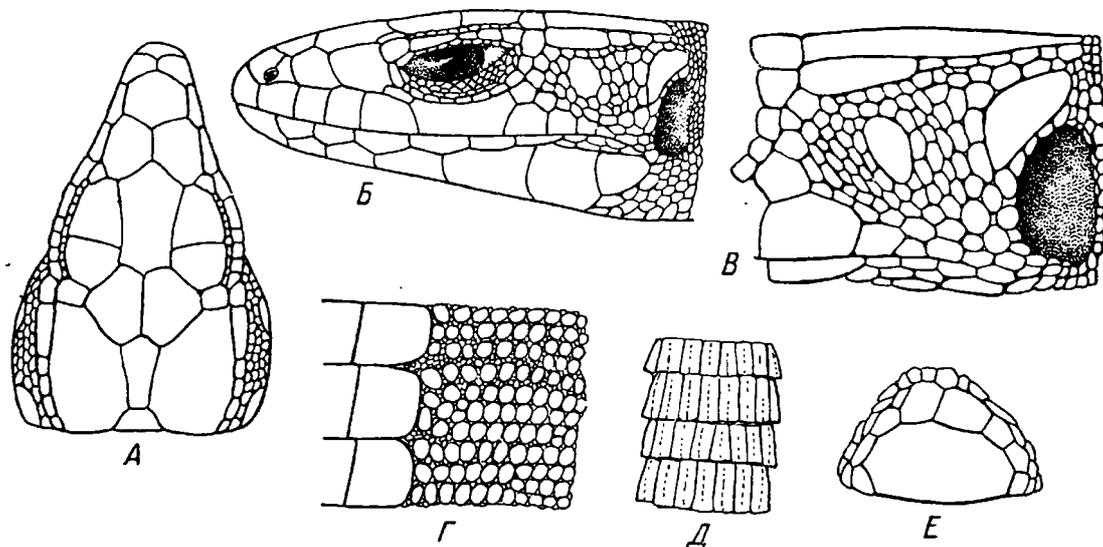


Рис. 23. Основные признаки фolidоза *L. s. lindholmi*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В — височная область; Г — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками, самец; Д — верхняя сторона передней трети хвоста; Е — анальная область. (Окр. Ялты).

Географическое распространение. По Н. Н. Щербаку (1962а), распространение подвида ограничено пределами горного Крыма от Севастополя на западе до мыса Киик-Атлам близ Феодосии на востоке. Северная граница ареала проходит по северным склонам Крымских гор через Бахчисарай, Симферополь и окр. сел. Вишенного в Белогорском районе, южная же ограничена береговой линией. Небольшая изолированная популяция существует в настоящее время на скалах Адаларах близ Гурзуфа (рис. 24).

Географическая изменчивость. По данным Н. Н. Щербака (1962а), у ящериц из каньона р. Биюк-Карасу (в Белогорском р-не) наблюдается полное отсутствие центральновисочного щитка, а особи из Карадага и окр. сел. Скалистого в Бахчисарайском р-не отличаются несколько большим числом задневисочных щитков. Кроме того, окраска самцов из окр. сел. Вишенного в Белогорском р-не характеризуется весной

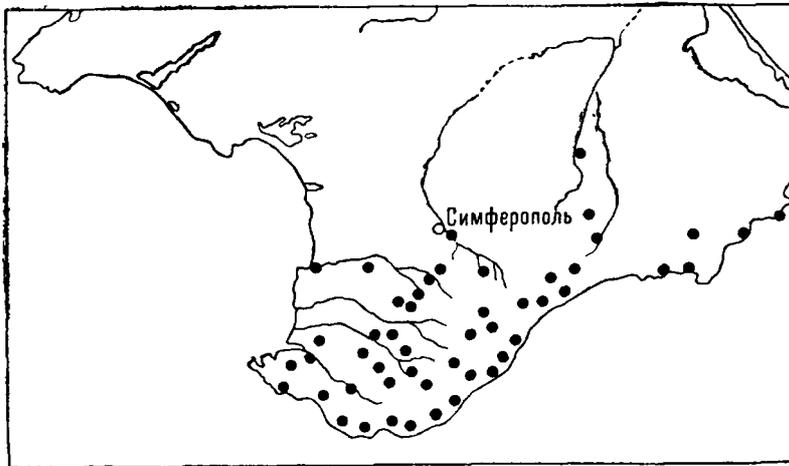


Рис. 24. Основные местонахождения *L. s. lindholmi* в Крыму. (По Н. Н. Щербаку, 1966, с изменениями).

преобладанием блеклых оливково-серых, песочных и серых тонов в отличие от более сочной зеленой окраски ящериц из других частей ареала подвида.

Сравнительные замечания. Мегели (Méhely, 1909), а за ним все остальные авторы относили ящериц из Крыма к номинальному подвиду *L. s. saxicola* Evermann. Однако уже Лантц и Цирен (Lantz et Sugén, 1936) высказали предположение, что в Крыму и на Северном Кавказе обитают различные формы этого вида, соответственно предложив для крымского подвида название *lindholmi* в случае, если их мнение подтвердится. В качестве помен *nudum* это название упоминается среди синонимов и в последнем каталоге Мертенса и Вермута (Mertens u. Wermuth, 1960). Позднее подвидовая самостоятельность крымских ящериц окончательно была установлена Щербаком (1962а). По этому автору *L. s. lindholmi* наиболее близка к северокавказской *L. s. darevskii*, отличаясь от нее меньшей величиной, некоторыми особенностями фolidоза головы, а также спецификой окраски. В частности, у ящериц из Крыма в окраске самок отсутствуют зеленые тона.

Исследованный материал. Крым: ЗИН, № 14454 (1), Нижние Лимены; № 14455 (1), Манчук-Кале; № 14461 (1), гора Шан-Кая, окр. Симеиза; № 16345 (5), Байдары; № 17082 (7), ущелье р. Розовой, Куйбышевский р-н; ЗММУ, № 2475 (15), Карадаг; № 2476 (20), Южный берег; № 2492 (2), Кастрополь; № 2501 (7), Алушка.

Lacerta saxicola nairensis ssp. n.

(Табл. II, А; рис. 5, Б, 25; фот. 6).

L. saxicola caucasica, Чернов (non Méhely), 1926 : 67. — *saxicola defilippii*, Чернов, 1939 : 111; Даревский, 1957 : 28.

Голотип. ЗИН АН СССР, № 17941, ♂, окр. сел. Лчашена, берег оз. Севан в Армении, 29 VII 1961, колл. И. С. Даревский (фот. 6, Б).

Паратипы. ЗИН АН СССР, № 17794 (18), окр. сел. Антарута (Инаклю) в Аштаракском р-не АрмССР, 3 VI 1956, колл. И. С. Даревский.

Описание голотипа. Ширина лобносового несколько превышает его длину (в ряду паратипов иногда ей равна). Межчелюстной отделен от лобносового. Шов между лобносовым и задненосовым несколько короче шва между носовыми (у большинства паратипов швы примерно равны). Швы между предлобными и лобным прямые. Верхнересничные отделены от надглазничных сплошным рядом из 8 и 9 зернышек. Верхние заглазничные не касаются теменных (в ряду паратипов обычно касаются их коротким швом). Первый верхневисочный большой, несколько сужающийся и тупо обрезанный сзади; позади него по краю теменных с каждой стороны располагаются три маленьких задневисочных, практически не отличающихся по величине от остальных мелких щитков височ-

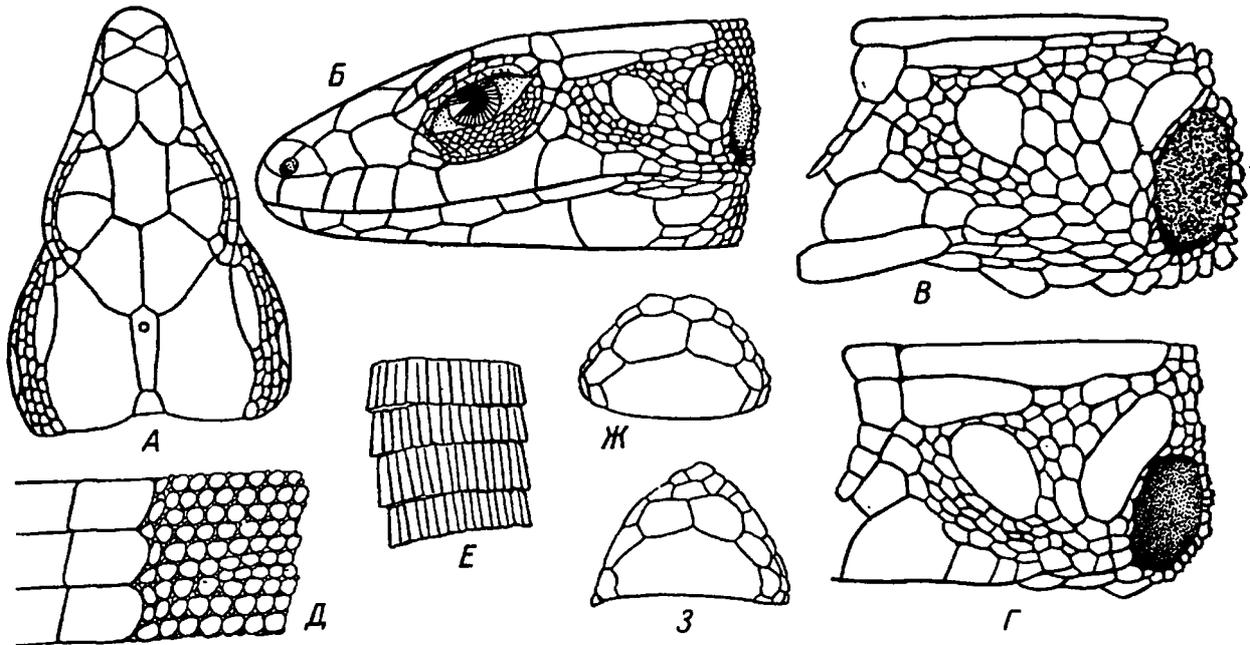


Рис. 25. Основные признаки фolidоза *L. s. nairensis*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В—Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж, З — анальная область. (Г — Бюракан, остальные — Лчашен).

ной области. Центральновисочный маленький (в ряду паратипов его величина варьирует от очень маленького до средней величины). Между центральновисочным и умеренно большим барабанным по сторонам головы располагается соответственно два и три несколько увеличенных щитка (в ряду паратипов число их варьирует от 2 до 5). По средней линии горла до воротника 26 чешуй. Чешуя туловища гладкая, умеренно выпуклая; вокруг середины тела в одном ряду 52 чешуйки. Брюшные щитки по краям тела соприкасаются чаще с тремя, чем с двумя туловищными чешуйками. Грудные и брюшные расположены в 26 поперечных рядов. Впереди большого, вытянутого поперек анального симметрично располагаются два крупных преанальных (у одного из паратипов между ними вклинивается маленький третий). Бедренных пор с каждой стороны соответственно 19 и 20. На нижней стороне правого бедра между порами и наружным рядом увеличенных чешуй расположено 6 поперечных рядов мелких чешуй. Чешуя на верхней стороне голени со слабыми следами продольных ребрышек, по величине не превышающая спинную. Вокруг середины правой голени в одном ряду 19 мелких чешуй. Чешуя передней трети хвоста с хорошо развитыми продольными ребрышками; задние края отдельных чешуй слабо выдаются тупым углом назад. Длина туловища с головой 67 мм, отношение ее к длине невосстановленного хвоста составляет 0.60.

Окраска верхней стороны тела светловато-бурая (в ряду паратипов варьирует в пределах серовато-коричневой, табачно-бурой, ореховой, темно-оливковой и оливково-серой). Затылочная полоса образует занимающий всю ширину спины сплошной сетчатый узор, состоящий из неправильной формы небольших вытянутых темно-бурых пятен. Широкие височные полосы образованы четырьмя рядами отчетливо выраженных и тесно сближенных темных кружков с беловатыми и голубоватыми центрами; по верхнему краю они ограничены вытянутым в одну линию рядом светлых, в темной окантовке ресничных глазков.

Нижняя сторона тела, включая низ головы (при жизни), желтовато-зеленая. На крайних брюшных щитках на общем голубоватом фоне распо-

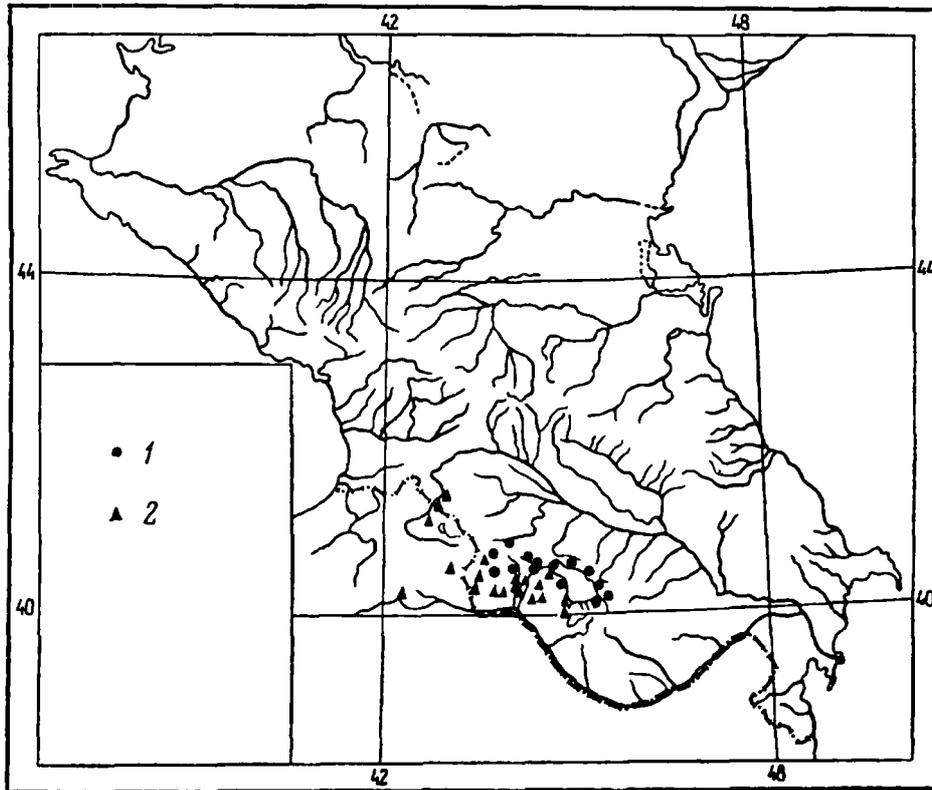


Рис. 26. Основные местонахождения на Кавказе.

1 — *L. unisexualis*; 2 — *L. s. nairensis*.

ложены небольшие темные пятна. В период размножения нижняя сторона тела взрослых самцов приобретает очень яркую желто-зеленую или темно-зеленую окраску, а боковые ряды брюшных щитков и большая часть глазков по сторонам тела, особенно на уровне груди, становятся яркого темно-синего или фиолетового цвета, так что бока туловища выглядят сплошь синими или сине-зелеными.

Географическое распространение. Область распространения подвида охватывает юго-западную и отчасти центральную Армению и соседние районы северо-восточной Турции. Северная граница ареала проходит в Армении у г. Ленинакана и, огибая гору Арагац с юго-запада, по ущелью р. Раздана снова поднимается к бассейну Севана, где по юго-западному берегу озера достигает окр. Мартуни. Южная граница распространения идет по предгорьям г. Арагац и далее, уже в пределах Турции, продолжается по левобережной долине Аракса, где на западе, по сборам П. В. Нестерова, эта ящерица известна из окр. сел. Занзак. Из северо-восточной Турции по долине верхнего течения Куры языком заходит в южную Грузию, достигая окр. Хертвиси в низовьях ущелья р. Ахалкалакича (рис. 26, 2). На склонах Арагаца и в бассейне Севана

встречается местами совместно с *L. s. valentini*, а также с *L. armenica*. В ущелье Ахалкалакская обитает вместе с *L. r. macromaculata*.

Географическая изменчивость. Были исследованы выборки из 4 популяций, разделенных с запада на восток расстоянием в 140, 40 и 30 км. Как видно на рис. 27, все три армянские популяции (табл. 10) по основным показателям фоллидоза мало отличаются друг от друга, лишь ящерицы из изолированной популяции в окр. сел. Фантана заметно уклоняются по количеству чешуй вокруг середины голени и по средней линии горла. В то же время внутри этих популяций по ряду признаков наблюдается тенденция к клинальной изменчивости в сторону уменьшения с юга на север. С другой стороны, далеко отстоящая популя-

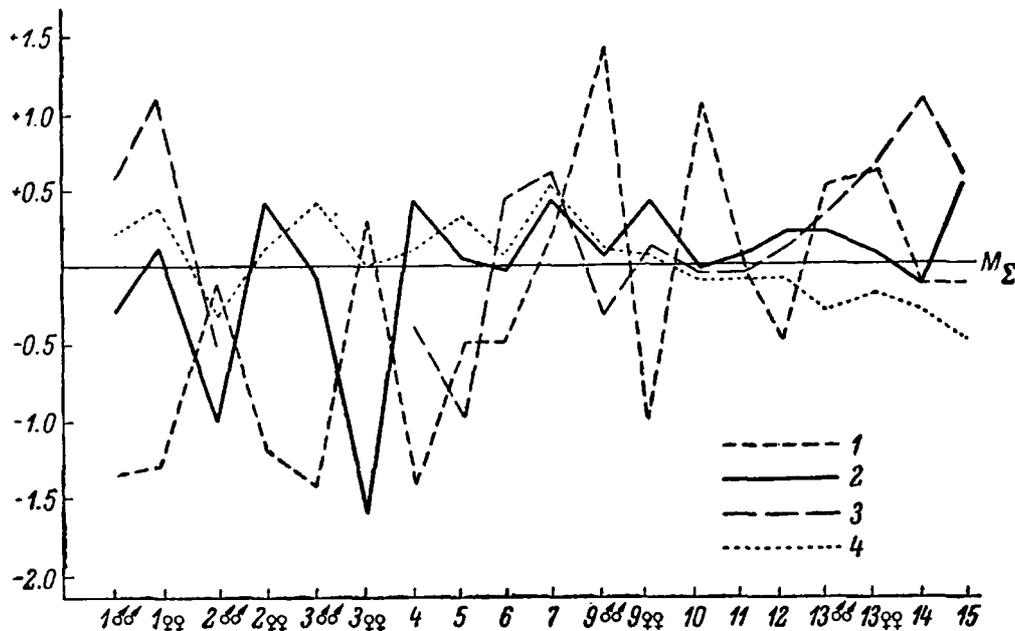


Рис. 27. Сводный профиль изменчивости *L. s. nairensis*.
1 — Хертвиси; 2 — Бюракан; 3 — Фантан; 4 — Лчашен.

ция из ущелья верхнего течения Куры в южной Грузии (Хертвиси) по ряду показателей, в частности по количеству поперечных рядов грудных и брюшных щитков (признак 9), заметно отличается от особей из Армении.

Как видно на рис. 63, Г, наблюдающиеся внутри подвида различия в средней длине тела у самцов и самок в общем хорошо увязываются с высотой их обитания над уровнем моря, т. е. здесь проявляется та же закономерность, что и у ряда других форм скальных ящериц.

Сравнительные замечания. Как уже было отмечено нами ранее (Даревский, 1957), в пределах Армении рассматриваемая форма образует несколько хорошо выраженных экотипов. Дальнейшие исследования показали, что особи из западной и северо-западной частей ареала, ранее относимые к *L. s. defilippii*, в действительности образуют четко выраженный самостоятельный подвид *L. s. nairensis*, описание которого приведено выше.¹ Помимо четких отличий в фоллидозе и окраске тела, новый подвид отличается от ближайшего к нему (*L. s. raddei*) также некоторыми этологическими особенностями, в частности специфической манерой спаривания самцов с удержанием самки исключительно за бедра (стр. 174).

Исследованный материал. Армения: ЗИН, № 14398 (10), Антарут, Антаракский р-н; № 14427 (3), Канакир близ Еревана; № 14511 (1), Карабулаг, Апаран-

¹ От армянского слова «Напри» — древнего названия Армении.

Географическая изменчивость *Laserta saxicola pairensis*

Признаки	Хертыси (ущелье верхнего течения Куры, южная Грузия), N = 6 (1 ♂, 5 ♀♀)		Бюракан (южный склон горы Арагац, Армения), N = 20 (10 ♂♂, 10 ♀♀)		Фангац (западные отроги Гегамского хребта, Армения), N = 9 (8 ♂♂, 1 ♀)		Лчашен (западный берег оз. Севан, Армения), N = 30 (15 ♂♂, 15 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 65 (34 ♂♂, 31 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	55	55.00 ± 0.00	59—68	63.40 ± 0.73	60—73	67.00 ± 1.53	59—71	64.53 ± 0.87	55—73	64.50 ± 0.61
1 ♀♀	48—57	53.33 ± 2.72	57—66	63.00 ± 0.84	68	68.00 ± 0.00	60—69	64.60 ± 0.75	48—69	62.38 ± 0.62
2 ♂♂	115	115.00 ± 0.00	118—126	121.33 ± 2.29	89—125	112.83 ± 5.3	107—123	113.86 ± 2.40	89—126	115.84 ± 0.86
2 ♀♀	93	93.00 ± 0.00	102—128	112.29 ± 3.90	—	—	95—129	108.17 ± 5.20	93—129	107.02 ± 1.96
3 ♂♂	0.48	0.48 ± 0.00	0.49—0.54	0.51 ± 0.01	0.54—0.67	0.59 ± 0.02	0.53—0.62	0.57 ± 0.01	0.48—0.67	0.55 ± 0.008
3 ♀♀	0.61	0.61 ± 0.00	0.50—0.63	0.57 ± 0.02	—	—	0.52—0.69	0.59 ± 0.02	0.50—0.69	0.59 ± 0.009
4	50—56	51.50 ± 0.92	52—59	56.10 ± 0.35	52—56	53.89 ± 0.45	50—60	55.47 ± 0.48	50—60	55.08 ± 0.31
5	25—26	25.33 ± 0.21	24—28	26.45 ± 0.25	23—26	24.56 ± 0.29	23—31	27.03 ± 0.35	23—31	26.35 ± 0.21
6	16—19	17.25 ± 0.49	16—19	17.78 ± 0.19	16—20	18.28 ± 0.33	15—21	17.83 ± 0.21	15—21	17.82 ± 0.13
7	8—12	10.00 ± 0.46	8—12	10.30 ± 0.20	9—12	10.61 ± 0.32	7—11	9.08 ± 0.22	7—12	9.75 ± 0.13
7a	0	—	0	—	0	—	0	—	—	—
9 ♂♂	26	26.00 ± 0.00	24—26	24.90 ± 0.18	23—26	24.62 ± 0.37	24—26	24.93 ± 0.21	23—26	24.88 ± 0.13
9 ♀♀	26—27	26.40 ± 0.25	27—29	27.90 ± 0.28	27	27.00 ± 0.00	26—29	27.53 ± 0.28	26—29	27.46 ± 0.18
10	2—3	2.16 ± 0.16	2—2	2.00 ± 0.00	2—2	2.00 ± 0.00	2—2	2.00 ± 0.00	2—3	2.01 ± 0.016
11	2—3	2.83 ± 0.15	2—4	2.92 ± 0.15	2—4	2.89 ± 0.15	2—5	2.86 ± 0.11	2—5	2.88 ± 0.063
12	2—3	2.75 ± 0.18	2—5	3.18 ± 0.15	2—4	3.39 ± 0.20	2—4	3.01 ± 0.11	2—5	3.09 ± 0.08
13 ♂♂	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	2.90 ± 0.10	2—3	2.94 ± 0.08	2—3	2.63 ± 0.13	2—3	2.79 ± 0.72
13 ♀♀	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	2.70 ± 0.15	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	2.56 ± 0.13	2—3	2.69 ± 0.08
14	18—20	18.50 ± 0.34	18—19	18.60 ± 0.19	19—22	20.67 ± 0.33	17—20	18.47 ± 0.17	17—22	18.82 ± 0.21
15	6—7	6.33 ± 0.21	6—7	6.75 ± 0.10	6—8	6.78 ± 0.22	5—7	6.13 ± 0.09	5—8	6.43 ± 0.07

ский р-н; № 14549 (8), окр. Еревана; № 17434 (33), Лчашен, Севанский р-н; № 17779 (7), Фантан, западный склон Гегамского хребта; № 17794 (18), Антарут, Аштаракский р-н; ЗММГУ, № 2784 (10), окр. Арзакенда; ЗИНА, (6), Раздан; (5), Маралик; (10), окр. Лешнакана; (15), окр. Маргуни; (15), окр. Камо. Грузия: ЗИН, № 17428(6), Хертвиси в ущелье Куры. Турция (северо-восточная): ЗИН, № 10815 (4), Занзак, Эрзерумский вил.; № 17485 (1), окр. Карса.

Lacerta saxicola parvula Lantz et Cyrén, 1936

(Табл. II, Г; рис. 28; фот. 19)

L. saxicola f. *typica*, Méhelу (part.), 1909 : 497; Нестеров, 1912 : 80. — *saxicola saxicola*, Никольский (part.), 1913 : 69. — *saxicola* var. *parvula* Lantz et Cyrén, 1913 : 163, fig. 2—3. — *saxicola parvula*, Никольский, 1915 : 379; Lantz et Cyrén, 1936 : 165; Bodenheimer, 1944 : 25; Терентьев и Чернов, 1949 : 188.

Голотип. Не выделен. Описана Лантцем и Циреном (Lantz et Cyrén, 1936) по многочисленным экземплярам из северо-восточной Турции (Артвин, Борчка, Ардануч).

Описание. Ширина лобносового больше или равна его длине. Межчелюстной отделен от лобносового или же касается его коротким швом. Шов между лобносовым и задне носовым не короче шва между передним и задним носовым или несколько превышает его по длине. Швы между предлобным и лобным в большинстве случаев прямые. Верхнересничные отделены от надглазничных полным или, крайне редко, отчасти прерванным рядом из 14—27 зернышек. Верхний заглазничный, как правило, не касается теменного. Первый верхневисочный короткий, широкий спереди и обычно приостренный сзади; задневисочные не выражены. Позади передневисочного на границе с теменным располагается 2—7 примерно равных по величине мелких щитков. Верхнегубных 4 или 5 (особи с 5 верхнегубными особенно часто встречаются в популяциях из северо-восточной Турции, где нередки также экземпляры, у которых между соседними верхнегубными вклиниваются мелкие дополнительные щитки). Центральновисочный заметно варьирует по величине и в отдельных случаях не выражен вовсе; от верхневисочного он отделен 1—3, а от средней величины барабанного 1—5 поперечными рядами мелких щитков. По средней линии горла 22—23 чешуйки. Чешуя туловища гладкая, выпуклая, не увеличивающаяся к бокам; вокруг середины тела в одном ряду 50—70 чешуй. Крайние брюшные щитки у самцов и самок касаются по бокам тела трех, реже двух более или менее равных по величине чешуй. Грудные и брюшные щитки расположены в 20—26 поперечных рядов у самцов и 23—28 у самок. Анальный большой; впереди него расположен один или два симметрично лежащих увеличенных преанальных; в очень редких случаях расположение преанальных носит другой характер. Бедренных пар 24—27. С нижней стороны бедер, между рядами бедренных пор и наружным рядом увеличенных чешуй, располагается 4—6 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя, покрывающая голень сверху, со слабо или умеренно развитыми продольными ребрышками, не превышающая заметно по величине спинную. Вокруг середины голени в одном ряду 15—20 мелких чешуй. Чешуя передней трети хвоста сверху с умеренно, по бокам с сильно развитыми продольными киями; задние края чешуй тупо обрезаны или образуют тупой угол. Длина туловища с головой 47—57 мм у самцов и 46—56 мм у самок; отношение ее к длине невосстановленного хвоста у тех и других соответственно равно 0.40—0.57 и 0.42—0.65.

Окраска и рисунок сильно варьируют. Основной фон верхней стороны тела самцов светло-коричневый, коричневато-серый, серый, оливково-серый, оливково-зеленый, грязно-зеленый или зеленый как плющ, заметно более темный по хребту. Самки коричневатые, светло-коричневые, корич-

невато-серые или оливково-серые, значительно более темные посредине спины и на боках. Рисунок довольно разнообразен. Центральная затылочная полоса образована более или менее крупными черными или коричневатобурными, сосредоточенными вдоль хребта пятнами, разделенными нередко на два, в той или иной степени сближенных параллельных ряда. Начинающиеся сразу позади головы широкие височные полосы обычно слагаются из трех рядов слившихся темных кружков с более или менее отчетливыми светлыми глазками или совершенно без них. Характерные голубые глазки в области груди как у самцов, так и у самок обычно не выражены. По верхнему неровному краю височных полос обычно распола-

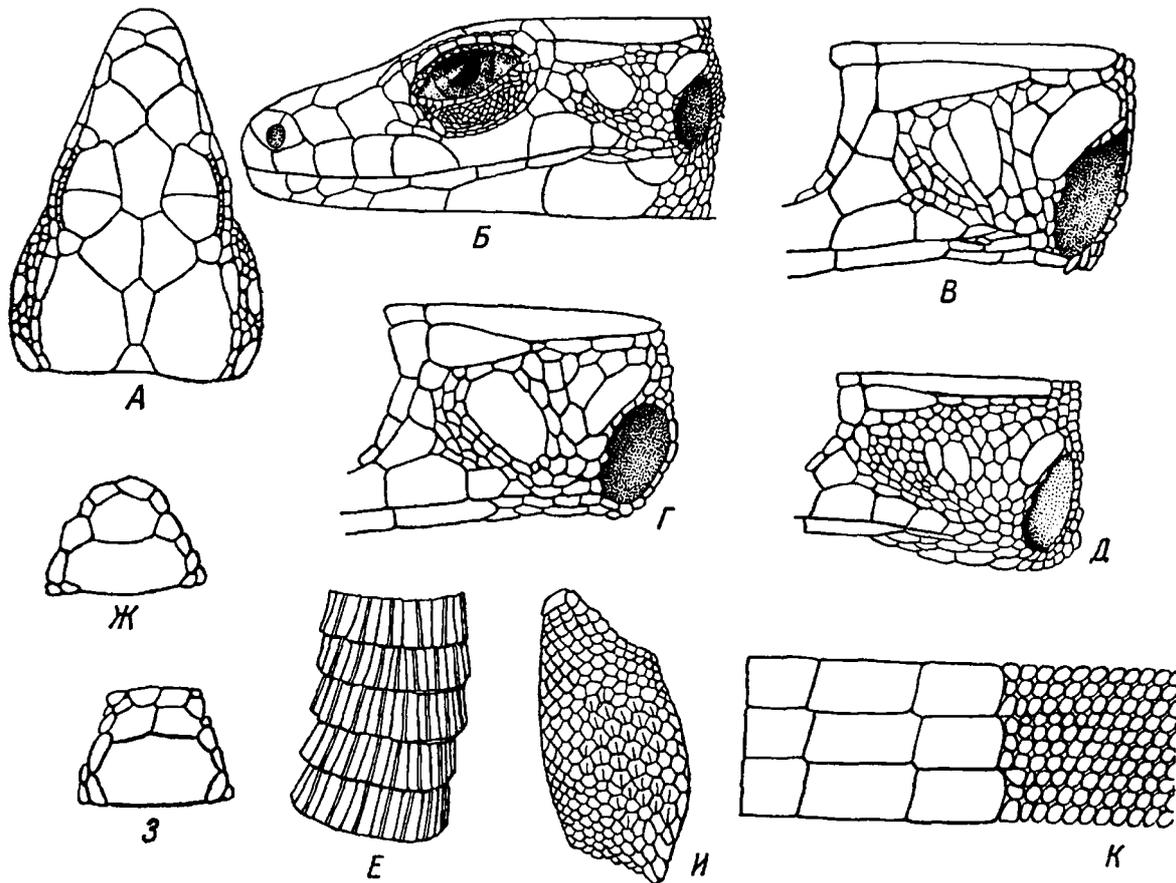


Рис. 28. Основные признаки фolidоза *L. s. parvula*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В—Д — височная область; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж, З — анальная область; И — чешуя верхней стороны голени; К — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками самца. (Д — окр. Артвина, остальные — Аджария).

гается ряд беловатых пятен, нередко сливающихся в сплошные светлые ресничные линии, как правило, более четко выраженные на шее и в передней трети спины, где затылочная и височная полосы почти вплотную подходят друг к другу. Нижняя сторона височных полос часто ограничена продольным рядом сравнительно крупных, беловатых, отороченных черным пятен, соединяющихся иногда в сплошные верхнечелюстные полоски. Встречаются экземпляры, рисунок тела которых или отдельные его части едва выражены. В период размножения нижняя сторона тела самцов и самок, включая обычно грудь и низ головы, ржаво-кирпично-красная, коричневатокрасная или беловатая, причем эта окраска в той или иной мере распространяется и на нижнюю сторону бедер, голеней и хвоста, а также на пограничные с брюхом участки тела и височную область головы. Примесь ржаво-красных тонов наблюдается иногда и в окраске височных полос. У самцов крайние брюшные щитки через один несут на себе яркое

бирюзовое пятно; такого же цвета округлые пятна располагаются обычно и по краям тела.

Географическое распространение. Область распространения охватывает склоны Месхетского хребта и его отрогов в Аджарии и прилежащих районах Грузии — от Черноморского побережья на западе до ущелья р. Куры на востоке, а также долину нижнего течения р. Чороха и ее притоков в северо-восточной Турции. Северная граница ареала проходит по юго-западным и северным предгорьям Месхетского хребта, где точно не установлена (на западе известна из долины р. Натанеби). В южной Аджарии широко распространена в долине р. Аджа-

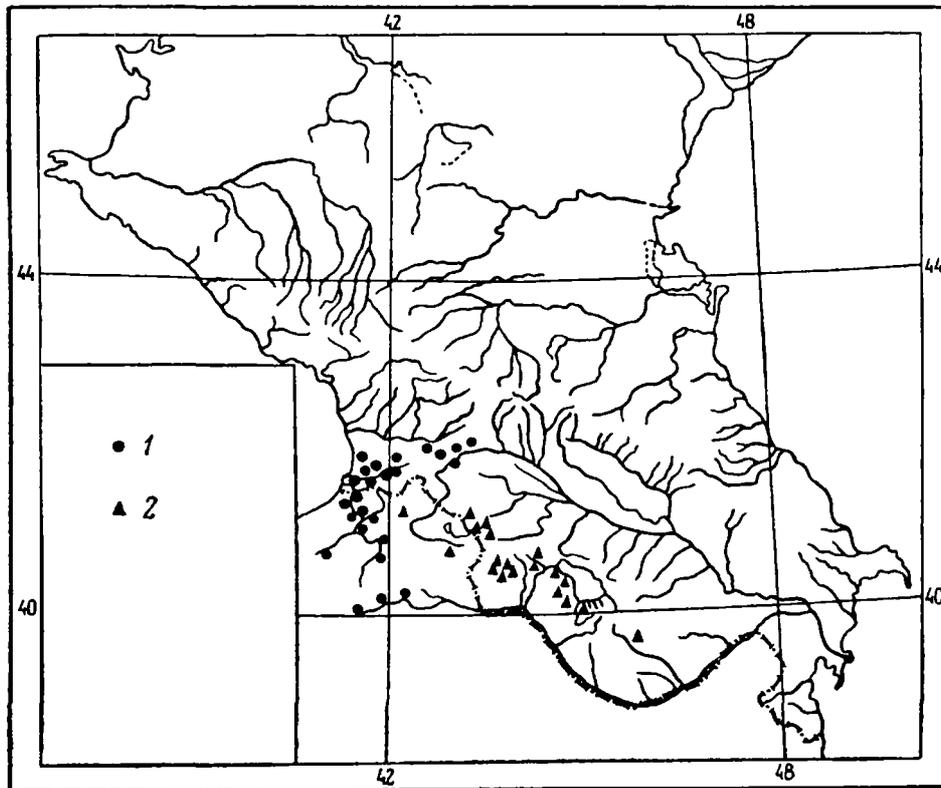


Рис. 29. Основные местонахождения в пределах Кавказа и северо-восточной Турции.

1 — *L. s. parvula*; 2 — *L. s. valentini*.

рис-Цхали и ее притоков, берущих начало с Месхетского, Шавшетского и северо-западной оконечности Арсиянского хребтов. Далее к востоку встречается в долинах многочисленных левых притоков Куры на южном склоне Месхетского хребта до сел. Ахалдабы в Боржомском ущелье на востоке. Единичные находки известны также на правом берегу Куры, в частности в районе сел. Ацкури. В северо-восточной Турции ареал подвида охватывает долину р. Чороха и его правых притоков до окр. Байбурта на юго-западе. Еще далее на юг известна из окр. сел. Занзака в бассейне Аракса, куда, по справедливому замечанию нашедшего ее здесь Нестерова (1911a), «вероятно, проникла из Чорохского бассейна через невысокие водораздельные хребты». Можно думать, что по долине Аракса и его притокам *L. s. parvula* поднимается по крайней мере до Эрзерума, о чем свидетельствуют не подтвержденные коллекционным материалом данные того же автора, наблюдавшего здесь в ряде мест «*Lacerta saxicola* (f. *typica*)». Поскольку в турецких сборах Нестерова из долины Аракса под этим названием фигурируют как *L. s. parvula*, так и *L. s. nairensis*, установить, какой именно подвид наблюдался им в окр. Эрзерума, не представляется возможным (рис. 29, 1).

Таблица 11

Географическая изменчивость *Lacerta saxicola parvula*

Признаки	Северо-восточная Турция, N = 35 (19 ♂♂, 16 ♀♀)		Аджария, N = 25 (11 ♂♂, 14 ♀♀)		Абастумани, N = 30 (22 ♂♂, 8 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 90 (52 ♂♂, 38 ♀♀)		
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	σ
1 ♂♂	49—57	52.79 ± 0.58	48—55	52.36 ± 0.68	47—56	50.82 ± 0.53	47—57	51.86 ± 0.36	2.61
1 ♀♀	48—54	50.63 ± 0.50	46—56	51.07 ± 0.91	49—56	51.00 ± 0.78	46—56	50.87 ± 0.43	2.65
2 ♂♂	98—131	118.36 ± 3.04	101—120	111.0 ± 2.79	83—111	101.00 ± 1.50	83—131	109.46 ± 1.56	11.30
2 ♀♀	94—120	107.3 ± 2.97	71—105	96.43 ± 4.69	85—116	95.88 ± 3.38	71—120	100.89 ± 1.93	11.90
3 ♂♂	0.40—0.51	0.44 ± 0.006	0.44—0.55	0.47 ± 0.01	0.47—0.57	0.50 ± 0.005	0.40—0.57	0.47 ± 0.005	0.043
3 ♀♀	0.42—0.54	0.47 ± 0.013	0.47—0.65	0.54 ± 0.02	0.48—0.58	0.53 ± 0.01	0.42—0.65	0.51 ± 0.009	0.060
4	56—70	63.18 ± 0.59	52—61	56.68 ± 0.45	50—64	55.8 ± 0.62	50—70	58.91 ± 0.47	4.50
5	24—33	28.63 ± 0.40	23—31	27.08 ± 0.49	22—31	26.57 ± 0.42	22—33	27.51 ± 0.26	2.52
6	17—27	22.07 ± 0.36	14—20	16.96 ± 0.26	15—21	18.13 ± 0.25	14—27	19.34 ± 0.29	2.78
7	8—24	14.77 ± 0.55	10—16	12.22 ± 0.25	6—13	10.52 ± 0.29	6—24	12.64 ± 0.31	2.95
7a	11	—	0	—	10	—	—	—	—
8	4—6	4.84 ± 0.08	4—5	4.02 ± 0.02	4—5	4.01 ± 0.023	4—6	4.34 ± 0.05	0.50
9 ♂♂	21—26	24.47 ± 0.28	20—25	22.64 ± 0.50	21—25	23.45 ± 0.19	20—26	23.65 ± 0.19	1.40
9 ♀♀	25—28	26.56 ± 0.18	23—27	24.71 ± 0.29	24—27	25.25 ± 0.31	23—28	25.60 ± 0.20	1.22
10	1—2	1.91 ± 0.04	1—2	1.32 ± 0.09	1—3	1.36 ± 0.10	1—3	1.65 ± 0.056	0.537
11	2—4	3.19 ± 0.13	1—4	2.14 ± 0.13	1—5	2.31 ± 0.12	1—5	26.05 ± 0.092	0.88
11a	0	—	0	—	0	—	—	—	—
12	2—7	5.20 ± 0.18	2—5	3.60 ± 0.18	2—6	3.01 ± 0.16	2—7	4.02 ± 0.14	1.36
13 ♂♂	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	2.91 ± 0.02	2—3	2.86 ± 0.07	2—3	2.92 ± 0.01	0.077
13 ♀♀	2—4	2.75 ± 0.13	2—3	2.57 ± 0.12	2—3	2.62 ± 0.03	2—4	2.66 ± 0.071	0.44
14	14—20	16.54 ± 0.22	13—17	15.04 ± 0.24	12—18	15.27 ± 0.29	12—20	15.70 ± 0.12	1.17
15	4—6	5.23 ± 0.09	4—5	4.56 ± 0.10	4—6	4.87 ± 0.10	4—6	4.92 ± 0.05	0.53

В Аджарии и долине нижнего течения р. Чороха ареал *L. s. parvula* почти полностью перекрывается ареалом *L. r. rudis*, а на куринских склонах Месхетского хребта — ареалом *L. rudis obscura*. В ряде мест, например в окр. Абастумани и ущелье Банис-Хеви близ Боржоми, обитает совместно с *L. mixta*. В верховьях Аракса (окр. сел. Занзака) встречается вместе с *L. s. nairensis*.

Географическая изменчивость. Исследовались сборные выборки из ряда популяций, происходящих из северо-восточной Турции (долина Чороха), Аджарии (главным образом долина р. Аджарис-Цкали) и южных склонов Месхетского хребта в окр. Абастумани (табл. 11). Максимальное расстояние между крайними выборками 110 км. На рис. 30 обращают на себя внимание прежде всего значительные различия по основ-

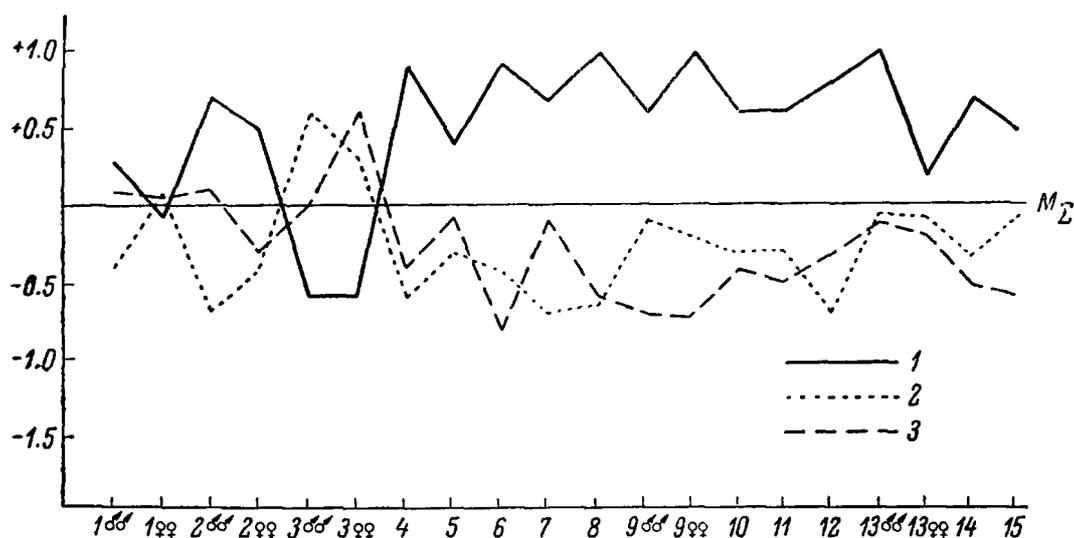


Рис. 30. Сводный профиль изменчивости *L. s. parvula*.
1 — Северо-восточная Турция; 2 — Аджария; 3 — Абастумани.

ным показателям фolidоза между ящерицами из северо-восточной Турции, с одной стороны, и Аджарии и окр. Абастумани — с другой. Ряд признаков обнаруживает при этом довольно четкую клинальную изменчивость в сторону уменьшения с юга на северо-восток. Очень характерно также существующее у турецких особей в среднем увеличенное число верхнегубных щитков (признак 8), в норме весьма постоянное и мало варьирующее у других форм скальных ящериц.

Как уже говорилось, ареал рассматриваемого подвида в Аджарии и Грузии повсеместно перекрывается с областью распространения *L. rudis*, причем отдельно обе эти формы практически здесь не встречаются вовсе. Следствием такого сосуществования является наблюдающееся у *L. s. parvula* уклонение некоторых признаков в сторону *L. rudis*, что прежде всего выражается в увеличении размеров чешуй верхней стороны голени и некотором укрупнении щитков височной области (рис. 28, Д). Причины этого явления подробно рассматриваются ниже (стр. 146). Точно так же от ящериц из Аджарии по ряду признаков заметно уклоняются особи из верховьев Чороха (Байбурт), обитающие здесь совместно с *L. s. lantziyreni*.

Сравнительные замечания. Лантц и Цирен (Lantz u. Sýgén, 1913) впервые показали, что скальные ящерицы из Аджарии и соседних районов Турции, рассматривавшиеся рядом авторов в качестве типичного подвида *L. saxicola*, в действительности образуют хорошо выраженный самостоятельный подвид, получивший название *L. s. parvula*. Нами было установлено, что именно к этому подвиду относятся много-

численные экземпляры «*Lacerta saxicola forma typica*», а также отдельные особи «*Lacerta saxicola gracilis*», указанные Нестеровым (1911а, 1912) из ряда районов северо-восточной Турции.

И с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. *Аджария*: ЗИН, № 17045 (3), Зеленый Мыс близ Батуми; № 17524 (4), Кеда, дорога на Октомбери; № 17525 (3), Кеда, дорога на Мериси; № 17526, Чвана, Хулойский р-н; № 17527 (8), долина р. Чаквис-Цкали, Кобулетский р-н; № 17528 (3), Хинчалури, Хулойский р-н; № 17529 (16), Чвана, Хулойский р-н; № 17530 (5), Баратаули, Хулойский р-н; № 17532 (1), Шуахеви, Хулойский р-н; № 17535 (1), Октомбери, Хулойский р-н. *Грузия*: ЗИН, № 16001 (8), ущелье р. Курцханы близ Абастумани; № 16314 (2), Мерия, Махарадзевский р-н; №№ 17433 (28), 17449 (1), ущелье Банис-Хеви, Боржомский р-н; № 17533 (2), Ацкури, Ахалдихский р-н; № 17740 (21), Абастумани, дорога на перевал Зекари; ЗИНУ (7), Ахалдаба, Боржомский р-н. *Турция* (северо-восточная): ЗИН, № 9097 (3), Атвин; № 9082, Борчка, Артвинский вил.; № 9099 (10), окр. Артвина; № 10692 (5), р. Ипхреул-Су, Артвинский вил.; № 10695 (14), Ломашены, Артвинский вил.; № 10696 (2), Кварцханы, Артвинский вил.; № 10810 (12), Синготский пост, Артвинский вил., № 10813 (4), Гуржаны, Артвинский вил.; № 10817 (4), Ольты, Эрзерумский вил.; № 10821 (1), окр. Ардагана; № 17890 (2), Занзак, Эрзерумский вил.; БМ, № 1961, 516 (1), 475 (1), Байбурт, вил. Гюмюшане.

Lacerta saxicola portschinskii Kessler, 1878

(Табл. I, В; рис. 5, А, 31; фот. 17)

L. portschinskii Kessler, 1878: 160, tab. I. — *muralis* var. *depressa*, Boettger, 1899: 281. — *muralis* var. *portschinskii*, Boulenger, 1904: 337, tab. XXII, fig. 6; 1913: 193, tab. XXIII, fig. 1, 1а, 1920: 286. — *saxicola* var. *chalybdea*, Méhely, 1909: 513. — *saxicola* var. *portschinskii*, Никольский, 1913: 70. — *saxicola portschinskii*, Никольский, 1915: 368; Lantz et Sugén, 1936: 165; Терентьев и Чернов, 1949: 188. — *saxicola defilippii*, Ростомбеков (non Camerano), 1930: 6.

Г о л о т и п. Неизвестен. Описана Кесслером (1878) по экземплярам из окрестностей Тифлиса (Тбилиси).

О п и с а н и е. Ширина лобносового больше, равна или несколько превышает его длину. Межчелюстной отделен от лобносового или крайне редко соприкасается с ним в одной точке. Шов между лобносовым и задне носовым не короче или лишь незначительно короче шва между передним и задним носовыми. Лобный соединяется с предлобным прямыми или слегка вогнутыми швами. Верхнересничные отделены от надглазничных сплошным, иногда частично сдвоенным рядом из 8—18 зернышек. Верхний заглазничный, как правило, касается теменного. Первый верхневисочный короткий или умеренно длинный, несколько сужающийся сзади, где прямо или косо обрезан; расположенные за ним 2—5 мелких задневисочных более или менее равны по величине; в очень редких случаях задневисочные не выражены. Центральновисочный средней величины, маленький или совсем не выражен, от первого верхневисочного он отделен 1—5 продольными рядами мелких щитков. Хорошо развитый барабанный в наиболее узком месте отделен от центральновисочного 2—5 увеличенными щитками. По средней линии горла расположено 25—34 чешуи. Воротник прямой, реже очень слабо зазубрен. Чешуя туловища гладкая, слабо выпуклая, иногда несколько более крупная на границе с брюхом.

Вокруг середины тела в одном ряду 49—61 чешуя. Каждый крайний брюшной щиток соприкасается с 3 туловищными чешуями у самцов и 2, редко 3 у самок. Соответственно у тех и других щитки нижней стороны тела располагаются в 23—27 и 26—30 поперечных рядов. Анальный большой, сильно вытянутый поперек; впереди него симметрично расположен один крупный, более или менее закругленный по заднему краю преанальный. Бедренных пор 14—22. На нижней стороне бедер между порами и наружным рядом крупных чешуй расположено 4—7 продольных ряда мелких щитков. Чешуя, покрывающая голень сверху, с четко

выраженными продольными ребрышками или шипиками и более или менее равна туловищной по величине. Вокруг середины голени, не считая покрывающих ее снизу крупных щитков, в одном ряду расположено 15—23 чешуйки. Чешуя первой трети хвоста сверху с умеренно, а по бокам с сильно развитыми ребрышками, иногда со вздернутым задним краем. Задние края хвостовых чешуй тупо обрезаны или несколько вытянуты под прямым углом.

Длина туловища с головой широко варьирует в пределах 48—67 мм у самцов и 45—65 мм у самок. Соответствующие значения отношения длины тела к длине невосстановленного хвоста 0.41—0.55 и 0.50—0.62.

Основной фон верхней стороны тела серый, мышино-серый, темно-серый, серовато-бежевый или коричневатого-серый.

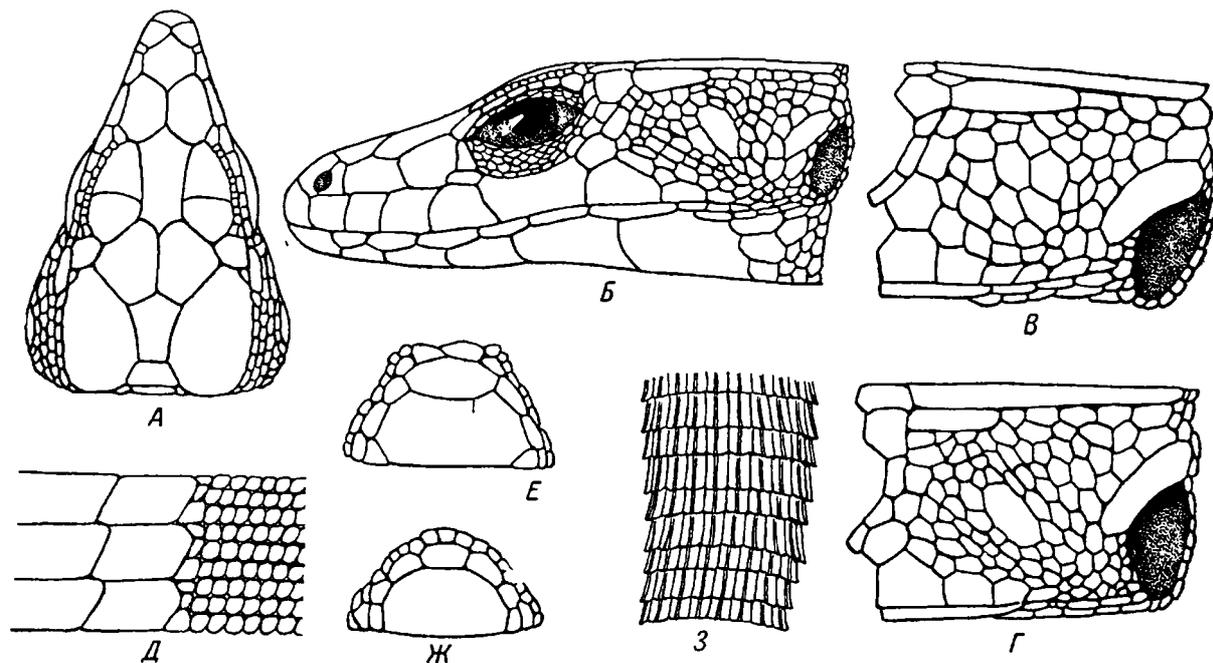


Рис. 31. Основные признаки фolidоза *L. s. portschinskii*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками самца; Е, Ж — анальная область; З — верхняя сторона передней трети хвоста. (Г, Д — Тбилиси, остальные — Степанаван).

Затылочная полоса выражена обычно в виде занимающего всю середину спины сетчатого узора, образованного вытянутыми поперек и касающимися друг друга неправильной формы черными пятнами. В отдельных случаях этот узор, особенно в задней части тела, частично или полностью отсутствует. Лишенные пятен цвета основного фона ресничные полосы в зависимости от степени развития затылочной полосы выражены очень четко или же полностью исчезают. Проходящие по бокам тела, в той или иной мере выраженные черные или бурые височные полосы несут на себе 1—4 продольных ряда светлых, в области груди голубых глазков. По зубчатому верхнему краю височных полос располагаются иногда небольшие светлые глазки, нередко сливающиеся в сплошную линию. Светлые нижнечелюстные полосы обычно слабо выражены. В период размножения брюхо, грудь, горло и голова снизу яркого желтого или желто-оранжевого цвета. У самцов крайние ряды брюшных щитков и пограничные с ними участки тела, включая расположенные на височных полосах глазки, приобретают в это время ярко-синюю окраску. Такого же цвета небольшие пятна могут появляться и в височной области головы. В летнее время яркая брачная окраска нижней стороны тела значительно блекнет и у части особей сохраняется лишь на брюхе.

Географическое распространение. Основной ареал подвида занимает прежде всего правобережный отрезок долины среднего течения Куры в пределах Грузии, северной Армении и северо-западного Азербайджана — от Гори на западе до северных предгорий хребтов Малого Кавказа в нижнем течении рек Алгети, Храми, Дебета, Акстафачая и Гянджачая на юго-востоке. Обширная изолированная популяция существует в долине среднего течения левого притока Куры — р. Иори на южных склонах Цивгомборского хребта. Северная граница ареала проходит по левому берегу Куры, ближайшим окрестностям Тбилиси (Мцхета, Авчала, Саганлуги, Марткопи и др.), отрогам Карталинского и Цивгамборского хребтов и долине среднего течения р. Иори, примерно

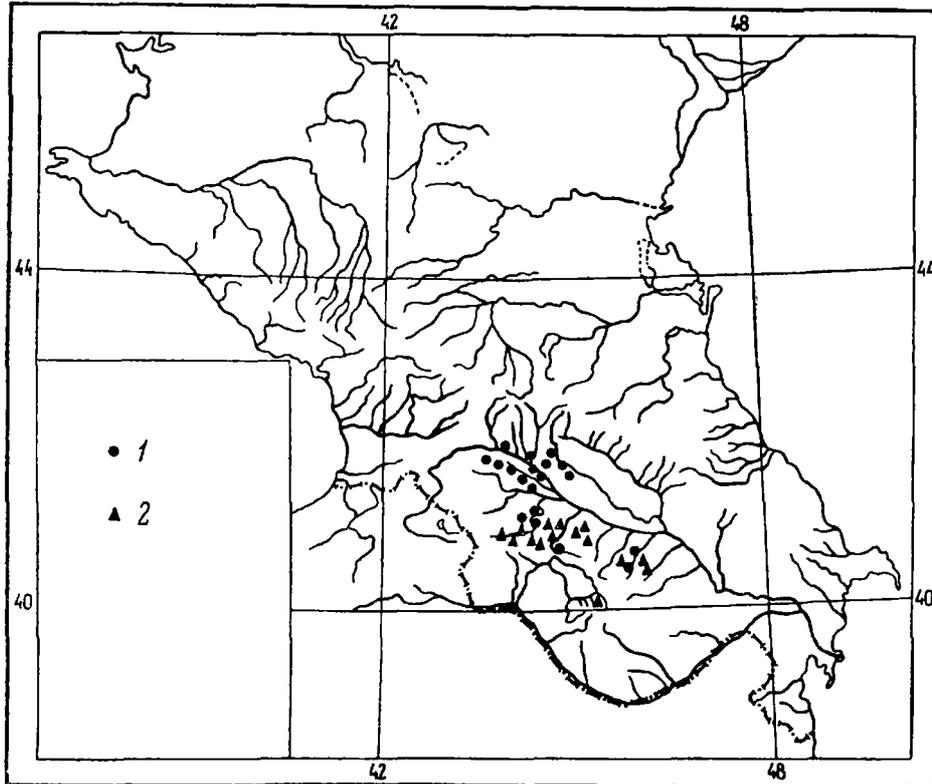


Рис. 32. Основные местонахождения на Кавказе.

1 — *L. s. portschinskii*; 2 — *L. rostombehovi*.

до сел. Бочормы на севере. На юге распространения подвида ограничено предгорьями Триалетского, Сомхетского, Мургузского и Севанского хребтов, где по долинам впадающих в Куру рек проникает довольно высоко в горы. Самые южные местонахождения с запада на восток расположены в окр. курортов Манглиси и Коджори в Грузии, окр. Туманяна (ущелье р. Дебета), г. Степанавана, сел. Куйбышева (ущелье р. Агстева) и в долине среднего течения р. Гянджачая в Азербайджане (рис. 32, 1). Оба последних местонахождения в настоящее время значительно оторваны от основного ареала. В ущелье р. Таны *L. s. portschinskii* встречается совместно с *L. r. obscura*, а в ущелье Дебета и долине Агстева обитает совместно с *L. s. raddei*. На северо-западе ареал подвида заметно перекрывается с ареалом партеногенетического вида *L. dahli*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из 7 популяций с запада на восток, разделенных расстоянием в 35, 15, 15, 35, 30 и 40 км, причем последние три в настоящее время изолированы от основного ареала (табл. 12). Как видно на рис. 33, каждая из исследованных популяций характеризуется весьма значительным

Географическая изменчивость *Lasera saxicola portschinski*

Признаки	Атенское ущелье (Грузия), N = 26 (16 ♂♂, 10 ♀♀)		Окрестности Манглис (Грузия), N = 21 (12 ♂♂, 9 ♀♀)		Окрестности Тбилиси, N = 10 (4 ♂♂, 6 ♀♀)		Окрестности Копюнди близ Тбилиси, N = 18 (10 ♂♂, 8 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	48—55	51.81 ± 0.52	51—61	56.5 ± 0.86	48—55	50.75 ± 1.49	49—59	52.8 ± 0.95
1 ♀♀	51—55	52.7 ± 0.36	51—59	54.00 ± 0.94	45—58	53.17 ± 2.31	53—60	55.88 ± 0.97
2 ♂♂	106—119	112.23 ± 1.24	105—130	111.89 ± 2.45	} 95—110	102.0 ± 2.95	107—122	112.9 ± 1.50
2 ♀♀	85—103	96.89 ± 1.83	91—93	92.5 ± 0.49			100—109	104.4 ± 1.86
3 ♂♂	0.44—0.50	0.46 ± 0.01	0.46—0.55	0.50 ± 0.009	} 0.47—0.59	0.53 ± 0.02	0.42—0.49	0.46 ± 0.002
3 ♀♀	0.53—0.62	0.54 ± 0.01	0.51—0.57	0.54 ± 0.01			0.50—0.55	0.53 ± 0.005
4	52—60	55.65 ± 0.47	52—60	56.67 ± 0.37	51—56	53.3 ± 0.59	50—60	54.61 ± 0.71
5	25—32	27.96 ± 0.34	26—32	28.86 ± 0.36	28—32	29.0 ± 0.48	26—34	28.89 ± 0.47
6	15—22	18.54 ± 0.28	16—19	17.62 ± 0.21	17—20	19.15 ± 0.25	15—21	18.22 ± 0.29
7	9—16	11.81 ± 0.29	8—14	11.57 ± 0.30	10—16	11.95 ± 0.49	9—16	11.5 ± 0.35
7a	0	—	0	—	0	—	0	—
9 ♂♂	23—25	23.94 ± 0.13	23—25	24.17 ± 0.20	24—25	24.5 ± 0.28	23—25	24.00 ± 0.21
9 ♀♀	26—28	27.00 ± 0.29	26—29	27.22 ± 0.36	26—28	27.33 ± 0.33	26—29	27.25 ± 0.31
10	1—1	1.00 ± 0.00	1—2	1.09 ± 0.06	1—2	1.10 ± 0.1	1—2	1.27 ± 0.10
11	2—4	2.73 ± 0.12	2—4	2.47 ± 0.12	3—5	3.30 ± 0.2	2—4	3.00 ± 0.10
11a	0	—	19	—	40	—	11.1	—
12	3—5	3.84 ± 0.12	2—5	3.26 ± 0.13	3—5	3.85 ± 0.20	2—4	3.22 ± 0.13
13 ♂♂	2—3	2.87 ± 0.08	2—3	2.91 ± 0.08	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	9.9 ± 0.09
13 ♀♀	2—3	2.30 ± 0.14	2—3	2.72 ± 0.15	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	2.62 ± 0.17
14	15—20	17.69 ± 0.24	16—20	18.76 ± 0.23	16—18	16.6 ± 0.24	16—21	18.39 ± 0.34
15	5—6	5.57 ± 0.09	4—6	5.19 ± 0.14	4—5	4.8 ± 0.13	4—6	4.89 ± 0.13

Таблица 12 (продолжение)

Признаки	Ущелье р. Иори (Грузия), N = 13 (9 ♂♂, 4 ♀♀)		Степанаван (северная Армения), N = 29 (21 ♂♂, 8 ♀♀)		Ущелье р. Дебета (северная Армения), N = 11 (9 ♂♂, 2 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 128 (81 ♂♂, 48 ♀♀)		
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	σ
1 ♂♂	55—62	58.33 ± 0.74	55—67	61.00 ± 0.76	52—57	53.44 ± 0.62	48—67	55.86 ± 0.41	4.59
1 ♀♀	55—61	58.25 ± 1.37	52—65	58.38 ± 1.4	55—57	56.0 ± 1.00	45—65	53.98 ± 0.6	4.11
2 ♂♂	115—132	123.5 ± 2.61	112—142	124.18 ± 3.05	112—127	117.0 ± 3.43	105—142	116.60 ± 0.90	8.14
2 ♀♀			98—112	102.71 ± 1.89	—	—	85—112	91.01 ± 2.1	14.10
3 ♂♂	0.45—0.48	0.46 ± 0.003	0.47—0.50	0.49 ± 0.003	0.41—0.48	0.45 ± 0.01	0.41—0.55	0.48 ± 0.003	0.030
3 ♀♀			0.52—0.59	0.57 ± 0.009	—	—	0.50—0.62	0.50 ± 0.0079	0.053
4	50—60	55.15 ± 0.76	49—61	55.72 ± 0.49	53—61	58.27 ± 0.62	49—61	55.68 ± 0.24	2.72
5	25—32	28.39 ± 0.52	25—31	27.86 ± 0.3	26—32	28.94 ± 0.64	25—34	28.42 ± 0.164	1.86
6	16—20	18.5 ± 0.4	14—20	17.95 ± 0.22	17—22	18.77 ± 0.38	14—22	18.27 ± 0.11	1.29
7	9—14	11.08 ± 0.30	8—14	11.28 ± 0.22	9—18	13.09 ± 0.73	8—18	11.65 ± 0.13	1.58
7a	0	—	0	—	0	—	—	—	—
9 ♂♂	24—26	25.11 ± 0.26	25—27	25.95 ± 0.15	23—25	24.12 ± 0.99	23—27	24.68 ± 0.12	1.09
9 ♀♀	27—28	27.75 ± 0.24	27—30	28.63 ± 0.39	26—28	27.00 ± 1.00	26—30	26.90 ± 0.12	1.26
10	1—2	1.03 ± 0.05	1—1	1.00 ± 0.00	1—1	1.00 ± 0.00	1—2	1.06 ± 0.02	0.24
11	3—5	3.62 ± 0.16	2—4	2.53 ± 0.10	2—4	2.81 ± 0.18	2—5	2.82 ± 0.019	0.67
11a	38,4	—	10,3	—	18,1	—	—	—	—
12	3—5	4.11 ± 0.17	3—5	4.01 ± 0.09	2—4	3.5 ± 0.59	2—5	3.70 ± 0.059	0.678
13 ♂♂	2—3	2.72 ± 0.15	2—3	2.57 ± 0.10	3—3	3.00 ± 0.00	2—3	2.81 ± 0.107	0.97
13 ♀♀	2—3	2.75 ± 0.23	2—3	2.31 ± 0.16	2—2	2.00 ± 0.00	2—3	2.50 ± 0.07	0.50
14	16—20	18.15 ± 0.37	17—21	19.10 ± 0.19	17—23	19.80 ± 0.51	15—23	18.43 ± 0.12	1.47
15	4—6	5.54 ± 0.18	4—7	5.31 ± 0.12	4—6	5.45 ± 0.20	4—7	5.28 ± 0.05	0.66

размахом изменчивости основных признаков, хотя в целом по большинству показателей все они лишь незначительно отличаются друг от друга.

С другой стороны, крайние значения некоторых признаков, например числа поперечных рядов грудных и брюшных щитков, наблюдаются в изолированной горной популяции в окр. Степанавана в Армении. Популяции из ущелья р. Дебета (окр. Туманяна) и долины р. Агстева в северной Армении обладают хорошо выраженными гибридными признаками вследствие перекрывания с ареалом *L. s. raddei*.

Обращает на себя внимание явная зависимость между размерами тела изученных ящериц и высотой их обитания над уровнем моря,

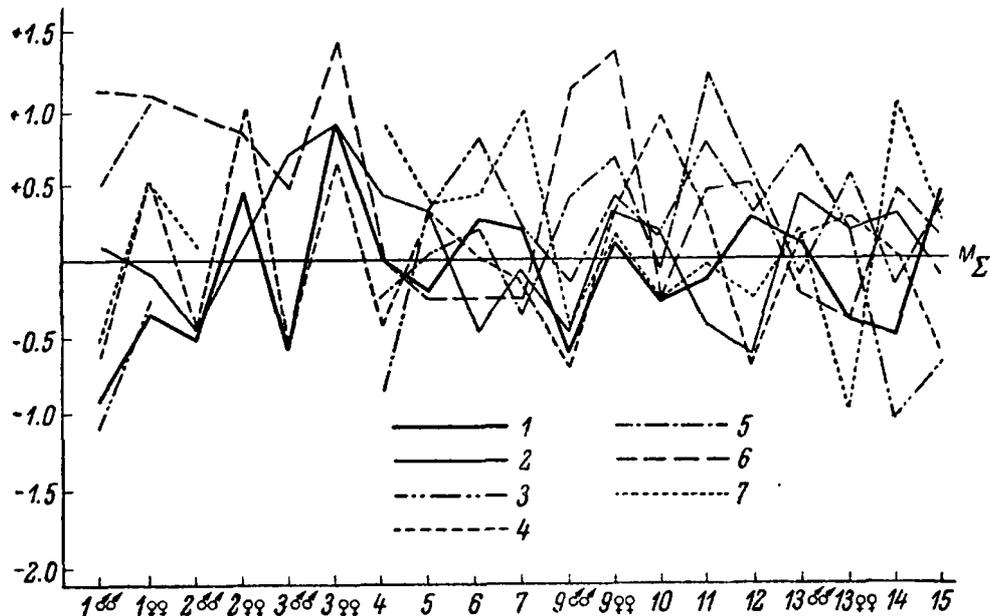


Рис. 33. Сводный профиль изменчивости *L. s. portschinskii*

1 — Атенское ущелье; 2 — Манглиси; 3 — Тбилиси; 4 — Коджори; 5 — долина р. Иори; 6 — Степанаван; 7 — ущелье р. Дебета.

в связи с чем особи из исследованных популяций заметно отличаются по этому признаку друг от друга (рис. 63, E).

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Мегели (Méhely, 1909) включил описанную в 1878 г. Кесслером *Lacerta portschinskii* в синонимы *L. saxicola* var. *chalybdea* Eichw., полагая, что в своей «Fauna Caspio-Caucasia» Эйхвальд (1841) под названием *Zootoca chalybdea* описал одну из форм *Lacerta saxicola* Eversmann. Ошибочность этого мнения была убедительно показана Никольским (1910) и Лантцем и Циреном (Lantz et Cyrén, 1936), которые оставили за описанной Кесслером формой ее первоначальное название — *L. saxicola portschinskii*.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. Грузия: ЗИН, № 14471 (1), Тбилиси; № 14477 (1), Тбилиси; № 16988 (1), Тбилиси; № 17096 (5), Атенское ущелье, № 17103 (3), Тбилиси; № 17429 (20), окр. Бошури, Атенское ущелье; № 17435 (34), между Атени и Тбилиси, Атенское ущелье; № 17483 (10), окр. Тетри-Цкаро; № 17547 (20), Манглиси, ущелье р. Алгети; № 17774 (13), юго-восток Цивгомборского хребта; № 17800 (19); № 17803 (2), ущелье Тедзами. Армения: ЗИН, № 14421 (1), Алаверды; № 16545 (4), окр. ст. Колагеран; № 16765 (7), Алаверды; № 17457 (20), ущелье р. Дзорагета, Степанаван; № 17541 (7), Степанаван, № 17841 (13), ущелье р. Гетика у впадения в р. Агстев. Азербайджан: ЗИН, № 3130 (1), Кировабад; № 17067 (2), ущелье р. Гянджачая.

Lacerta saxicola raddei Boettger, 1892

(Рис. 34; фот. 12)

L. muralis var. *raddei* Boettger, 1892 : 142; Mertens, 1922 : 173; — *muralis* var. *defilippii*, Boulenger, 1904 : 337; 1920 : 288; — *saxicola* var. *defilippii*, Méhely, 1909 : 519, tab. XVIII, fig. 1, 3, Никольский, 1913 : 72;

1915 : 370; — *caucasica* var. *tenuis*, Никольский, 1910 : 496; — *saxicola defilippii*, Соболевский, 1929 : 102; Lantz et Cugén, 1936 : 164; Чернов, 1939 : 111; Терентьев и Чернов, 1949 : 188; Даревский, 1957 : 28.

Лектотип. Зенкенбергский музей (Германия), № 12054, сел. Ньюади в долине Аракса, юго-восточная Армения, колл. Радде и Валентин, 1890.

Описание. Ширина лобносового превышает его длину. Межчелюстной отделен от лобносового или крайне редко касается его в одной точке. Шов между лобносовым и задненосовым щитками обычно несколько короче или равен шву между передним и задним носовыми. Между верхнересничными и надглазничными щитками, разделяя их, расположен в большинстве случаев полный ряд из 6—15 зернышек.

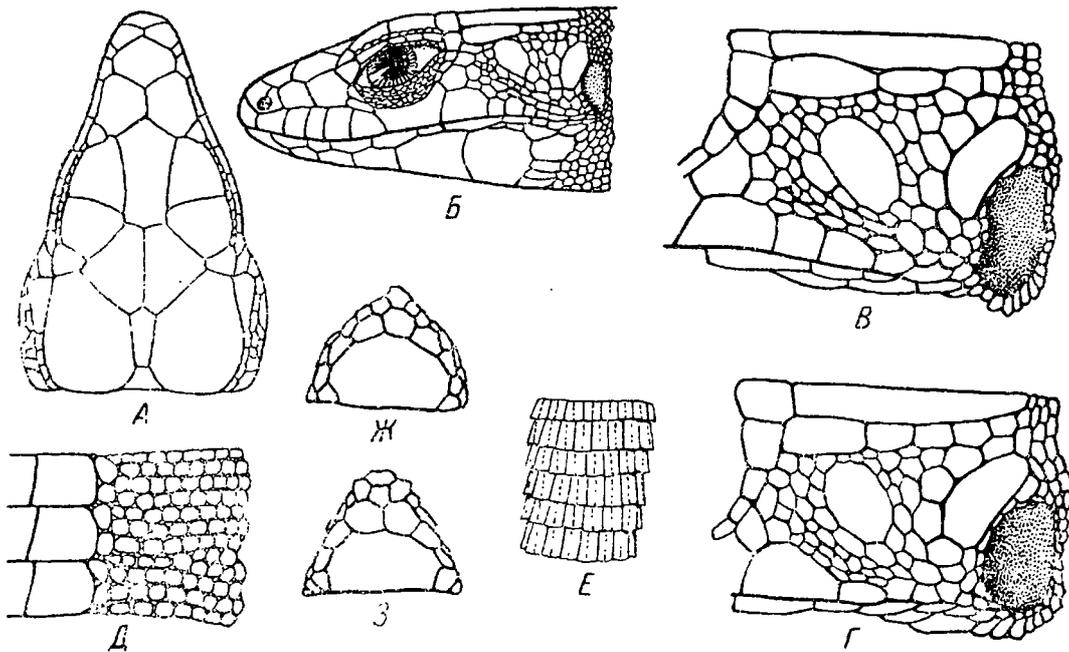


Рис. 34. Основные признаки фolidоза *L. s. raddei*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж, З — анальная область. (А, В — Ньюади в ущелье Аракса, Г — Иджеван, остальные — Талыш).

Верхний заглазничный примерно в 40% случаев касается теменного. Первый верхневисочный длинный или умеренно длинный, несколько сужающийся и тупо обрезанный сзади; впереди него по краю теменных расположено 1—5 хорошо выраженных задневисочных. Между средней величины центральновисочным и небольшим барабанным в наиболее узком месте расположено 2—5 мелких щитков. По средней линии горла до воротника 20—29 чешуй. Чешуя туловища гладкая, умеренно выпуклая; вокруг середины тела в одном ряду 48—62 чешуйки. Крайние брюшные щитки граничат по краям тела с 2—3 туловищными чешуйками у самцов и чаще с 2, чем с 3, у самок; задняя из пограничных чешуек обычно в той или иной мере увеличена. Щитки нижней стороны тела располагаются в 21—27 поперечных рядов у самцов и 23—30 у самок. Анальный большой; впереди него симметрично расположено два более или менее увеличенных преанальных, между которыми нередко вклинивается маленький третий. Бедренных пор 13—23. На нижней стороне бедер, между порами и наружным рядом крупных чешуй, располагается 5—8 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя верхней стороны голени с отчетливо выраженными ребрышками, не превышающая туловищную по величине. Вокруг середины голени в одном ряду 15—22 чешуйки.

Чешуя передней трети хвоста с хорошо выраженными продольными ребрышками, обычно более резкими по бокам; задние края чешуй тупо обрезаны или выдаются очень слабым углом назад. Длина туловища с головой 49—69 мм у самцов и 46—67 мм у самок; отношение ее к длине невосстановленного хвоста составляет 0.43—0.68 у первых и 0.47—0.66 у вторых. Окраска верхней стороны тела самцов и самок коричневатосерая, светло-коричневая, грязно-песочная, табачно-бурая, темно-бежевая или ореховая. Затылочная полоса образована обычно сосредоточенными вдоль хребта неправильной формы многочисленными темными пятнами, располагающимися иногда в два параллельных ряда. Заметно

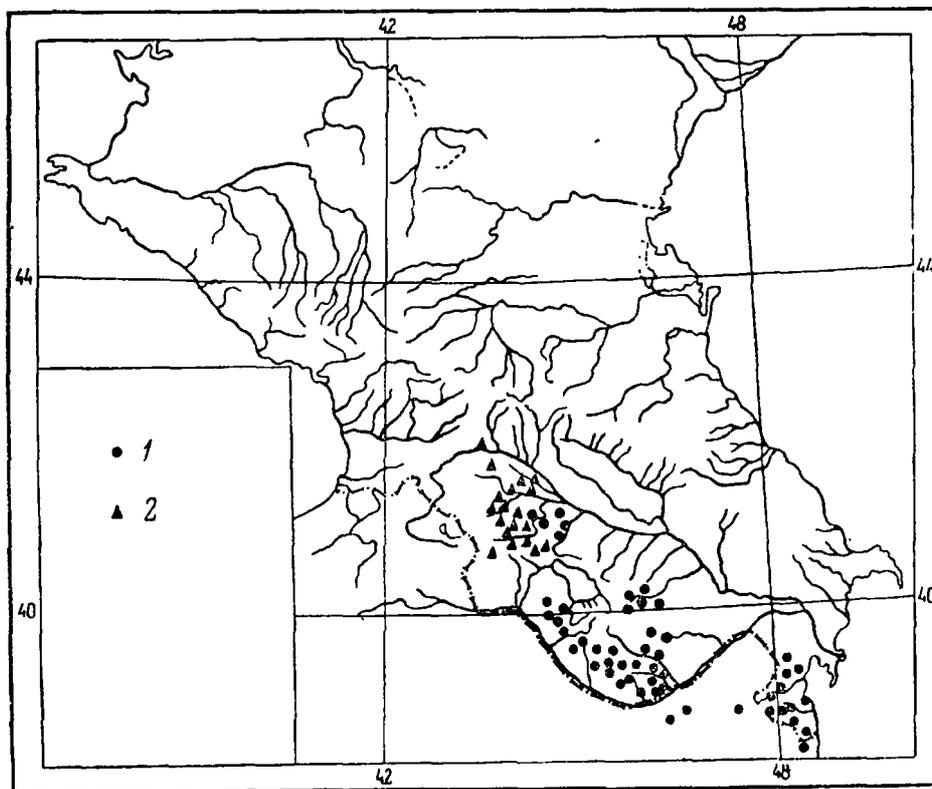


Рис. 35. Основные местонахождения на Кавказе.

1 — *L. s. raddei*; 2 — *L. dahlia*.

варьирующие по ширине височные полосы слагаются из 3—4 рядов более или менее выраженных темных кружков с беловатыми (голубыми на уровне передних ног) центрами. По изрезанному верхнему краю височных полос обычно проходит ряд беловатых глазков, образующих иногда пунктирную ресничную линию. Светлые, в темной окантовке сравнительно крупные глазки обычно ограничивают височные полосы по нижнему краю. Нижняя сторона тела беловатая, голубоватая или зеленовато-белая. В период размножения большинство светлых глазков на боках тела самцов, так же как крайние ряды брюшных щитков, приобретают яркую светло-синюю окраску.

Географическое распространение. Широко распространена на территории восточного Закавказья в пределах южной Армении, юго-западного, западного и юго-восточного Азербайджана и в прилежащих районах северного-западного Ирана.

Северная граница ареала идет по северо-восточным склонам Муровдагского и Карабахского хребтов на Малом Кавказе, затем по северным предгорьям хр. Карадаг в северо-западном Иране и северным и северо-восточным предгорьям Талышских гор в юго-западном Азербайджане.

Южная граница проходит по предгорьям Малого Кавказа в южной Армении и Нахичеванской АССР примерно от ущелья р. Азата на западе, затем по юго-западным предгорьям Зангезурского хребта спускается в ущелье Аракса, продолжаясь на юге в пределах северо-западного Ирана, где точно не выяснена. Небольшие изолированные участки ареала существуют в восточных предгорьях хребта Гугарац и в ущельях рек Дебета и Агстева в северо-западной Армении (рис. 35, 1).

Географическая изменчивость. Были исследованы сборные выборки из 6 популяций (табл. 13), с запада на юго-восток разделенные расстоянием в 150, 70, 50, 70 и 130 км. Крайние северо-западные популяции (Иджеван, Туманян в северной Армении) в настоящее время далеко изолированы от остальной части подвидового ареала. О степени различия исследованных выборок можно судить по рис. 36, из которого следует, что между крайней юго-восточной популяцией

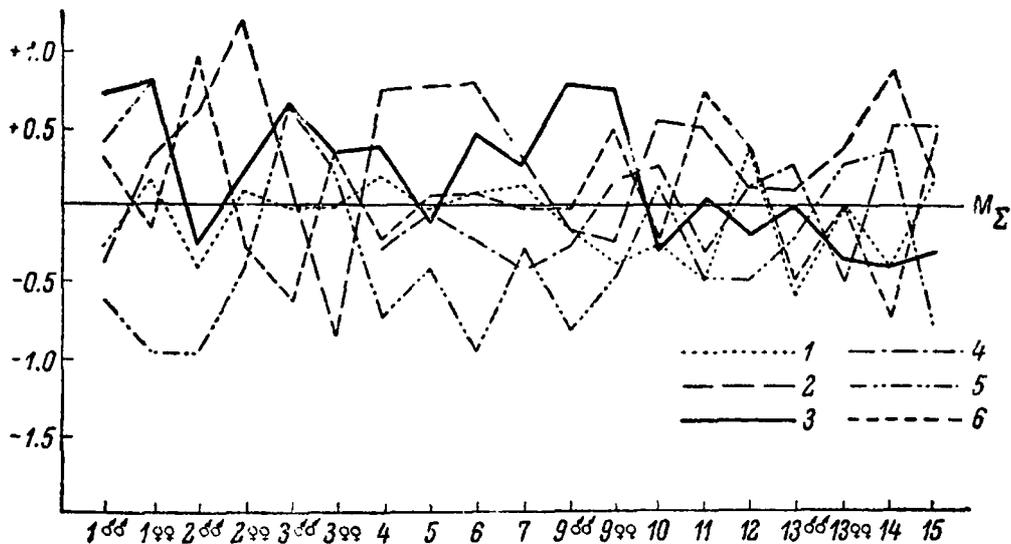


Рис. 36. Сводный профиль изменчивости *L. s. raddei*.

1 — Иджеван—Туманян; 2 — Ордубад—Парага; 3 — Горис—Сисиан; 4 — хр. Карадаг в северо-западном Иране; 5 — Талыш; 6 — ущелье р. Тертера.

(Талыш), с одной стороны, и группой западных популяций, с другой, по отдельным признакам наблюдается хорошо выраженная клинальная изменчивость в сторону увеличения. От ящериц этой группы довольно отличаются особи из северной Армении (Иджеван, Туманян), по ряду показателей уклоняющиеся в сторону обитающего здесь же подвида *L. s. portschinskii*. Что же касается различий в средних размерах тела у ящериц из разных исследованных выборок, то, как видно на рис. 63, они определяются различной высотой их обитания над уровнем моря.

Сравнительные замечания. *L. muralis* var. *raddei* был описан Беттгером (Boettger, 1893) из долины Аракса и позднее сведен Мегели (Méhely, 1909) в синонимы *L. s. defilippii*. Необходимость разграничения обеих названных форм отчетливо сознавали Ланц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936), которые, условно соглашаясь с мнением Мегели, отмечали в то же время, что если их точка зрения подтвердится, то особям из восточного Закавказья необходимо будет возвратить название *L. s. raddei*. Эти исследователи показали также, что описанные Никольским (1913, 1915) формы *L. s. tenuis* и *L. s. tenuis* представляют собой не что иное, как *L. s. difilippii*=(*L. s. raddei*).

Исследованный материал. Армения: ЗИН, № 14395 (7), Зангезур; № 17442 (19), Цав, Кафанский р-н; № 17444 (16), Сисиан; № 17456 (16), Вагравар, Мегринский р-н; № 17460 (10), Арени—Чайкенд, Егегнадзорский р-н; № 17461 (44), Шаки, Сисианский р-н; № 17462 (12), дорога из Гориса в Тех; № 17448 (5), Ноемберян;

Географическая изменчивость *Lacerta saxicola gadei*

Признаки	Иджеван—Туманян (северная Армения), N = 30 (15 ♂♂, 15 ♀♀)		Ущелье р. Тертера (Карабахское нагорье, Азербайджан), N = 30 (12 ♂♂, 18 ♀♀)		Горис—Сисиан (восточная Армения), N = 30 (20 ♂♂, 10 ♀♀)		Ордубад—Парага (Нахичеванская АССР), N = 30 (21 ♂♂, 9 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	53—66	58.53 ± 1.02	57—66	60.92 ± 0.87	57—66	62.50 ± 0.63	49—69	58.24 ± 0.97
1 ♀♀	51—65	58.33 ± 1.37	50—63	56.89 ± 0.77	58—65	64.00 ± 0.71	52—67	58.75 ± 1.52
2 ♂♂	89—131	109.67 ± 3.98	124—127	126.00 ± 0.99	91—128	110.9 ± 4.13	103—139	121.78 ± 3.14
2 ♀♀	85—125	101.88 ± 4.46	90—108	97.75 ± 1.89	95—110	102.5 ± 7.5	93—133	113.33 ± 5.81
3 ♂♂	0.47—0.66	0.53 ± 0.02	0.48—0.51	0.49 ± 0.008	0.45—0.68	0.57 ± 0.02	0.43—0.62	0.48 ± 0.14
3 ♀♀	0.50—0.66	0.56 ± 0.02	0.55—0.65	0.59 ± 0.01	0.53—0.65	0.59 ± 0.06	0.47—0.59	0.52 ± 0.02
4	50—58	53.17 ± 0.36	48—56	52.30 ± 0.29	50—62	53.5 ± 0.49	50—59	54.43 ± 0.38
5	22—29	23.83 ± 0.25	21—27	23.83 ± 0.29	20—27	23.63 ± 0.28	21—29	25.17 ± 0.37
6	13—23	18.02 ± 0.32	15—21	17.95 ± 0.24	16—21	18.60 ± 0.19	16—22	19.18 ± 0.25
7	8—15	10.80 ± 0.31	8—14	10.68 ± 0.24	6—13	11.10 ± 0.23	8—14	11.23 ± 0.20
7a	0	—	6.6	—	0	—	0	—
9 ♂♂	24—26	24.87 ± 0.17	24—26	25.00 ± 0.21	24—27	25.95 ± 0.19	23—27	24.90 ± 0.20
9 ♀♀	24—29	26.53 ± 0.38	26—29	27.56 ± 0.23	26—30	27.80 ± 0.44	25—28	26.78 ± 0.32
10	1—3	1.93 ± 0.06	1—3	1.90 ± 0.07	1—2	1.86 ± 0.06	1—4	2.27 ± 0.12
11	2—4	2.73 ± 0.12	2—5	3.60 ± 0.13	2—4	3.13 ± 0.12	3—5	3.44 ± 0.97
11a	3.3	—	5.3	—	0	—	26.6	—
12	2—5	3.28 ± 0.12	2—5	3.28 ± 0.13	2—4	2.93 ± 0.09	2—5	3.13 ± 0.11
13 ♂♂	2—3	2.96 ± 0.04	2—3	2.66 ± 0.13	2—3	2.85 ± 0.08	2—3	2.9 ± 0.06
13 ♀♀	2—3	2.90 ± 0.07	2—3	2.89 ± 0.07	2—3	2.8 ± 0.13	3—3	3.00 ± 0.00
14	16—20	17.23 ± 0.20	15—17	16.83 ± 0.14	15—19	17.17 ± 0.20	16—22	18.93 ± 0.29
15	5—7	6.10 ± 0.07	6—8	6.30 ± 0.09	5—7	5.90 ± 0.09	6—7	6.13 ± 0.06

Таблица 13 (продолжение)

Признаки	Хребет Карадаг (северо-западный Иран), N = 19 (11 ♂♂, 8 ♀♀)		Талыш (юго-восточный Азербайджан), N = 29 (11 ♂♂, 18 ♀♀)		В целом для подвида, N = 168 (90 ♂♂, 78 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	54—66	61.27 ± 1.01	51—63	57.10 ± 1.27	49—69	59.82 ± 0.43
1 ♀♀	57—65	60.88 ± 1.22	46—62	53.60 ± 1.03	46—67	57.56 ± 0.49
2 ♂♂	—	—	90—116	103.25 ± 5.90	89—139	114.58 ± 1.31
2 ♀♀	—	—	76—106	96.29 ± 4.00	76—133	100.34 ± 1.35
3 ♂♂	—	—	0.51—0.62	0.57 ± 0.02	0.43—0.68	0.53 ± 0.006
3 ♀♀	—	—	0.48—0.66	0.58 ± 0.02	0.57—0.66	0.57 ± 0.007
4	50—54	52.05 ± 0.32	48—54	51.00 ± 0.32	48—62	52.79 ± 0.18
5	20—27	23.80 ± 0.43	20—26	23.10 ± 0.27	20—29	23.90 ± 0.14
6	15—21	17.52 ± 0.29	13—20	16.17 ± 0.27	13—23	17.94 ± 0.13
7	8—13	10.00 ± 0.31	6—14	10.17 ± 0.33	6—15	10.71 ± 0.117
7a	0	—	0	—	0—6.6	—
9 ♂♂	23—26	24.75 ± 0.28	21—26	24.18 ± 0.46	21—27	25.04 ± 0.11
9 ♀♀	25—29	27.13 ± 0.44	23—28	26.50 ± 0.24	23—30	27.01 ± 0.123
10	2—3	2.15 ± 0.08	1—4	2.13 ± 0.09	1—4	2.03 ± 0.03
11	2—5	2.84 ± 0.15	2—3	2.72 ± 0.08	2—5	3.09 ± 0.05
11a	5	—	0	—	0—26.6	—
12	2—5	3.12 ± 0.16	1—4	2.72 ± 0.10	1—5	3.08 ± 0.052
13 ♂♂	2—3	2.95 ± 0.05	2—3	2.77 ± 0.12	2—3	2.86 ± 0.04
13 ♀♀	2—3	2.75 ± 0.15	2—3	2.97 ± 0.03	2—3	2.90 ± 0.033
14	16—20	18.40 ± 0.23	17—20	18.21 ± 0.15	15—22	17.76 ± 0.1
15	5—7	6.30 ± 0.12	5—7	5.62 ± 0.10	5—8	6.05 ± 0.04
						σ
						4.16
						4.34
						12.50
						11.21
						0.065
						0.059
						2.29
						1.78
						1.69
						1.49
						—
						1.06
						1.09
						0.50
						0.72
						—
						0.663
						0.383
						0.30
						1.30
						0.541

№ 17775 (4), Ньюади, Мегринский р-н; № 17776 (15), Татев, Горисский р-н; № 17788 (15), Иджеван; № 17797 (4), Азизбеков; № 17810 (19), окр. ст. Колагеран. *Нахичеванская АССР*: ЗИН, №№ 15391 (1), 15398 (8), 15391 (1), гора Дарры-Даг, Джульфинский р-н; № 17450 (11), Чананаб, Ордубадский р-н; № 17508 (28), Бичинак, Шахбузский р-н; № 17780 (8), Парага, Ордубадский р-н; № 17793 (4), Иланлу-Даг, Джульфинский р-н. *Азербайджан*: № 17055 (3), Дыман, Талыш; № 17064 (19), Орант, Ленкоранская обл.; № 17512 (2), Горсу, Лачинский р-н; № 17799 (25), Кельбаджар, ущ. р. Тертера; 17818 (12), Истису, ущ. р. Тертера; ЗММГУ, № 2508 (10), Шуша, Нагорный Карабах; № 2515 (5), Ленкорань. *Иран* (северо-западный): ЗИН, № 15599 (1), Ардебиль; № 16622 (1), северо-западные склоны горы Богров-Даг; № 16626 (21), Сарка-Дария, хр. Карадаг; № 16910 (5), кочевка Алталых, Богров-Даг; № 17047 (1), гора Салават; № 17484 (2), Ардебиль.

Lacerta saxicola szczerbaki Lukina, 1963

(Рис. 37; фот. 1)

L. saxicola szczerbaki Лукина, 1963 : 57, рис. 1.

Г о л о т и н. Ростовский государственный университет, № 39, окр. г. Анапы, 27 VI 1962, колл. Г. П. Лукина.

О п и с а н и е. Ширина лобносового больше или равна его длине. Межчелюстной не касается лобносового или же (в 12% случаев) касается его в одной точке. Шов между лобносовым и задне носовым не короче шва между передним и задним носовыми. Швы между лобным и предлобными у половозрелых особей в той или иной степени вогнуты внутрь лобного. У 52% особей между двумя предлобными расположено 1—3 маленьких дополнительных щитка. Верхневисочные отделены от надглазничных всегда полным рядом из 9—14 зернышек. Верхний заглазничный не касается теменного или же отделен от него маленьким дополнительным щитком. Первый верхнересничный короткий или умеренно длинный, тупо обрезанный, реже приостренный сзади; расположенные за ним 2—7 задневисочных обычно не отличаются по величине от других мелких щитков височной области. Центральновисочный очень маленький или не выражен вовсе; от первого верхневисочного он отделен 2—5, а от маленького барабанного 3—7 мелкими щитками. По средней линии горла 26—36 чешуй. Чешуя туловища гладкая, заметно выпуклая; посередине тела в поперечном ряду 54—74 чешуи. Брюшные щитки у самцов и самок соприкасаются по бокам тела с тремя туловищными чешуйками, задняя из которых иногда заметно увеличена. Щитки нижней стороны тела располагаются в 23—26 поперечных рядов у самцов и 26—27 у самок. Большой анальный окружен спереди 6—10 щитками, из которых один или два центральных бывают заметно увеличены. Бедренных пор 14—24. Снизу бедер между порами и наружным рядом крупных чешуй расположено 5—7 продольных рядов мелких щитков. Чешуя на верхней стороне голени не крупнее спинной, со слабо развитыми ребрышками. Чешуя передней трети хвоста с боков и сверху с хорошо развитыми продольными киями. Длина туловища с головой 69—88 мм у самцов и 61—80 мм у самок; отношение ее к длине невосстановленного хвоста соответственно составляет 0.46—0.55 и 0.52—0.54.

Основной фон окраски верхней стороны туловища самцов и самок синевато-серый, оливково-серый, темно-песочный или пепельно-серый. Рисунок очень слабо выражен. Центральная затылочная полоса слагается из многочисленных мелких серых, мышино-серых или буроватых пятен, образующих нечеткий сетчатый узор, занимающий всю ширину спины. Широкие височные полосы образованы двумя или тремя сближенными рядами серых или буроватых кружков с беловатыми, а в области передних ног голубыми центрами. По верхнему краю височных полос обычно проходит хорошо заметный ряд светлых ресничных глазков. У большинства особей рисунок тела имеет характерный нечеткий и как бы размытый

Географическая изменчивость *Lacerta saxicola szceerbaeki*

Признаки	Побережье между Анапой и мысом Утриш (по Лукиной, 1963), N = 104 (58 ♂♂, 46 ♀♀)		Окрестности Анапы, N = 16 (9 ♂♂, 7 ♀♀)		В целом для подвида, N = 120 (88 ♂♂, 52 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	max 88	—	69—77	73.75 ± 0.11	69—88	73.75 ± 0.30
1 ♀♀	max 80.1	—	61—76	68.17 ± 2.48	61—80.1	68.17 ± 0.609
2 ♂♂	max 165.1	—	128—166	150 ± 6.2	128—166	150.00 ± 1.25
2 ♀♀	max 156.0	—	107—145	125.0 ± 8.35	107—156	125.00 ± 1.74
3 ♂♂	} 0.44—0.83	—	0.46—0.55	0.49 ± 0.015	0.46—0.55	0.49 ± 0.03
3 ♀♀		—	0.52—0.59	0.55 ± 0.04	0.52—0.59	0.55 ± 0.02
4	54—74	60 ± 0.8	55—62	57.44 ± 0.57	54—74	60.0 ± 0.70
5	26—36	32.0 ± 0.2	28—32	30.44 ± 0.29	26—36	31.79 ± 0.18
6	14—24	20 ± 0.4	19—23	20.75 ± 0.2	14—24	20.10 ± 0.35
7	9—10	12 ± 0.3	10—14	12.41 ± 0.18	9—14	12.05 ± 0.26
9 ♂♂	—	—	23—26	24.13 ± 0.31	23—26	24.13 ± 0.22
9 ♀♀	—	—	26—27	26.83 ± 0.14	26—27	26.83 ± 0.09
10	—	—	2—3	2.25 ± 0.10	2—3	2.25 ± 0.109
11	3—7	4.0 ± 0.14	3—6	4.14 ± 0.18	3—7	4.02 ± 0.12
11a	21	—	40	—	—	—
12	—	—	2—7	4.13 ± 0.25	2—7	4.13 ± 0.25
13 ♂♂	} 3—3	3.0 ± 0.00	3—3	3.0 ± 0.00	3—3	3.00 ± 0.00
13 ♀♀			3—3	3.0 ± 0.00	3—3	3.00 ± 0.00
14	—	—	17—21	18.44 ± 0.37	17—21	18.44 ± 0.37
15	—	—	5—7	6.38 ± 0.15	5—7	6.38 ± 0.15
						σ
						3.30
						6.76
						13.80
						19.20
						0.037
						0.029
						7.70
						2.02
						3.85
						2.87
						0.93
						0.37
						0.43
						1.35
						—
						1.43
						0.00
						0.00
						1.50
						0.60

вид, а в ряде случаев очертания его едва угадываются на общем сероватом фоне. Брюхо самцов весной голубовато-пепельное, палевое или бледно-малиновое, тогда как нижняя сторона бедер и голеней, анальная область и основание хвоста желтовато-оранжевые, а наружные края брюха синевато-серые. У самок брюхо палевое, телесно-розоватое, а нижняя часть головы светло-малиновая. Голова сверху в мелких, иногда едва заметных темных пятнышках и крапинках.

Географическое распространение. Область распространения подвида охватывает главным образом узкую полосу при-

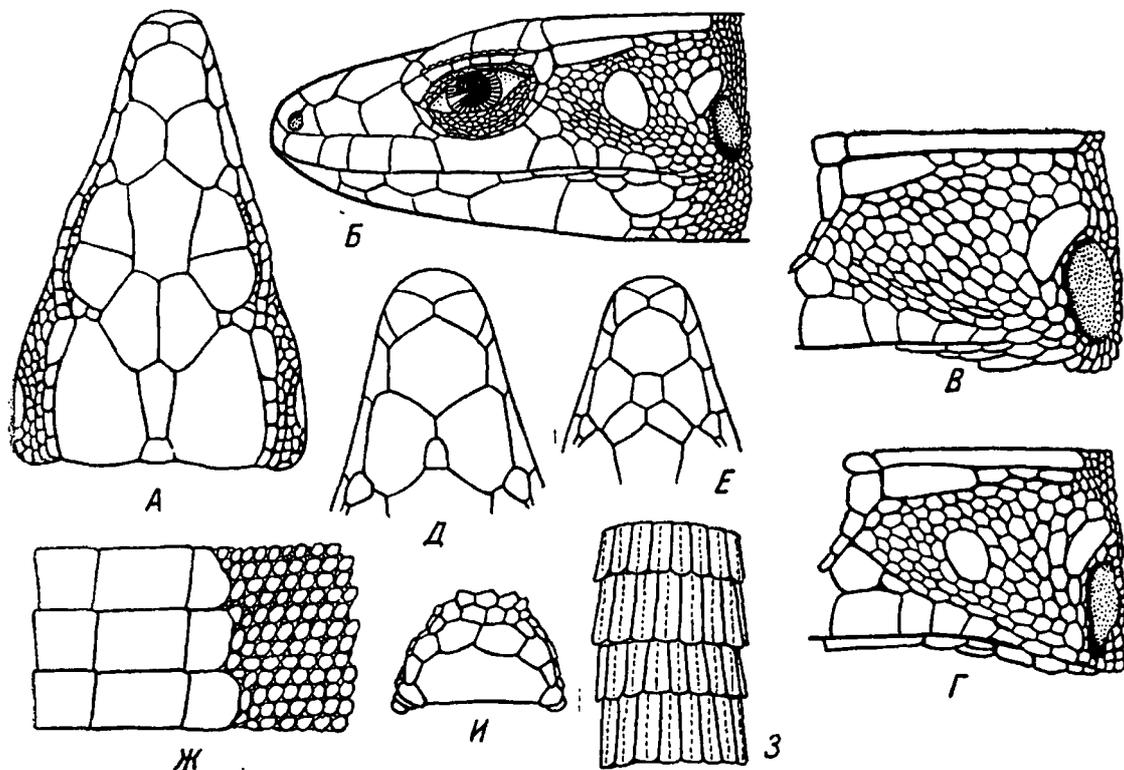


Рис. 37. Основные признаки фolidоза *L. s. szczerbaki*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д, Е — передняя часть пилеуса с добавочными щитками между предлобными; Ж — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками; З — верхняя сторона передней трети хвоста; И — анальная область. (Анапа).

брежных каменистых обрывов от Анапы на севере до мысов Большой и Малый Утриш в западной части Краснодарского края. По всей видимости, к этой форме относятся и «*Lacerta muralis*», обнаруженные Браунером (1903) на Мархотском хребте к северо-востоку от Новороссийска (рис. 10, 4).

Географическая изменчивость не изучена. Как видно из табл. 14, между обеими исследованными выборками наблюдается некоторое клинальное возрастание отдельных признаков фolidоза с севера на юго-восток.

Сравнительные замечания. Судя по максимальным меристическим показателям ряда элементов чешуйчатого покрова и часто наблюдающемуся умножению некоторых щитков пилеуса, *L. s. szczerbaki* является одной из наиболее примитивных форм скальных ящериц в пределах Кавказа, от которой произошли затем близкие подвиды *L. s. dagevskii*, *L. s. lindholmi* и др. Подробнее вопрос этот рассматривается в разделе о филогении.

Исследованный материал. Краснодарский край: ЗИН, № 17835 (18), окр. Анапы; № 17968 (4), побережье между Анапой и Сукко; ЗММУ, № 2502 (1), Анапа.

Lacerta saxicola tristis Lantz et Cyrén, 1936

(Рис. 38; фот. 9)

L. saxicola tristis Lantz et Cyrén, 1936 : 165, 176; Терентьев и Чернов, 1940 : 99; Bodenheimer, 1944 : 25; Mertens, 1952 : 55.

Лектотип. Гетеборгский естественноисторический музей (Швеция), № 2481, Лафака-Дере близ Адапазары в Малой Азии, 1 V 1930, колл. О. Цирен.

Описание. Ширина лобносового заметно превышает его длину. Межчелюстной отделен от лобносового. Шов между лобносовым и задненосовым обычно не короче шва между передним и задним носовыми. Швы между предлобными и лобным прямые. Верхнересничные отделены от надглазничных, как правило, полным рядом зернышек. Верхний заглазничный в большинстве случаев касается теменного. Первый верх-

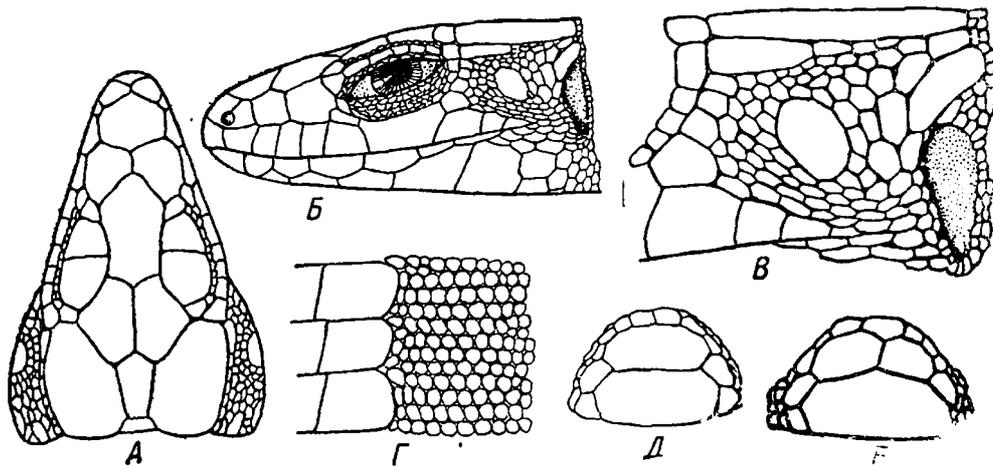


Рис. 38. Некоторые признаки фolidоза *L. s. tristis*.

A — голова сверху; B — голова сбоку; V — височная область; Г — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха самца; Д, Е — анальная область. (Адапазар).

невисочный умеренно длинный, заметно суженный сзади; расположенные за ним 2—5 задневисочных слабо выражены и обычно не отличаются по величине от остальных мелких щитков височной области. Центрально-височный большой или средней величины; между ним и большим, нередко сдвоенным барабанным в наиболее узком месте расположено 1—3 сравнительно крупных щитка. По средней линии горла до воротника 24—32 чешуйки. Чешуя туловища гладкая, выпуклая, иногда слабо коническая, не увеличенная к бокам. Вокруг середины тела в одном ряду 47—57 чешуй. Каждый крайний брюшной щиток граничит по краям тела с 2—4 туловищными чешуйками. Впереди большого анального расположены обычно один или два увеличенных преанальных, реже все преанальные более или менее равны по величине. Бедренных пор 16—22. Чешуя, покрывающая голень сверху, слабо или умеренно килеватая, не превышающая спинную по величине. Чешуя передней трети хвоста сверху с умеренно, на боках с более сильно развитыми ребрышками, задние края чешуй прямо обрезаны или несколько выдаются под тупым углом назад. Длина туловища с головой 62—69 мм у самцов и 62—67 мм у самок. Отношение длины тела к длине невосстановленного хвоста составляет 0.47—0.56.

Окраска верхней стороны тела коричневато-бурая, оливково-серая; оливково-бурая или серовато-коричневая. Затылочная полоса образована сосредоточенными вдоль хребта в той или иной мере выраженными темными пятнами, располагающимися иногда в два параллельных ряда.

Височные полосы слагаются из более или менее явственных темных кружков со светлыми (голубыми в области груди) центрами. По верхнему изрезанному краю височных полос обычно проходит по ряду хорошо заметных светлых глазков. Встречаются особи, рисунок тела которых едва заметен, или, напротив, выражен очень четко. Нижняя сторона желтоватая или беловатая.

Географическое распространение. Распространена на хребтах Болу и Илгаз в западной части Западно-Понтийских гор в северной Анатолии. Помимо типовой территории (окр. Адапазари), известна также из ряда пунктов по дороге между городами Болу, Илгаз и Кастамону в одноименных вилайетах и окр. оз. Абант на высоте 1350 м в вил. Болу (Mertens, 1952) (рис. 15, 2).

Географическая изменчивость. По данным Мертенса (Mertens, 1952), изученная им серия особей с хребта Илгаз в северной Анатолии лишь незначительно отличалась от ящериц из расположенной западнее типовой территории в окр. Адапазари (табл. 15).

Сравнительные замечания. Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936) впервые обратили внимание на значительное морфологическое сходство малоазиатских подвидов *tristis* и *mehelyi* с закавказской формой *obscura*, что является, видимо, свидетельством филогенетической близости указанных форм.

Для более точного установления места рассматриваемой формы в группе *L. saxicola* необходимо привлечение дополнительных материалов из различных районов Турции.

Исследованный материал. Анатолия: ЕИМГ, №№ 2481—2485, 2487 (7), окр. Адапазари; БМ, № 1964.382 (1), Алидаг, выше Болу, вил. Болу.

Lacerta saxicola valentini Boettger, 1892

(Табл. I, А; рис. 39; фот. 18)

L. muralis var. *valentini* Boettger, 1892 : 145; Mertens, 1922 : 173. — *saxicola valentini*, Méhely, 1909 : 543,

Таблица 15

Изменчивость *Lacerta saxicola tristis*

Коллекционный номер	Место нахождения	Пол	Признаки														
			1	2	3	4	5	6	7	9	10	11	12	13	14	15	
БМ, № 1961.382 ЕИМГ, № 2484	Алидаг, вил. Болу. Адапазари, северо-западная Турция.	♂	70	131	0.53	51	20	17/18	9/7	24	1	2/3	3/4	2	17	6	
		♀	61.5	—	—	50	26	17/22	—	—	—	1	1/1	—	—	—	—
ЕИМГ, № 2482 ЕИМГ, № 2487 ЕИМГ, № 2483 ЕИМГ, № 2481, лекто- тип! ЕИМГ, без номера ЕИМГ, № 2485	Там же. » » » » »	♂	62.5	110	0.57	57	26	19/22	—	—	1	2/1	—	3/2	—	—	
		juv.	—	—	—	52	28	16/18	—	—	1	2/2	—	2/2	—	—	—
		♂	60	129	0.46	53	28	20/19	—	—	—	1	1/2	—	2/3	—	—
		♂	69	—	—	54	23	19/19	—	—	—	1	1/2	—	2/3	—	—
ЕИМГ, № 2485	» »	♀	62	105	—	54	28	17/19	—	—	1	1/2	—	3/3	—	—	
		♀	67	—	—	55	30	19/20	—	—	3	2/2	—	2/3	—	—	—

tab. 21, fig. 16; Никольский, 1913: 77; Никольский, 1915: 375; Д а г е в с к у, 19656: 481, fig. 1, 2. — *saxicola armeniaca* (non Méhely), Ч е р н о в (part.), 1939: 113. — *saxicola terentjevi* Д а г е в с к у, 1957: 42, fig. 9.

Г о л о т и п. Зенкенбергский музей (Германия), № 12064, ♂, сел. Базарчай (Базаркент), северо-восточная Армения, колл. Радде и Валентин, 1890.

О п и с а н и е. Ширина лобносового заметно превышает его длину. Межчелюстной отделен от лобносового или, крайне редко (2% случаев), соприкасается с ним узким швом. Шов между лобносовым и задненосовым, как правило, не короче шва между передним и задним носовыми.

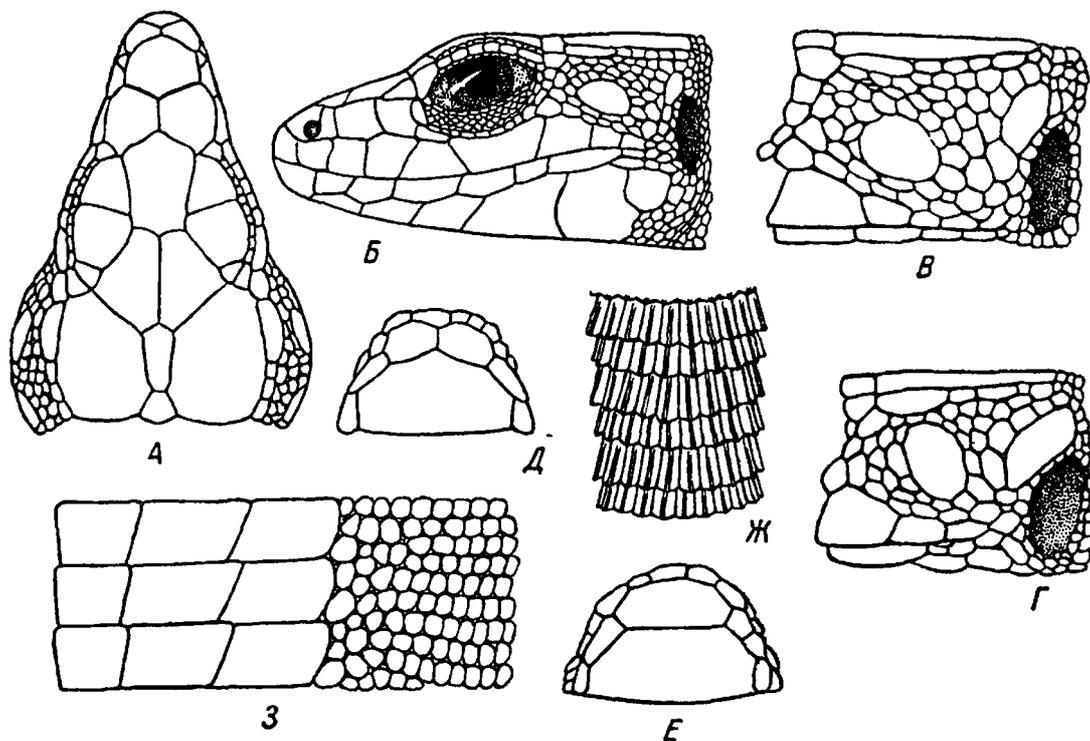


Рис. 39. Основные признаки фolidоза *L. s. valentini*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д, Е — анальная область; Ж — верхняя сторона передней трети хвоста; З — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками самца. (Г, Е — Гукасян, остальные — Лчашен).

Шов между лобным и предлобными прямой. Верхнересничные отделены от надглазничных прерванным или, реже, полным рядом из 2—18 зернышек; в редких случаях эти зернышки отсутствуют вовсе. Верхний заглазничный касается теменного более или менее широким швом. Первый верхневисочный умеренно длинный, с прямо обрезанным задним краем; располагающиеся за ним 1—4 слабо выраженных задневисочных более или менее равны по величине. Центральновисочный большой. Барабанный средней величины; между ним и центральновисочным в наиболее узком месте расположено 1—4 заметно увеличенных щитка. По средней линии горла до воротника 21—29 чешуй. Чешуя туловища гладкая, слабо выпуклая, иногда несколько увеличенная на боках, где между отдельными чешуйками в беспорядке могут располагаться отдельные мелкие зернышки. Вокруг середины тела в одном ряду 41—53 чешуйки. По краям тела с каждым брюшным щитком соприкасаются 2—3 туловищных чешуйки у самцов и 2, реже 3 у самок. Брюшные и грудные щитки соответственно расположены в 23—27 поперечных рядов у первых и 26—30 рядов у вторых. Анальный большой; впереди него симметрично располагается один крупный или, реже, два более мелких увеличенных преанальных. Бедренных пор 14—22. На нижней стороне бедер между

порами и наружным рядом крупных чешуй располагается 3—6 продольных рядов мелких щитков. Чешуя, покрывающая голень сверху, гладкая или очень слабо ребристая, не превышающая по размерам чешую туловища. Вокруг середины голени в одном ряду 18—23 чешуйки. Чешуя первой трети хвоста сверху умеренно, по бокам сильно килеватая; задние края отдельных чешуй тупо обрезаны или несколько выдвигаются тупым углом назад.

Длина туловища с головой 56—70 мм у самцов и 58—77 мм у самок; отношение длины тела к длине невосстановленного хвоста соответственно равно 0.48—0.60 у первых и 0.51—0.69 у вторых.

Основной фон верхней части тела оливково-желтый, желто-зеленый, зеленовато-желтый, светло-зеленый, зеленовато-бурый или оливково-желтый. Четко выраженная затылочная полоса складывается из неправильной формы тесно расположенных, обычно вытянутых поперек крупных черных или грязно-бурых пятен, некоторые из которых покрывают до 30—40 туловищных чешуй. В отдельных случаях, уменьшаясь в размерах, эти пятна образуют сплошной сетчатый узор. Узкие темные полосы, цвета основного фона, ограничиваются по сторонам центральную затылочную полосу и продолжаются на верхней трети хвоста. Резко выраженные широкие черные и черно-бурые височные полосы несут на себе 1—3 продольных ряда округлых светлых (голубых в области груди) глазков, представляющих собой центры слившихся темных колец. Слабо выраженные светлые, иногда с небольшими темными пятнами, нижнечелюстные полосы ограничивают височные полосы на границе с брюхом. Голова сверху с черными, неправильной формы пятнами и крапинками. В период размножения нижняя сторона тела самцов и самок, включая горло и голову, яркого желто-оранжевого цвета. У самцов в это время крайние боковые ряды брюшных щитков и прилегающие к ним участки тела приобретают яркую голубую или светло-синюю окраску.

Географическое распространение. В настоящее время ареал подвида разорван на несколько различных по величине, изолированных участков, приуроченных исключительно к горно-степной зоне Джавахетского нагорья в северо-восточной Турции, южной Грузии и северо-западной Армении, с одной стороны, и ряда хребтов центральной и северо-восточной частей Армении — с другой. Северная граница ареала с запада на восток пересекает Джавахетское плато приблизительно на широте г. Ахалкалаки в Грузии и, захватывая южные отроги Самсарского хребта по западным предгорьям Джавахетского хребта, спускается к югу, достигая окр. сел. Верин-Гукасяна в пределах Армении. Западная граница ареала в Турции точно не установлена, однако, судя по последним находкам, эта ящерица довольно широко распространена здесь на Ялызчамском (Арсиянском) хребте в северо-восточном углу Малой Азии (Даревский, 1965в). На Ширакской и Апаранской равнинах в северной Армении *L. s. valentini* отсутствует, снова появляясь на Арагацком массиве, где ее ареал кольцом охватывает горно-степную зону горы Арагац. Небольшие изолированные популяции имеются здесь также на Цахкунянском и Памбакском хребтах. В центральной и северо-восточной Армении ареал подвида захватывает обращенные к Севану склоны Гегамского и Варденисского хребтов, спускаясь местами, например, в окр. сел. Лчашена, до берегов озера. Далее к востоку область распространения простирается по северо-восточным склонам Зангезурского хребта, в правобережной долине р. Воротана, где восточная граница ареала точно не выяснена (рис. 29, 2).

Географическая изменчивость. Анализировались выборки из 6 популяций, с запада на восток разделенных расстоянием 140, 70, 40, 25 и 35 км (табл. 16). Все они, за исключением 3-й и 4-й,

Географическая изменчивость *Lacerta saxicola valentini*

Признаки	Арсанский хребет (северо-восточная Турция), N=7 (4 ♂♂, 3 ♀♀)		Окрестности Гукасяна (северо-западная Армения), N=21 (13 ♂♂, 8 ♀♀)		Сел. Карырашен (западный склон горы Арагац), N=14 (7 ♂♂, 7 ♀♀)		Окрестности Апарана (северо-восточный склон горы Арагац), N=16 (7 ♂♂, 9 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂	65—69	67.00 ± 0.91	59—66	61.69 ± 0.68	63—69	66.57 ± 0.78	60—66	62.29 ± 1.00
1 ♀♀	61—71	65.33 ± 2.94	62—73	68.25 ± 1.32	60—74	68.29 ± 1.79	58—76	65.67 ± 1.96
2 ♂♂	120—136	128.33 ± 4.64	117—130	120.0 ± 1.74	135—138	136.33 ± 0.88	100—112	107.0 ± 2.5
2 ♀♀	101—115	108.0 ± 7.00	—	—	94—140	122.00 ± 4.48	101—135	122.33 ± 10.7
3 ♂♂	0.51—0.57	0.53 ± 0.01	0.51—0.52	0.51 ± 0.001	0.49—0.50	0.49 ± 0.003	0.54—0.60	0.56 ± 0.01
3 ♀♀	0.56—0.60	0.58 ± 0.02	—	—	0.51—0.64	0.55 ± 0.04	0.52—0.58	0.54 ± 0.01
4	45—49	47.57 ± 0.52	41—46	43.29 ± 0.40	45—52	48.07 ± 0.56	41—49	45.06 ± 0.49
5	25—29	26.43 ± 0.48	22—27	24.19 ± 0.35	23—28	25.14 ± 0.46	21—27	24.5 ± 0.46
6	18—20	18.50 ± 0.28	15—21	17.31 ± 0.26	16—22	18.68 ± 0.40	14—19	16.59 ± 0.07
7а	8—13	10.28 ± 0.58	6—12	8.93 ± 0.33	2—11	8.11 ± 0.70	2—12	7.56 ± 0.71
7	0	—	33	—	35.7	—	43.7	—
9 ♂♂	26—26	26.00 ± 0.00	23—27	25.00 ± 0.34	25—27	26.29 ± 0.36	24—27	26.00 ± 0.44
9 ♀♀	28—28	28.00 ± 0.00	26—30	28.12 ± 0.48	27—29	27.72 ± 0.29	27—29	28.00 ± 0.23
10	1—1	1.00 ± 0.00	1—1	1.00 ± 0.00	1—1	1.00 ± 0.00	1—2	1.06 ± 0.06
11	1—3	2.57 ± 0.24	1—3	1.88 ± 0.09	2—3	2.5 ± 0.13	1—4	2.09 ± 0.22
12	2—3	2.42 ± 0.19	1—4	2.48 ± 0.12	2—4	2.68 ± 0.14	1—3	2.18 ± 0.17
13 ♂♂	2—3	2.37 ± 0.25	2—3	2.54 ± 0.13	2—3	2.5 ± 0.19	2—3	2.57 ± 0.19
13 ♀♀	2—3	2.50 ± 0.31	2—3	2.19 ± 0.13	2—3	2.86 ± 0.14	2—3	2.05 ± 0.07
14	—	—	18—22	19.81 ± 0.25	19—23	21.36 ± 0.33	18—22	19.63 ± 0.26
15	—	—	4—6	4.62 ± 0.12	3—5	4.43 ± 0.17	4—5	4.37 ± 0.12

Таблица 16 (продолжение)

Признаки	Памбакский хребет (северная Армения), N = 7 (5 ♂♂, 2 ♀♀)		Северо-западные склоны Гегамского хребта у сел. Лчашена (центральная Армения), N = 23 (9 ♂♂, 14 ♀♀)		В целом для подвидов, N = 88 (45 ♂♂, 43 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	56—70	64.2 ± 2.98	63—70	67.22 ± 0.83	56—70	64.40 ± 0.51
1 ♀♀	67—74	70.5 ± 3.36	66—77	70.78 ± 0.96	58—77	68.44 ± 0.76
2 ♂♂	—	—	115—143	121.17 ± 4.36	100—143	121.68 ± 1.64
2 ♀♀	—	—	102—123	112.56 ± 1.93	94—140	116.81 ± 1.15
3 ♂♂	—	—	0.48—0.59	0.55 ± 0.01	0.48—0.60	0.53 ± 0.004
3 ♀♀	—	—	0.56—0.69	0.62 ± 0.01	0.51—0.69	0.58 ± 0.007
4	45—50	47.0 ± 0.72	44—53	48.04 ± 0.45	41—53	46.25 ± 0.29
5	23—27	24.86 ± 0.55	22—28	24.96 ± 0.33	21—29	24.83 ± 0.22
6	15—19	16.71 ± 0.41	15—20	17.3 ± 0.23	14—22	17.44 ± 0.13
7	0—10	6.24 ± 0.97	1—12	6.74 ± 0.56	0—13	7.87 ± 0.28
7a	90	—	60.8	—	—	—
9 ♂♂	25—27	25.8 ± 0.38	24—26	25.67 ± 0.23	23—27	25.67 ± 0.16
9 ♀♀	28—29	28.5 ± 0.5	27—30	28.57 ± 0.25	26—30	28.18 ± 0.17
10	1—1	1.00 ± 0.00	1—2	1.13 ± 0.07	1—2	1.04 ± 0.021
11	2—3	2.50 ± 0.19	1—3	2.39 ± 0.12	1—4	2.25 ± 0.072
12	1—3	2.21 ± 0.26	2—4	2.71 ± 0.12	1—4	2.49 ± 0.067
13 ♂♂	2—3	2.7 ± 0.21	2—3	2.61 ± 0.16	2—3	2.56 ± 0.074
13 ♀♀	2—3	2.5 ± 0.5	2—3	2.71 ± 0.10	2—3	2.30 ± 0.073
14	18—21	19.57 ± 0.43	19—23	20.48 ± 0.24	18—23	20.21 ± 0.13
15	4—6	4.71 ± 0.28	4—5	4.39 ± 0.10	3—6	4.48 ± 0.065
						σ
						3.75
						4.98
						11.01
						7.56
						0.033
						0.046
						2.79
						2.08
						1.30
						2.66
						—
						1.08
						1.13
						0.20
						0.68
						0.633
						0.50
						0.48
						1.25
						0.583

а возможно также 1-й и 2-й, в настоящее время разобщены друг от друга и образуют различные по величине изолированные участки ареала. Как видно на рис. 40, изученные выборки по большинству меристических показателей фолидоза очень сходны, причем минимальные значения ряда признаков оказываются, как правило, в крайних западных, а максимальные — в крайних восточных частях ареала. Хотя отдельные признаки, например количество зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками, дают при этом довольно четкую картину клинальной изменчивости с запада на восток, в целом картина такой изменчивости, характерная для форм, обладающих непрерывным ареалом, у *L. s. valentini* отсутствует, видимо в связи с изолированностью

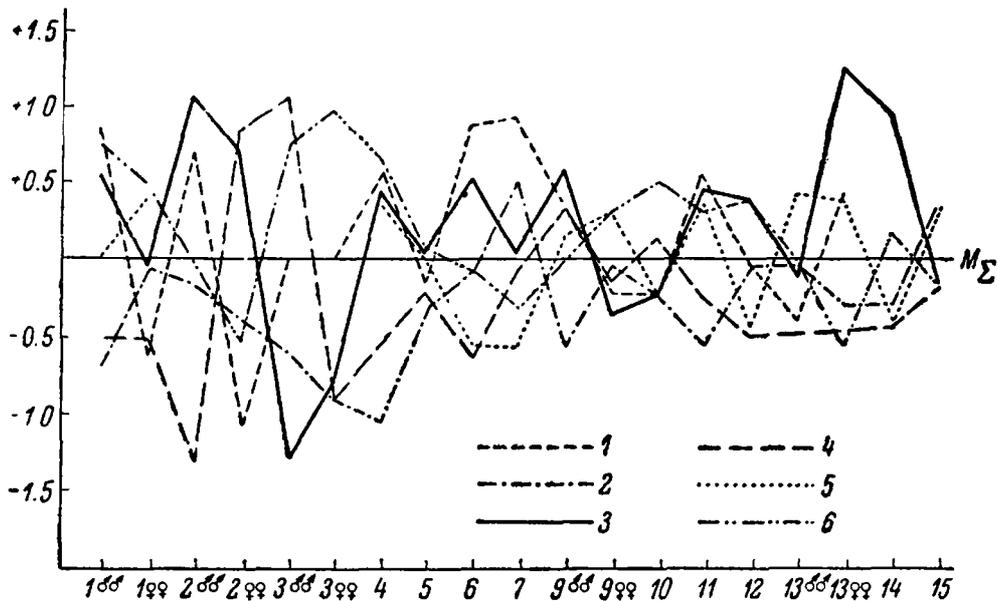


Рис. 40. Сводный профиль изменчивости *L. s. valentini*.

1 — Арсиянский хребет; 2 — Гунасян; 3 — Апаран; 4 — Кармрашен; 5 — Памбакский хребет; 6 — Лчашен.

отдельных частей ее ареала. Своеобразную картину круговой клины обнаруживает изменчивость ряда признаков в кольцевом ареале на горе Арагац в Армении. Как видно на рис. 40, максимальные значения большинства признаков наблюдаются здесь на северо-восточном склоне и в окр. Апарана, тогда как минимальные — на диаметрально противоположном юго-западном склоне в окр. сел. Кармрашена. Как показывает дополнительное исследование популяции с северо-западного склона в Артикском районе, те же меристические признаки имеют здесь промежуточную величину и, таким образом, в целом направление клины в сторону возрастания происходит по часовой стрелке — с запада на северо-восток. Отметим также, что по размерам тела ящерицы из исследованных выборок сравнительно мало отличаются друг от друга, что можно объяснить их обитанием примерно на равных высотах в горно-степной зоне.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Беттгер (Boettger, 1892) описал свою *L. muralis* var. *valentini* по двум экземплярам из восточной Армении, причем типом для описания послужил добытый в 1890 г. экспедицией Радде и Валентина экземпляр из сел. Ньюади, расположенного на высоте около 500 м в ущелье Аракса. Мегели (Méhely, 1909) рассматривал эту форму уже в качестве подвида *L. s. valentini* (под этим названием она фигурирует и в более поздних работах Никольского (1913, 1915)), тогда как Буланже (Boulenger, 1913, 1920) отождествил ее с мегелевским подвидом *L. s. armeniaca*.

Лантц и Цирен (Lantz et Cugén, 1936), ознакомившись с обоими известными экземплярами *L. s. valentini*, оставляют вопрос о положении этого подвида открытым и совсем не приводят его в списке кавказских форм.

В последнее время Даревский (1965а, 1965б) показал, что описанная им в 1957 г. из горной Армении *L. s. terentjevi* представляет собой не что иное, как *L. s. valentini*, типовой территорией которой следует считать не ущелье Аракса, а сел. Базарчай на высоте около 2000 м над ур. м. в восточной Армении, через которое в свое время проходил маршрут экспедиции Радде и Валентина (Radde, 1890). По своим морфологическим признакам рассматриваемая форма сильно отличается от остальных подвигов *L. saxicola*, на что в свое время уже обратил внимание Р. Мертенс (Mertens, 1922), предложивший рассматривать ее в качестве самостоятельного вида. Поскольку *L. s. valentini* обнаруживает известное сходство с малоазиатской *L. s. lantzicyreni*, вопрос о ее таксономическом ранге необходимо решать наряду с изучением этой последней, для чего необходимы дополнительные материалы из северо-восточной Турции.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. Армения: ЗИН, № 14197 (4), Казанчи, Гукасянский р-н; № 14393 (1), Чкаловка, Севанский р-н; № 14911 (5), гора Агбаба, Гукасянский р-н; № 16072 (5), гора Агмаган, Нор-Баязетский р-н; № 16766 (3), Лчашен, Севанский р-н; № 16549 (10), окр. Апарана; № 16677 (14), Кармрашен, Талинский р-н; № 16932 (6), восточный склон горы Арагац; № 17777 (3), Мисханский хребет у сел. Такялу; № 17806 (7), Памбакский хребет у сел. Ахундов; № 17826 (10), Лчашен, Севанский р-н; № 17829 (20), окр. Гукасяна; № 17938 (11), окр. Карвансара, Мартунинский р-н; ЗИНА (7), северо-западные склоны горы Арагац у г. Артика; (11), верховья Манташского ущелья, Артикский р-н; (2), южные склоны горы Арагац в верховьях р. Амберда; ЗМФ, № 12064 (1), Базарчай, Сисианский р-н; № 12065 (1), Базарчай, Сисианский р-н. Грузия: ГМГ (4), окр. Ахалкалаки; ЗИНА (4), окр. Богдановки. Турция (северо-восточная): ЕИМВ, № 18383 (6), западные склоны хр. Яллызчам; № 18384 (2), восточные склоны хр. Яллызчам.

ГРУППА RUDIS

Lacerta rudis rudis Bedriaga, 1886

(Рис. 41; фот. 14)

Podarcis depressa С а м е р а н о (part.), 1878 : 539. — *Lacerta depressa* var. *rudis* Bedriaga, 1886 : 275 (259). — *muralis* var. *depressa* f. *modesta*, Boettger (part.), 1892 : 140. — *muralis* var. *depressa*, Boulenger, 1904 : 337, tab. XXII, fig. c; 1913 : 196, tab. XXII, fig. 7, 7a, 8. — *muralis* var. *rudis* Boulenger, 1920 : 290. — *saxicola rudis*, Méhely, 1909 : 529, tab. 20, fig. 7; Никольский, 1915 : 373; Lantz et Cugén, 1936 : 165; Терентьев и Чернов, 1949 : 187.

Г о л о т и п. Неизвестен. Описана Бедрягой (Bedriaga, 1886) по экземплярам из Батуми.

О п и с а н и е. Ширина лобносового превышает, реже равна его длине. Межчелюстной отделен от лобносового или изредка соприкасается с ним в одной точке. Шов между лобносовым и задненосовым не короче шва между передним и задним носовыми. Швы между предлобными и лобным прямые или слабо вогнуты внутрь лобного. Верхнересничные отделены от надглазничных полным или в той или иной мере прерванным рядом из 13—25 зернышек. Верхний заглазничный обычно более или менее широким швом касается теменного. Первый верхневисочный длинный или умеренно длинный, заметно суженный сзади. Позади верхневисочного на границе с теменным расположено 2—6 мелких, слабо выраженных задневисочных. Большой или средней величины центральновисочный отделен от верхневисочного 2—4, а от барабанного умеренной величины 1—5 продольными рядами мелких щитков. У взрослых особей, особенно у самцов, мелкие щитки височной области нередко несут на себе короткие притупленные шипики или тупые продольные ребрышки.

Воротник не зазубрен. По средней линии горла до воротника 20—32 чешуйки. Чешуя туловища выпуклая, заметно увеличенная на боках, как правило, с выраженными в той или иной мере продольными ребрышками или коническими бугорками, всегда более четкими в задней трети спины и на границе с брюхом. Вокруг середины тела в одном ряду 38—53 чешуйки. Брюшные щитки соприкасаются по бокам тела с 3, реже с 2 туловищными чешуйками у самцов и 2, реже 3 у самок; соответственно брюшные и грудные щитки располагаются в 21—25 поперечных рядов у первых и 24—28 у вторых. Анальный большой, впереди него симметрично расположены один крупный или, реже, два или три более мелких

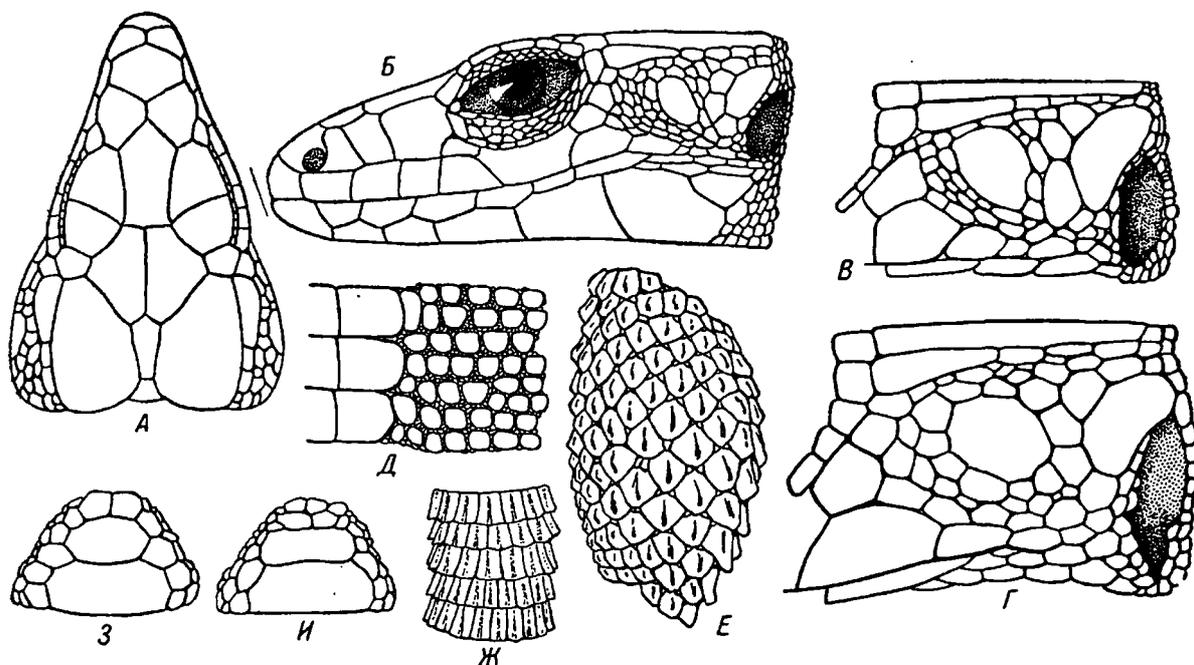


Рис. 41. Основные признаки фolidоза *L. r. rudis*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха самки; Е — верхняя сторона голени; Ж — верхняя сторона передней трети хвоста; З, И — анальная область. Г—Ж — Местия, остальные — Аджария).

преанальных. Бедренных пор 13—25. На нижней стороне бедер между бедренными порами и наружным краем увеличенных чешуй расположено 4—6 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя, покрывающая голень сверху, значительно крупнее спинной, с хорошо развитыми продольными ребрышками и обычно мелкими зернышками по углам; средние чешуйки, как правило, заметно крупнее краевых. Вокруг середины голени в одном ряду 10—15 чешуй. Верхние и боковые чешуи хвоста с сильно развитыми продольными ребрышками, тупо обрезанные сзади или вытянутые более или менее выраженным углом назад; в верхней трети хвоста концы ребрышек заметно вздернуты и образуют острые шипики, вследствие чего хвост взрослых особей выглядит шиповатым. На нижней стороне хвоста чешуйки со сглаженными, но вполне заметными продольными ребрышками. Длина туловища с головой 63—85 мм у самцов и 54—83 мм у самок; отношение ее к длине невосстановленного хвоста соответственно равно 0.48—0.60 у первых и 0.47—0.63 у вторых.

Окраска верхней стороны тела самцов зеленая, светло-зеленая, зеленая как плющ, оливково-зеленая, буровато-зеленая, темно-песочная, бледно-бурая или бурая; самок — темно-песочная, оливково-серая, темно-мышинно-серая или ореховая. Центральная затылочная полоса образована сосредоточенными посредине спины крупными вытянутыми поперек черными или темно-бурыми пятнами и ограничена по сторонам более или менее широкими, лишенными рисунка полосками цвета основного

фона, иногда с четкими светлыми рябинами. Височные полосы образованы обычно тремя рядами более или менее четко выраженных, соприкасающихся друг с другом черных или бурых кружков с хорошо заметными беловатыми (голубыми на уровне передних ног) центрами. Верхние края этих полос ограничены обычно четкими беловатыми глазками, слагающими пунктирные височные линии. Брюхо и нижняя сторона головы и горло самцов зеленовато-желтое, желтоватое, сизо-зеленоватое, голубоватое или голубое. Самки снизу желтоватые или сизо-зеленоватые. В период размножения крайние брюшные щитки самцов и пограничные с ними участки тела ярко-синие или фиолетовые.

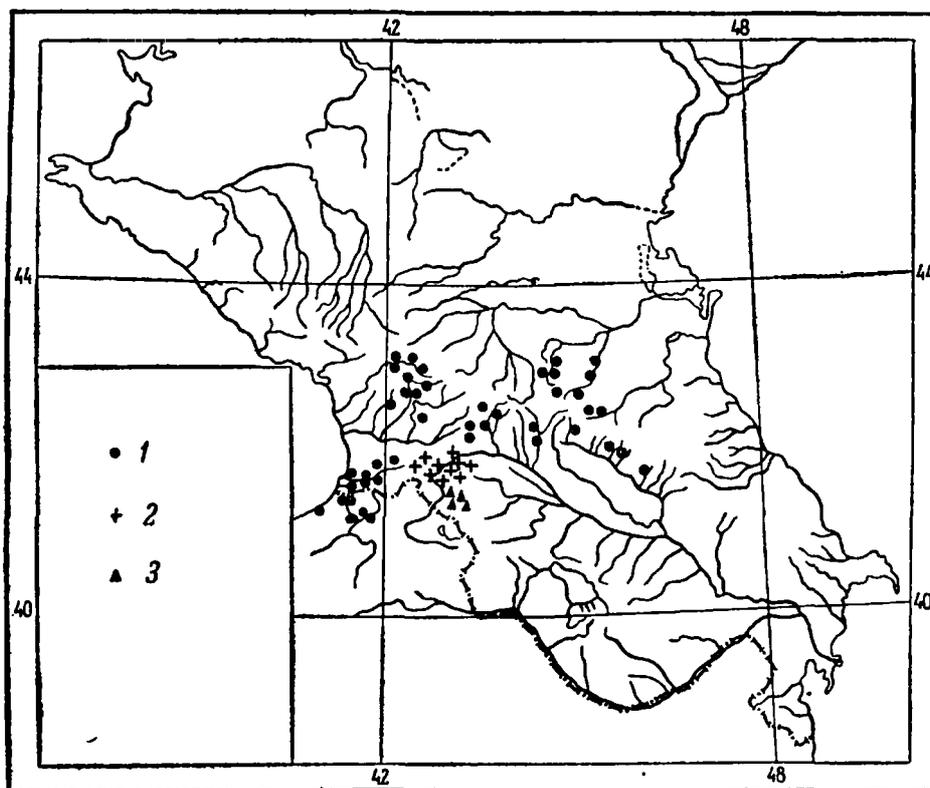


Рис. 42. Основные местонахождения на Кавказе и в северо-восточной Турции.

1 — *L. r. rudis*; 2 — *L. r. obscura*; 3 — *L. r. macromaculata*.

Географическое распространение. Обладает широким ареалом, встречаясь в северо-восточной Турции и Западном Закавказье, с одной стороны, и на Большом Кавказе в пределах северной Грузии, северо-западного Азербайджана и горной Чечено-Ингушетии — с другой. Юго-западная граница ареала проходит в Малой Азии по северным склонам Понтийского хребта где на севере распространение подвида ограничено береговой линией, а на востоке захватывает долину нижнего течения р. Чороха и его притоков. В Аджарии обычна в долине р. Аджарис-Цкали и ее притоков, берущих начало на склонах Месхетского, Шавшетского и Арсиянского хребтов. По северным предгорьям Месхетского и далее по Сурамскому хребту достигает южных предгорий Большого Кавказа, где широко распространена в пределах северной Грузии, южной Осетии и северо-западного Азербайджана — от долины среднего и верхнего течения р. Ингури в Мингрелии и Сванетии на западе до окр. Закатал на востоке. Южная граница ареала на Главном хребте проходит по предгорьям Эгрисского, Лечхумского и Рачинского хребтов до Накалакеви и Кутаиси на юге, затем по предгорьям хребтов, ограничивающих с севера Внутреннекартлинскую равнину, и, пересекая Картлинский и Кахетинский хребты, продолжается далее по южным пред-

Географическая изменчи

Признаки	Аджария, N = 41 (17 ♂♂, 24 ♀♀)		Верхняя Сванетия (окрестности Местиа), N = 26 (14 ♂♂, 12 ♀♀)		Сурамский перевал и южная Осетия (окрестности курорта Джава), N = 29 (15 ♂♂, 14 ♀♀)	
	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$
1 ♂♂	66—81	75.35±0.84	65—85	77.64±1.4	63—73	67.93±0.81
1 ♀♀	59—80	70.27±1.35	65—84	73.58±1.72	60—74	65.40±1.18
2 ♂♂	125—154	143.83±4.35	138—163	148.20±4.63	113—145	130.10±2.94
2 ♀♀	100—137	119.62±3.37	118—129	124.83±1.65	103—123	113.09±1.79
3 ♂♂	0.50—0.59	0.53±0.01	0.52—0.60	0.54±0.01	0.48—0.59	0.51±0.01
3 ♀♀	0.47—0.63	0.55±0.01	0.53—0.61	0.57±0.009	0.52—0.62	0.57±0.008
4	38—52	45.64±0.53	38—45	41.58±0.38	41—51	45.97±0.53
5	22—32	28.98±0.35	20—29	25.31±0.37	22—31	26.17±0.35
6	15—25	20.02±0.30	13—19	16.58±0.25	15—22	18.12±0.27
7	5—14	11.25±0.26	10—16	12.12±0.27	3—13	7.71±0.46
7a	4.9	—	0	—	68.9	—
9 ♂♂	22—24	23.24±0.04	22—24	23.29±0.19	23—25	23.87±0.17
9 ♀♀	24—28	25.54±0.19	25—27	26.08±0.23	25—27	26.29±0.17
10	1—3	1.14±0.10	1—2	1.15±0.07	1—2	1.14±0.06
11	1—4	2.14±0.09	1—2	1.71±0.08	1—4	2.17±0.12
11a	9—5	—	0	—	0	—
12	2—6	3.43±0.12	3—6	4.00±0.15	2—5	3.47±0.13
13 ♂♂	2—3	2.74±0.10	2—3	2.14±0.09	2—3	2.4 ±0.13
13 ♀♀	2—3	2.16±0.10	2—2	2.00±0.00	2—3	2.10±0.07
14	11—15	12.97±0.18	11—14	11.81±0.16	10—13	12.10±0.16
15	4—6	4.75±0.09	4—6	5.04±0.10	4—6	5.14±0.10

горьям Большого хребта в долине Алазани до Закатальского заповедника в пределах Азербайджана. Обширная изолированная популяция существует на северных склонах Большого хребта в Чечено-Ингушетии, откуда эта ящерица впервые была указана Черновым (1929) из ущелья правого притока Терека — р. Армхи. Проведенные нами специальные исследования показали, что она широко распространена здесь на северных и отчасти южных склонах Бокового хребта в междуречье Терека и Аргуна, приблизительно до линии, соединяющей окр. сел. Терского и Советского на севере (рис. 42, 1). В северо-восточной Турции и Аджарии ареал рассматриваемой формы почти повсеместно перекрывается с ареалом *L. s. parvula*, а на южных и северных склонах — с ареалом *L. caucasica*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из 5 популяций, расположенных в различных частях ареала подвида (табл. 17). На южных склонах Большого хребта с запада на восток исследованные популяции разделены расстоянием 120 и 260 км, тогда как крайние южная и северная выборки (в Аджарии и Чечено-Ингушетии) расположены на расстоянии 270 км друг от друга. Отметим также, что популяция в Чечено-Ингушетии в настоящее время изолирована на северном склоне Главного хребта и оторвана от основной части ареала, лежащего на юге. Характер изменчивости исследованных выборок представлен на рис. 43. Отвлекаясь от аджарской и чечено-ингушской популяций, можно видеть, что на южном склоне Главного хребта подавляющее большинство признаков фолидоза обнаруживает четкую клинальную изменчивость в сторону возрастания с запада на восток, что подтверждается также не включенным в таблицу дополнительным анализом промежуточной выборки из окр. Пасанаури в ущелье Белой Арагвы.

вость *Lacerta rudis rudis*

Закавказье (северо-западный Азербайджан), N = 5 (3 ♂♂, 2 ♀♀)		Чечено-Ингушетия (Северный Кавказ), N = 20 (8 ♂♂, 12 ♀♀)		В целом для подвида, N = 121 (57 ♂♂, 64 ♀♀)		
пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	σ
73—75	74.00±0.57	63—72	69.13±1.06	63—85	73.02±0.72	5.48
54—65	59.50±5.5	60—74	67.08±1.27	54—84	68.89±0.65	5.23
141—146	143.50±2.5	132—140	136.67±2.40	113—163	140.27±1.54	11.65
—	—	—	—	100—137	119.04±1.57	12.6
0.51—0.53	0.52±0.01	0.50—0.55	0.52±0.01	0.48—0.60	0.52±0.003	0.028
—	—	—	—	0.47—0.63	0.56±0.003	0.030
45—47	46.2 ± 0.49	44—53	48.20±0.49	38—53	45.29±0.31	3.48
24—27	25.60±0.60	26—32	28.85±0.33	20—32	27.36±0.22	2.52
16—18	16.8 ± 0.35	15—20	18.08±0.22	13—25	18.37±0.18	2.02
5—10	7.5 ± 0.64	2—12	5.68±0.59	2—16	9.51±0.28	3.15
50.0	—	90	—	—	—	—
24—25	24.33±0.33	21—25	24.00±0.46	21—25	23.58±0.104	0.79
26—27	26.50±0.50	26—28	27.00±0.17	24—28	26.11±0.11	0.954
1—2	1.2 ± 0.20	1—2	1.65±0.10	1—3	1.23±0.056	0.618
2—3	2.3 ± 0.21	1—3	2.35±0.13	1—4	2.10±0.056	0.625
0	—	0	—	—	—	—
2—5	3.5 ± 0.38	3—5	3.85±0.13	2—6	3.63±0.07	0.775
2—3	2.50±0.31	2—3	2.37±0.17	2—3	2.44±0.06	0.50
2—3	2.5 ± 0.40	2—3	2.12±0.09	2—3	2.12±0.04	0.332
12—13	12.20±0.20	10—14	12.38±0.23	10—15	12.38±0.09	1.00
5—5	5.00±0.00	5—6	5.10±0.06	4—6	4.97±0.05	0.55

С другой стороны, отдельные признаки обнаруживают также клинальное изменение с юга на северо-восток (от Аджарии через Сурамский хребет в Чечено-Ингушетию).

Как и у многих других форм скальных ящериц, максимальные размеры тела (признаки 1 и 2) наблюдаются у ящериц, обитающих на большей высоте над уровнем моря. Следует также отметить, что ящерицы из Верхней Сванетии, помимо крупной величины, отличаются при жизни довольно яркой голубой окраской горла, особенно интенсивной у взрослых самцов.

Дерюгин (1901) и Боденгеймер (Bodenheimer, 1944) уже отметили чрезвычайно высокую изменчивость ряда признаков у изученных ими ящериц из окр. Трабзона, что подтверждается также и на исследованном нами материале из ряда пунктов между Трабзоном и Синопом. Анализ этого материала показывает, что на Черноморском побережье северо-восточной Турции существует хорошо выраженная зона гибридизации между *L. rudis* и малоазиатской формой *L. s. lantzicyreni*, ареалы которых отчасти перекрываются на южных предгорьях Восточно-Понтийского хребта.

Нужно также отметить, что экземпляры с Черноморского побережья Турции по ряду показателей фоллидоза заметно отклоняются от особей из Аджарии и с Главного хребта, что позволяет допускать существование здесь особого подвида, отличного от номинальной формы. Об этом свидетельствуют и данные Дерюгина (1899), что скальные ящерицы из окр. Трабзона отличаются чрезвычайно яркой желтой окраской нижней стороны тела, чего никогда не наблюдается у *L. rudis* из Закавказья.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Бедряга (Bedriaga, 1886) описал свою *Lacerta depressa* var. *rudis* из окр. Батуми, а в дальнейшем Мегели (Méhely, 1909) и Никольский (1913, 1915) распространили это

название также на ящериц из Аджарии, северо-восточной Турции и южных склонов Главного Кавказского хребта. Несмотря на то что типовые экземпляры *Podarcis depressa* Cameron, 1878 (или по крайней мере некоторые из них) происходят из окр. Трабзона, вопрос о существовании на Черноморском побережье Турции *L. s. rudis* длительное время оставался спорным. Хотя Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936) выразили сомнение в принадлежности к этой форме нескольких просмотренных ими экземпляров из Трабзона, Боденхеймер (Bodenheimer, 1944) на составленной им карте указывает ее для целого ряда пунктов на побережье между Синопом, Трабзоном и Ризе. Для окр. Трабзона эта ящерица в последнее время была указана и нами (Даревский,

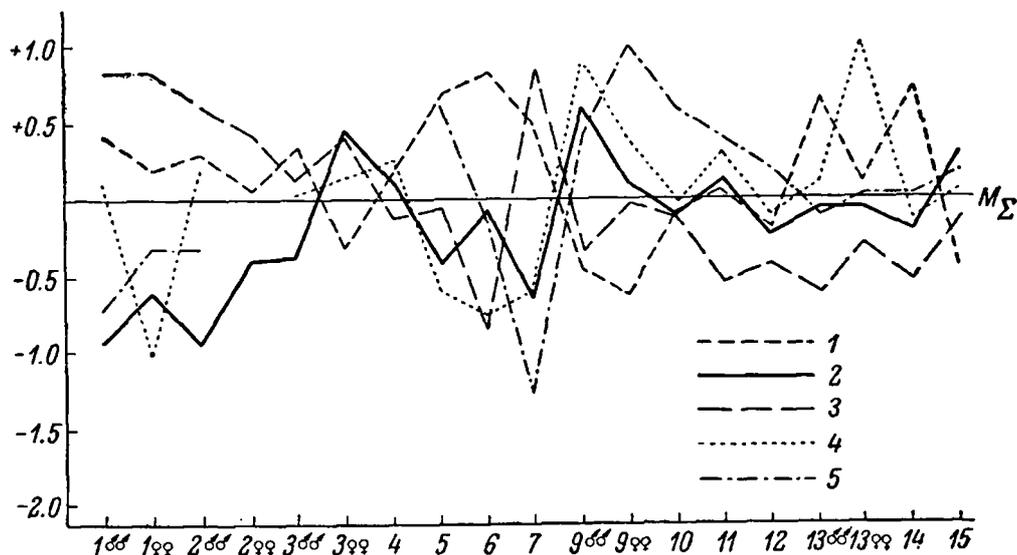


Рис. 43. Сводный профиль изменчивости *L. r. rudis*.

1 — Аджария; 2 — Сурамский перевал; 3 — Верхняя Сванетия; 4 — Закаталы; 5 — Чечено-Ингушетия.

19656). Четкие морфологические отличия *L. rudis*, также как отсутствие промежуточных форм при совместном ее обитании с *L. caucasica*, *L. mixta*, *L. armeniaca*, *L. s. brauneri*, *L. s. daghestanica* и *L. s. parvula*, убедительно свидетельствуют в пользу видовой самостоятельности рассматриваемой формы.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. *Грузия*: ЗИН, № 3382 (1), Черная Арагва; № 13226 (1), Лагодехи; № 17745 (16), Сурамский перевал; № 17796 (3), Горная Тушетия, Омало; № 17814 (23), ущелье Ингури у впадения р. Накры; № 17875 (10), Местия, Верхняя Сванетия; ГМГ (7), Пасанаури; (4), Леберде, Гегечкорский р-н; (6), Нижняя Сванетия, Лентехи; (2), Джвари, Цаленджихский р-н. *Аджария*: ЗИН, № 13500 (3), Зеленый Мыс близ Батуми; № 13501 (4), Зеленый Мыс; № 17515 (9), Шуахевский р-н; № 17517 (5), Чвана, Шуахевский р-н; № 17518 (13), Кеда, дорога на Мериси; № 17522 (5), р. Чаквис-Цкали, Кобулетский р-н; № 17523 (8), Кеда, дорога на Октомбери. *Южная Осетия*: ЗИН, № 17733, окр. курорта Джава. *Азербайджан*: ЗИН, № 17838 (4), Закаатальский заповедник, р. Котехчай. *Чечено-Ингушетия*: ЗИН, № 15607 (2), Солш, Горная Ингушетия; № 17878 (13), ущелье р. Армхи, 8 км выше впадения в Терек; № 17882 (4), ущелье р. Аргуна, 4 км выше сел. Советского. *Турция* (северо-восточная): ЗИН, № 10688 (6), р. Ичхан-Су, Артвинский вил.; № 10689 (5), Кварцханы, Артвинский вил.; № 10690 (2), Ипхреул-Су, Артвинский вил.; № 10693 (5), р. Ичхан-Су, Артвинский вил.; № 10818 (1), Салолеттопасский пост. Артвинский вил.; № 13824 (1), Дзансуль, Артвинский вил.; № 13446 (1), Дзансуль, Артвинский вил.; № 17971 (1), Трабзон; ЕИМВ, № 18385, 2, 4 (2), Мериемана, близ Трабзона; № 18384 (1), хр. Ялнызчам, восточный склон; ЗМФ, № 11981 (1), Трабзон; № 12004 (1), Синоп; № 12008 (1), Синоп; № 12009 (1), Синоп.

Lacerta rudis macromaculata ssp. n.

(Рис. 44; фот. 16)

Г о л о т и п. ЗИН АН СССР, № 17940, ♂, окр. г. Ахалкалаки в Грузии, около 1800 м над ур. м., 24 VI 1961, колл. И. С. Даревский (рис. 60, В).

П а р а т и п ы. ЗИН АН СССР, № 17440 (21), ущелье р. Ахалкалак-
кичая ниже г. Ахалкалаки в Грузии, 21 VII 1959, колл. И. С. Дарев-
ский.

О п и с а н и е г о л о т и п а. Ширина лобносового больше его
длины. Межчелюстной отделен от лобносового (в ряду паратипов иногда
касается его в одной точке). Шов между лобносовым и задненосовым
примерно равен по ширине шву между передним и задним носовыми.
Швы между предлобными и лобным прямые (у части паратипов несколько
вогнуты внутрь лобного). Между верхнересничными и надглазничными
с каждой стороны расположен разделяющий их ряд из 9 и 10 зернышек.

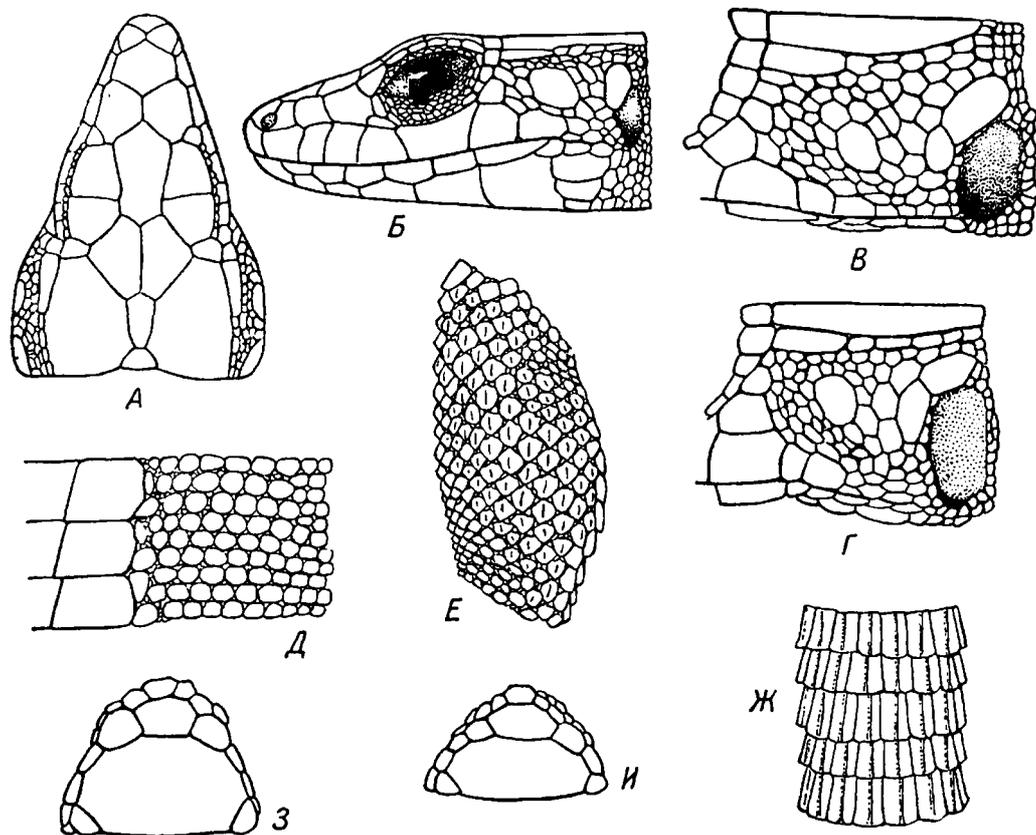


Рис. 44. Основные признаки фolidоза *L. r. macromaculata*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная
область между туловищной чешуей и брюшными щитками; Е — верхняя сторона
голеней; Ж — верхняя сторона передней трети хвоста; З, И — анальная область.
(А—И — Ахалкалаки).

Верхний заглазничный по сторонам головы коротким швом касается
теменного (у части паратипов они отделены друг от друга). Первый верх-
невисочный длинный, несколько суженный и тупо обрезанный сзади;
располагающиеся позади передневисочных мелкие, неправильной формы
щитки, в числе 4 и 5, примерно равны по величине. Средней величины
центральновисочный отделен от передневисочного и небольшого барабан-
ного с каждой стороны головы соответственно 2 и 2 и 2 и 3 рядами
мелких щитков. Воротник очень слабо зазубрен (у большинства парати-
пов прямой). По средней линии горла до воротника 30 чешуй. Чешуя
туловища выпуклая, на боках коническая, со слабыми следами продоль-
ных ребрышек в задней трети спины и на границе с брюхом (в ряду пара-
типов следы ребрышек выражены более четко или отсутствуют вовсе).
Вокруг середины тела 48 чешуй. Брюшные щитки соприкасаются по
бокам тела с 2 туловищными чешуйками и располагаются в 25 попереч-
ных рядов. Большой и широкий анальный окружен спереди рядом из
8 щитков, средний из которых значительно крупнее других (в ряду пара-

типов впереди анального расположен 1 средней величины или же 2 или 3 симметрично лежащих маленьких преанальных).

Бедренных пор с каждой стороны соответственно 18 и 19. На нижней стороне правого бедра, между порами и наружным рядом увеличенных чешуй, расположено 5 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя, покрывающая голень сверху, с четкими ребрышками и заметно превосходит туловищную по величине. Вокруг середины голени в одном ряду 17 чешуй. Чешуя передней трети хвоста с четкими ребрышками, задние края которых, особенно с боков, заметно вздернуты в виде шипиков; задние края хвостовых чешуй тупо обрезаны или слегка вытянуты в виде очень тупого угла. Длина туловища с головой 73 мм, отношение ее к длине невосстановленного хвоста составляет 0.52. Окраска верхней стороны тела желтовато-зеленая, более темная по хребту. Затылочная полоса образована вытянутыми поперек крупными черными пятнами, составляющими густой сетчатый узор, распростирающийся на всю ширину спины. Боковые височные полосы слагаются из трех рядов слившихся друг с другом черных кружков с отчетливыми зеленовато-белыми (голубыми в области груди) центрами. Прижизненная окраска брюха, нижней части головы и горла ярко-желтая. Крайние ряды брюшных щитков светло-синие.

В ряду паратипов окраска верхней стороны тела самцов и самок варьирует в пределах желтовато-зеленой, зеленой как плющ, серо-желтой и буровато-зеленой, а слагающие затылочную и височные полосы крупные черные пятна располагаются иногда настолько густо, что в значительной мере закрывают проступающий между ними основной зеленый фон тела. У части особей затылочная полоса сосредоточена посредине спины, оставляя по сторонам в той или иной мере широкие, лишённые рисунка полоски цвета основного фона. Окраска брюха варьирует от ярко-желтой и зеленовато-желтой до зеленовато-серой.

Таблица 18

Изменчивость
Lacerta rudis macrotasulata

Признаки	Ущелье р. Ахалкалакичя (южная Грузия), N = 24 (14 ♂♂, 10 ♀♀)		
	пределы вариации	$M \pm m$	σ
1 ♂♂	60—73	66.86 ± 1.08	4.06
1 ♀♀	62—74	67.30 ± 1.33	4.20
2 ♂♂	110—140	124.63 ± 3.17	8.96
2 ♀♀	110—135	120.72 ± 2.87	7.60
3 ♂♂	0.51—0.56	0.53 ± 0.006	0.01
3 ♀♀	0.53—0.58	0.55 ± 0.007	0.02
4	43—54	48.5 ± 0.65	3.16
5	20—34	25.96 ± 0.61	3.00
6	16—25	18.65 ± 0.35	1.72
7	9—13	10.27 ± 0.38	1.87
9 ♂♂	23—25	24.43 ± 0.19	0.72
9 ♀♀	26—28	26.9 ± 0.23	0.74
10	1—1	1.0 ± 0.00	0.00
11	1—3	1.91 ± 0.88	0.43
11a			
12	3—7	4.52 ± 0.17	0.86
13 ♂♂	2—3	2.46 ± 0.04	0.15
13 ♀♀	2—2	2.0 ± 0.00	0.00
14	12—18	14.96 ± 0.24	1.17
15	4—6	4.79 ± 0.10	0.50

Изменчивость основных признаков в ряду паратипов представлена в табл. 18.

Географическое распространение. Обладает ограниченным ареалом в ущелье верхнего течения Куры и ее правого притока р. Ахалкалакича в южной Грузии, от сел. Аспиндзы на севере до г. Ахалкалаки и ущелий рек Кырбулака и Паравани в центральной части Джавахетского плато на юге (рис. 42, 2). В ущелье р. Карбулака ареал рассматриваемой формы перекрывается с ареалом *L. armeniaca*. Известны также места совместного обитания с *L. s. valentini*.

Географическая изменчивость. В ущелье Куры между г. Ахалцыхе и сел. Аспиндзой встречаются особи, по ряду показателей занимающие промежуточное положение между *L. r. obscura* и *L. r. macromaculata*.

Сравнительные замечания. По всем признакам рассматриваемая форма наиболее близка к *L. r. obscura*, четко отличаясь от нее особенностями окраски и некоторыми меристическими показателями фоллидоза, а также более крупной величиной.

Исследованный материал. Грузия: ЗИН, № 17440 (21), ущелье р. Ахалкалакича ниже г. Ахалкалаки; № 17441 (8), окр. Ахалкалаки, № 17470 (11), окр. Ахалкалаки; ГМГ (11), ущелье Куры между Ахалцыхе и сел. Аспиндзой.

Lacerta rudis obscura Lantz et Cyrén

(Табл. I, B; рис. 45; фот. 15)

L. saxicola obscura Lantz et Cyrén, 1936: 165, 176; Терентьев и Чернов, 1949: 188. — *saxicola rudis*, Петров, 1964: 53.

Голотип. Не выделен. Описана Лантцем и Циреном по экземплярам из окр. Боржом.

Описание. Ширина лобносового превышает или равна его длине. Межчелюстной отделен от лобносового или изредка соприкасается с ним узким швом. Шов между лобносовым и заднеушным не короче и часто шире шва между передним и задним носовым. Швы между предлобным и лобным прямые или незначительно вогнуты внутри лобного. Между верхнересничными и надглазничными, разделяя их, расположен полный, крайне редко прерванный ряд из 4—17 зернышек. Верхний заглазничный коротким швом или в одной точке обычно касается теменного. Первый верхневисочный короткий или умеренно длинный, несколько суженный сзади; задневисочные в числе 2—7 не отличаются по величине от остальных мелких щитков височной области или же выражены очень слабо. Средней величины центральновисочный отделен от верхневисочного 2—5, а от умеренной величины барабанного 1—4 продольными рядами мелких щитков. В ряде случаев центральновисочный не выражен вовсе. Воротник не зубчат. По средней линии горла до воротника 25—32 чешуйки. Чешуя туловища выпуклая или коническая, заметно увеличенная на боках тела, нередко с продольными ребрышками, выраженными в той или иной мере, всегда более четкими в задней трети спины и на границе с брюхом. Брюшные щитки соприкасаются по бокам тела с 2—3 туловищными чешуями у самцов и самок; соответственно брюшные и грудные щитки располагаются в 21—26 поперечных рядов у первых и 22—27 у вторых. Анальный большой; впереди него симметрично расположен один крупный, закругленный сзади, или, реже, два увеличенных преанальных. Бедренных пор 15—22. На нижней стороне бедер между бедренными порами и наружным рядом крупных чешуй расположено 4—6 продольных рядов мелких щитков. Чешуя, покрывающая сверху голень, заметно крупнее туловищной, с хорошо развитыми продольными ребрышками, причем средние чешуйки заметно крупнее

краевых. Вокруг середины голени в одном ряду 13—17 чешуй. Верхние и боковые чешуи в передней трети хвоста с хорошо развитыми продольными ребрышками, тупо обрезанные сзади или вытянутые под тупым углом назад; на боковых чешуйках концы ребрышек заметно вздернуты в виде небольших шпиков. Длина туловища с головой 55—71 мм у самцов и 56—69 у самок, ее отношение к длине нерегенерированного хвоста у тех и других составляет 0.43—0.59 и 0.46—0.56. Окраска верхней стороны тела самцов тускло-зеленая, зеленая как плющ, буровато-зеленая, темно-песочная, буровато-коричневая, бурая или темно-бурая, самок — темно-песочная, ореховая, коричневато-бурая или оливково-серая. Центральная затылочная полоса образована сосредоточенными

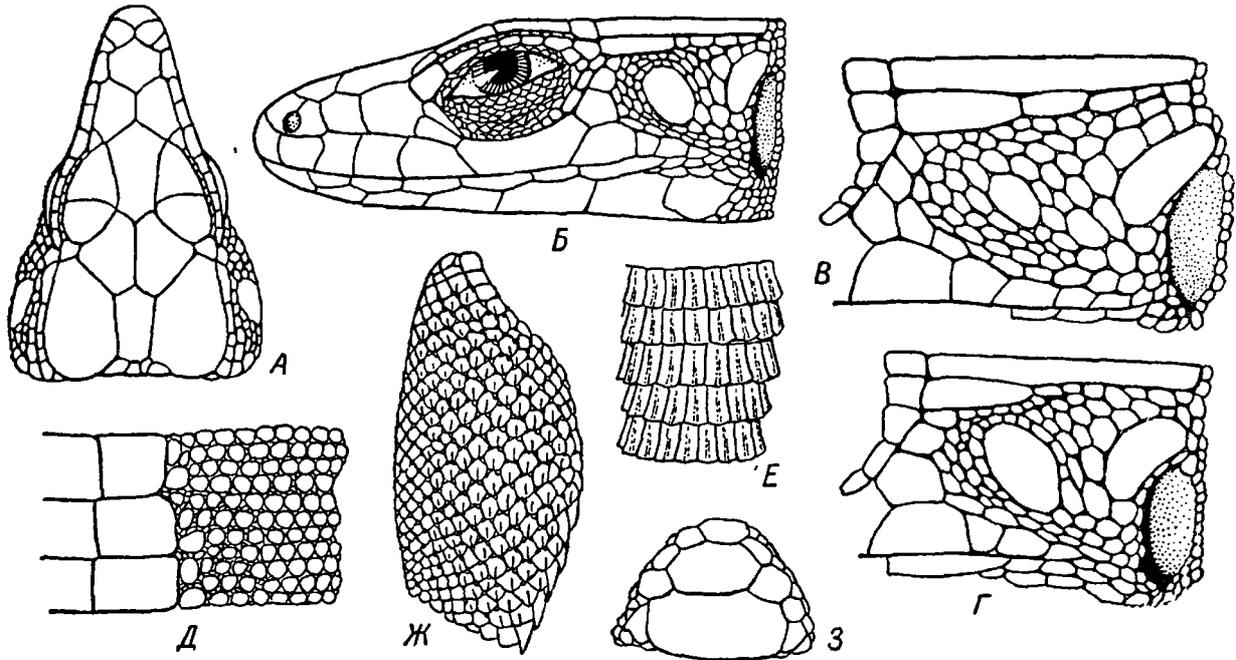


Рис. 45. Основные признаки фolidоза *L. r. obscura*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж — верхняя сторона голени; З — анальная область. (Г — Абастумани, остальные — Боржом).

посредине спины многочисленными мелкими или средней величины черными или темно-бурыми пятнами, иногда образующими сетчатый узор. Проходящие на боках височные полосы слагаются обычно из трех рядов более или менее выраженных, слитых между собой, темных кружков с хорошо выделяющимися беловатыми (голубыми в области груди) центрами. По неровному верхнему краю эти полосы ограничены обычно рядом беловатых ресничных глазков, иногда, особенно у самок, один или два ряда таких же глазков располагаются и по сторонам центральной затылочной полосы. Встречаются особи, рисунок которых едва выражен или отсутствует вовсе (форма *concolor*).

Нижняя сторона тела самцов и самок желтая, бледно-медовая, зеленовато-желтая или беловатая. В период размножения у самцов крайние брюшные щитки и пограничные с ними участки тела, так же как большая часть боковых глазков, приобретают яркую синевато-фиолетовую окраску.

Географическое распространение. Основной ареал подвида охватывает Боржомское ущелье в верхнем течении Куры и ущелья ее притоков в Грузии от сел. Адигени на западе до железнодорожной станции Ахалдаба на востоке. На севере область распространения ограничена склонами Месхетского хребта, где местами почти до-

стигает водораздела, как например в верховьях р. Курцханы в районе перевала Зекари. Южная граница ареала проходит по северо-западным и северным отрогам Триалетского хребта, приблизительно по линии Аспиндза—Бакуриани—северный склон перевала Цхра-Цкаро—верховья р. Таны (рис. 42, 2). На склонах Месхетского хребта почти повсеместно обитает совместно с *L. saxicola parvula*, а на Триалетском хребте местами встречается вместе с *L. armeniaca* и *L. mixta*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из трех популяций с запада на восток, разделенных расстоянием в 55 и 50 км (табл. 19). Как видно на рис. 46, максимальное значение большинства признаков фolidоза наблюдается в промежуточной популяции в Боржомском ущелье и лишь немногие из них (признаки 9 и 14)

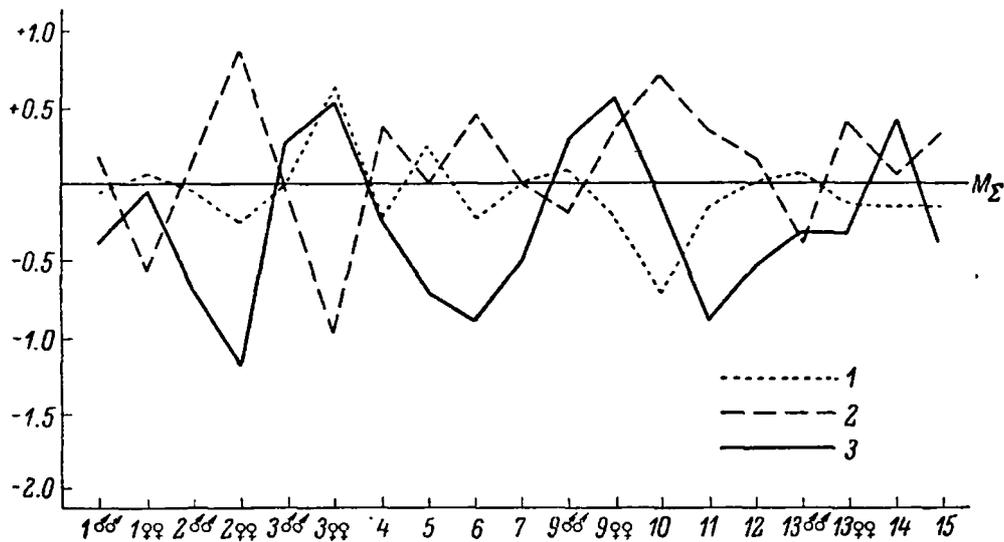


Рис. 46. Сводный профиль изменчивости *L. r. obscura*.

1 — Абастумани; 2 — Боржоми; 3 — Атенское ущелье.

обнаруживают четкую клинальную изменчивость в сторону нарастания с запада на восток. В целом можно говорить о нарастании абсолютного значения большинства показателей к востоку и западу от срединной популяции в Боржомском ущелье. Этот вывод подтверждается также дополнительным анализом выборки из горной популяции в окр. Бакуриани.

Сравнительные замечания. Лантц и Цирен (Lantz et Cyrén, 1936) впервые показали, что так называемая *Lacerta saxicola saxicola* в понимании Мегели (Méhely, 1909) и Никольского (1913, 1915) из окр. Боржоми в действительности должна рассматриваться на правах описанного ими особого подвида *obscura*, близкого к *L. s. rudis*. С последней формой их объединяет наличие остаточной ребристости на чешуе туловища, крупные размеры чешуй на верхней стороне голеней и специфика окраски. Мнение Петрова (1964) о том, что подвид *obscura* должен быть сведен в синонимы *L. s. rudis*, нашими исследованиями не подтвердилось. По всей видимости, к рассматриваемому подвиду относится взрослый самец скальной ящерицы из Атенского ущелья в Грузии, описанный Мегели (Méhely, 1909) в качестве вероятного гибридного вида *Lacerta composita*.

Исследованный материал. Грузия: № 9859 (9), Боржоми; № 14430 (23), Боржоми; № 14414 (1), Бакуриани; № 17057 (3), Боржоми, дорога в Ахалцихе; № 17059 (3), ущелье Бацис-Хеви близ Боржоми; № 17171 (24), между Боржоми и Ахалцихе; № 17172 (15), Боржоми, долина р. Боржомки; № 17445 (36), окр. Абастумани; № 17516 (3), Ацкури, Ахалцихский р-н; № 17540 (6), Абастумани, дорога на перевал

Географическая изменчивость *Lacerta gudiis obscura*

Признаки	Абастумани, N = 25 (15 ♂♂, 10 ♀♀)		Боржом, N = 25 (20 ♂♂, 5 ♀♀)		Атенское ущелье (Грузия), N = 5 (4 ♂♂, 1 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 55 (39 ♂♂, 16 ♀♀)		
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	σ
1 ♂♂	56—68	62.13 ± 0.97	55—71	62.80 ± 0.73	59—63	61.00 ± 0.82	55—71	62.36 ± 0.23	3.39
1 ♀♀	58—69	63.20 ± 0.99	56—64	60.4 ± 1.10	62	62.00 ± 0.00	56—69	62.25 ± 0.48	3.09
2 ♂♂	104—156	120.6 ± 5.25	115—137	123.82 ± 2.04	113	113.00 ± 0.00	104—156	121.48 ± 1.90	11.90
2 ♀♀	112—128	116.43 ± 2.03	122—123	122.67 ± 0.33	112	112.00 ± 0.00	112—128	118.10 ± 1.34	5.37
3 ♂♂	0.44—0.59	0.51 ± 0.01	0.43—0.56	0.49 ± 0.01	0.52	0.52 ± 0.00	0.43—0.59	0.50 ± 0.01	0.08
3 ♀♀	0.50—0.56	0.54 ± 0.008	0.46—0.53	0.49 ± 0.02	0.55	0.55 ± 0.00	0.46—0.56	0.52 ± 0.07	0.030
4	44—56	51.52 ± 0.54	48—58	53.04 ± 0.50	49—55	51.60 ± 1.08	44—58	52.22 ± 0.26	2.69
5	26—31	28.64 ± 0.29	25—32	28.32 ± 0.32	25—28	27.20 ± 0.58	25—32	28.36 ± 0.20	1.52
6	16—22	18.26 ± 0.31	16—21	19.06 ± 0.24	15—19	17.20 ± 0.57	15—22	18.53 ± 0.20	1.50
7	4—16	11.14 ± 0.49	6—17	11.22 ± 0.39	6—11	10.00 ± 0.69	4—17	11.07 ± 0.294	2.18
7a	20	—	4	—	—	—	—	—	—
9 ♂♂	22—24	23.27 ± 0.21	21—24	22.95 ± 0.61	23—24	23.75 ± 0.25	21—24	23.16 ± 0.32	2.05
9 ♀♀	22—27	25.30 ± 0.33	25—27	25.80 ± 0.37	26	26.00 ± 0.00	22—27	25.50 ± 0.14	1.00
10	1—2	1.04 ± 0.03	1—2	1.4 ± 0.02	1—3	1.20 ± 0.2	1—2	1.22 ± 0.003	0.025
11	1—4	2.54 ± 0.13	2—4	2.85 ± 0.12	2—3	2.10 ± 0.14	1—4	2.64 ± 0.087	0.65
11a	20	—	4	—	—	—	—	—	—
12	2—7	4.24 ± 0.16	2—6	4.32 ± 0.15	3—5	3.80 ± 0.28	2—7	4.24 ± 0.103	0.77
13 ♂♂	2—3	2.80 ± 0.10	2—3	2.78 ± 0.09	2—3	2.63 ± 0.26	2—3	2.77 ± 0.067	0.424
13 ♀♀	2—3	2.10 ± 0.31	2—3	2.50 ± 0.23	2—2	2.00 ± 0.00	2—3	2.22 ± 0.21	0.855
14	13—17	14.72 ± 0.16	13—16	14.88 ± 0.17	14—16	15.20 ± 0.37	13—17	14.84 ± 0.11	0.860
15	4—6	4.92 ± 0.08	4—6	5.12 ± 0.10	4—5	4.80 ± 0.2	4—6	5.00 ± 0.064	0.480

Зекари; № 17746 (7), верховья Атенского ущелья, Горийский р-н; № 17840 (10), ущелье р. Боржомки; № 17943 (1), дорога из Бакуриани на перевал Цхра-Цкаро; ЗИНУ, (63), Ахалдаба, Боржомский р-н; ГМГ (7), окр. Ахалцихе.

ГРУППА CAUCASICA

Lacerta caucasica caucasica Méhely, 1909

(Рис. 47; фот. 24)

L. saxicola, Кесслер (non Eversmann), 1878 : 154. — *muralis fusca* var. *saxicola*, Bedriaga (part.), 1886 : 195 (179). — *muralis*, Boettger (part.), 1893 : 83. — *caucasica* Méhely, 1909 : 560, tab. XXI, fig. 1, 2; tab. XXII, fig. 1, tab. XXIII, fig. 1; Никольский, 1913 : 32; Mertens, 1922 : 173. — *muralis* var. *caucasica*, Boulenger, 1913 : 198, tab. XXIII, fig. 3—5; 1920 : 275. — *saxicola caucasica*, Никольский, 1915 : 380; Lantz et Cyrén, 1936 : 165; Терентьев и Чернов, 1949 : 188.

Лектотип. Зенкенбергский музей (Германия), № 12069, ♂. Казбек в центральном Кавказе, 1 V 1879, колл. Г. Ледер.

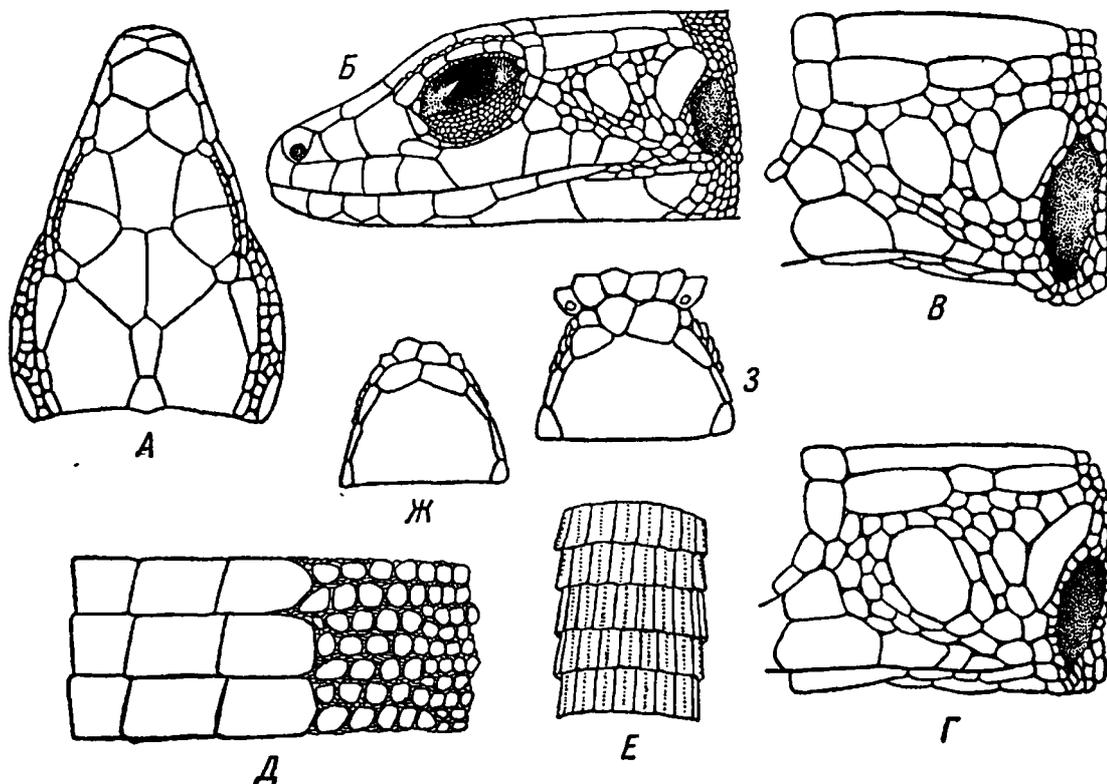


Рис. 47. Основные признаки фolidоза *L. c. caucasica*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха самца; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж, З — анальная область. (Г — Казбеги, остальные — Млети).

О п и с а н и е. Ширина лобносового превышает его длину. Межчелюстной отделен от лобносового или, реже, касается его более или менее широким швом. Шов между лобносовым и задненосовым щитками, как правило, точечный или значительно короче шва между передним и задним носовыми; нередко задненосовой не касается лобносового вовсе. Между верхнересничными и надглазничными расположен полный или прерванный ряд из 1—14 зернышек; в ряде случаев эти зернышки могут отсутствовать вовсе. Верхний заглазничный обычно не касается теменного. Первый верхневисочный умеренно длинный, несколько сужающийся и тупо обрезанный сзади; позади него, по краю теменного, расположены 1—3 более или менее равных по величине увеличенных верхневисочных. Средней величины или крупный центральновисочный касается

иногда первого верхневисочного, чаще же отделен от него 1—3 поперечными рядами мелких щитков; между центральновисочным и умеренно крупным барабанным расположено в наиболее узком месте 1—3 заметно увеличенных чешуи. Воротник более или менее заметно зазубрен. По средней линии горла до воротника 14—26 чешуй. Чешуя туловища гладкая, слабо выпуклая, не увеличивающаяся заметно на боках, где между отдельными чешуйками группами или в одиночку обычно располагаются мелкие зернышки. Вокруг середины тела в одном ряду 37—53 чешуйки. Крайние брюшные щитки граничат с 2—3 туловищными чешуйками у самцов и 2, реже 3 у самок. Соответственно у тех и других щитки нижней стороны тела располагаются в 21—26 и 22—28 поперечных рядов. Анальный большой, впереди него расположено 2—3 несколько увеличенных преанальных, или же крупные преанальные не выражены вовсе. Бедренных пор 9—19. На нижней стороне бедер между порами и наружным рядом крупных щитков расположено 3—5 поперечных рядов чешуй. Чешуя, покрывающая голень сверху, почти гладкая или со слабо выраженными ребрышками, не превышающая спинную по величине; вокруг середины голени в одном ряду 13—20 чешуй. Чешуя передней трети хвоста сверху и с боков с очень слабо выраженными продольными ребрышками; отдельные хвостовые чешуи сзади, как правило, в той или иной мере приострены или выдаются под тупым углом. Длина туловища с головой 45—61 мм у самцов и 43—64 мм у самок; отношение ее к длине целого хвоста у тех и других составляет 0.48—0.70 и 0.51—0.70. Таким образом, самки в среднем заметно крупнее самцов. Окраска верхней стороны тела у обоих полов зеленая, желтовато-зеленая, травяно-зеленая, серовато-зеленая, оливково-зеленая, зеленая как плющ, голубовато-зеленая, коричневатая-серая, песочная, охряная или медово-желтая. В целом зеленые тона более характерны для окраски самцов, чем самок. Вдоль хребта проходит обычно значительно более темная одноцветная полоса основного фона, по которой расположены занимающие середину спины многочисленные мелкие черные или коричневые пятна, нередко образующие два более или менее выраженных параллельных ряда. В отдельных случаях, особенно у самцов, пятна эти едва различимы на темном подстилающем фоне. Широкие, с изрезанным верхним краем височные полосы образованы обычно двумя рядами слившихся друг с другом темных кружков с более или менее четкими светлыми (голубоватыми в области груди) глазками; нередко хорошо выражены лишь 1—3 передних глазка, или же темные височные полосы совсем лишены просветов. По сторонам хребта, между затылочной и височными полосами, обычно проходят узкие в передней части тела и постепенно расширяющиеся назад светлые ресничные полосы, по которым бывают разбросаны отдельные темные крапинки. Нижние края височных полос обычно ограничены рядом более или менее выраженных светлых пятен, сливающихся нередко в сплошные верхнечелюстные полосы. Голова сверху одноцветная или с немногочисленными темными крапинками. Встречаются особи, отдельные элементы рисунка которых выражены очень слабо или отсутствуют вовсе. Нижняя сторона тела, включая горло и низ головы, желтая, яично-желтая, желтовато-зеленая, зеленоватая или беловатая.

Географическое распространение. Широко распространена на южных и северных склонах Большого Кавказского хребта от северных предгорий Эльбруса на западе до юго-восточной оконечности Каспийской цепи на востоке. Юго-западная граница ареала проходит по верховьям р. Ингури и ее притоков, включая отроги Сванетского хребта и Верхней Сванетии, где на юге ограничена верховьями рек Хоби, Текури, Квирила и других, берущих начало со склонов

Эгисского, Лечхумского и Рачинского хребтов. Восточнее, в пределах южной Осетии, граница ареала проходит по отрогам Двалетского хребта примерно до широты курорта Джава на юге и по южным отрогам Харульского, Ломисского, Карталинского и Кахетинского хребтов выходит на склоны Водораздельного хребта в Алазанской долине. Далее, в Азербайджане, она продолжается в верхнем течении рек, стекающих с Большого хребта, достигая на востоке верховьев Пирсагата и Сумгаита на склонах горы Баба-Даг. Не менее широко распространена эта ящерица и на северных склонах — от верховьев Баксанского ущелья в Кабардино-Балкарии на западе до Самурского хребта в пределах Дагестана на востоке.

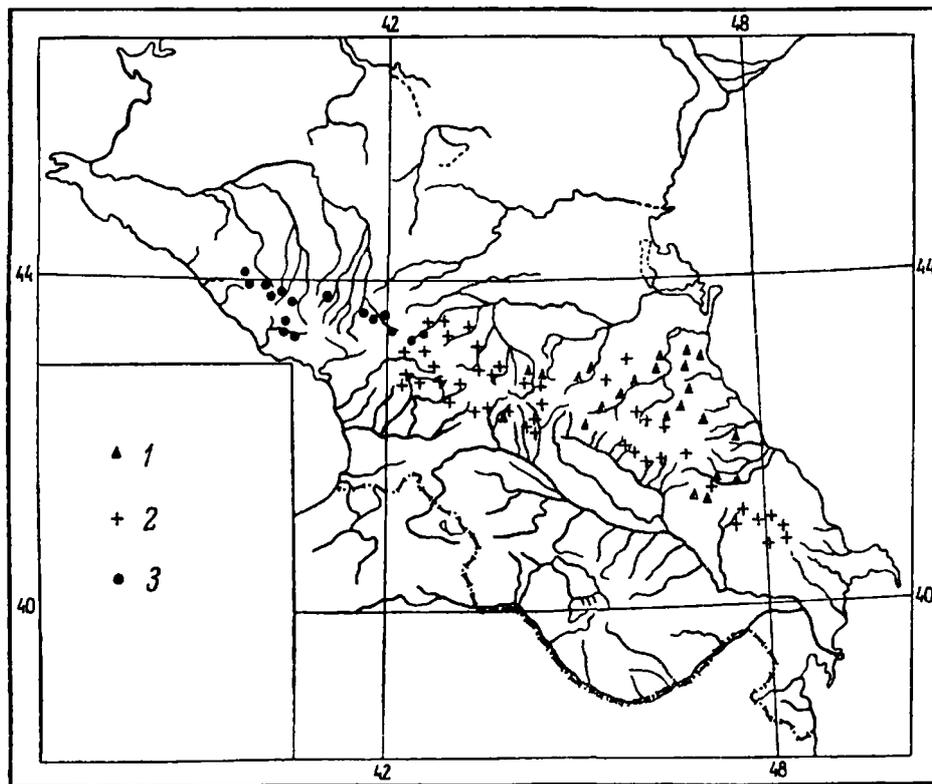


Рис. 48. Основные местонахождения в пределах Кавказа.
1 — *L. s. daghestanica*; 2 — *L. c. caucasica*; 3 — *L. c. alpina*.

Северо-западная граница ареала проходит здесь в ущелье Баксана примерно от окр. Тегенекли на юге, продолжаясь затем к востоку по северным предгорьям Скалистого и Бокового хребтов, где наиболее северные месторождения известны из ущелья Адыр-Су, Чегемской теснины и Голубых озер в Кабардино-Балкарии, окр. Алагира и сел. Балты в северной Осетии и с северных склонов Андийского хребта в Чечено-Ингушетии. В горном Дагестане *L. caucasica* распространена как на северо-восточных отрогах Каспийской цепи Большого хребта, так и на склонах Самурского, Сарфун-Ялского и Андийского хребтов до верховьев рек Чирахчая и Уллучая на востоке (рис. 48, 2). В значительной части своего ареала как на южном, так и на северном склонах Большого хребта эта ящерица обитает совместно с *L. r. rudis*. На Северном Кавказе в ряде мест наблюдается совместное обитание с *L. s. saxicola* и *L. caucasica alpina*. В Дагестане местами встречается вместе с *L. s. daghestanica*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из 9 популяций (табл. 20) на южном и северном склонах Главного Кавказского хребта. На северном склоне с востока на запад эти популяции находятся на расстоянии 180, 125, 110 и 25 км друг от друга,

Географическая изменчивость *Lacerta saucasica saucasica*

Северный склон Большого Кавказского хребта

Признаки	Рутул (южный Дагестан), N = 30 (15 ♂♂, 15 ♀♀)		Ведено (юго-восточная Чечено- Ингушетия), N = 30 (11 ♂♂, 19 ♀♀)		верховья Дарьяльского ущелья (Грузия), N = 20 (13 ♂♂, 7 ♀♀)		Голубые озера, ущелье р. Черек (Кабардино- Балкария), N = 10 (5 ♂♂, 5 ♀♀)	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	46—53	49.13 ± 0.51	49—60	53.18 ± 0.86	49—61	54.54 ± 0.84	50—57	54.00 ± 1.18
1 ♀♀	50—54	51.53 ± 0.37	50—61	55.53 ± 0.70	58—64	60.86 ± 0.96	53—56	54.80 ± 0.49
2 ♂♂	80—102	93.00 ± 2.04	87—93	90.75 ± 1.32	98—104	101.00 ± 3.00	78—107	90.33 ± 8.62
2 ♀♀	88—100	96.17 ± 1.88	82—105	91.57 ± 2.81	101—122	111.50 ± 10.5	81—99	90.67 ± 5.22
3 ♂♂	0.48—0.61	0.53 ± 0.01	0.53—0.63	0.56 ± 0.02	0.55—0.56	0.555 ± 0.005	0.50—0.70	0.62 ± 0.06
3 ♀♀	0.51—0.58	0.54 ± 0.01	0.53—0.64	0.59 ± 0.01	0.53—0.59	0.56 ± 0.30	0.56—0.68	0.60 ± 0.03
4	37—49	44.13 ± 0.50	38—46	41.90 ± 0.32	40—53	43.50 ± 0.79	42—46	44.00 ± 0.52
5	14—23	19.53 ± 0.40	16—20	18.07 ± 0.20	17—22	18.60 ± 0.34	17—21	19.30 ± 0.37
6	9—17	14.50 ± 0.33	12—16	13.95 ± 0.18	12—19	14.65 ± 0.33	15—18	16.65 ± 0.21
7	1—14	10.18 ± 0.38	0—5	1.35 ± 0.24	5—12	8.52 ± 0.37	9—12	10.55 ± 0.25
7a	0	—	100	—	65	—	0	—
9 ♂♂	22—25	23.93 ± 0.27	23—25	23.91 ± 0.25	21—25	23.15 ± 0.37	23—24	23.60 ± 0.25
9 ♀♀	25—28	26.53 ± 0.28	25—28	26.00 ± 0.18	25—27	26.00 ± 0.31	25—28	26.00 ± 0.55
10	1—3	2.13 ± 0.09	2—3	2.90 ± 0.05	2—3	2.15 ± 0.08	1—2	1.90 ± 0.10
11	2—3	2.61 ± 0.11	1—2	1.43 ± 0.09	1—3	1.88 ± 0.14	1—3	2.00 ± 0.10
11a	0	—	40	—	0	—	0	—
12	1—5	3.52 ± 0.17	1—4	2.58 ± 0.13	1—4	2.82 ± 0.17	2—4	3.00 ± 0.17
13 ♂♂	2—3	2.47 ± 0.13	2—3	2.69 ± 0.14	2—3	2.58 ± 0.14	3—3	3.00 ± 0.00
13 ♀♀	2—3	2.30 ± 0.12	2—3	2.50 ± 0.11	2—3	2.50 ± 0.20	2—3	2.90 ± 0.14
14	15—19	16.2 ± 0.19	13—17	15.00 ± 0.15	15—18	16.25 ± 0.19	16—17	16.40 ± 0.16
15	3—5	3.80 ± 0.10	3—4	3.83 ± 0.07	3—5	4.00 ± 0.07	4—5	4.80 ± 0.13

Т а б л и ц а 20 (продолжение)

Признаки	Северный склон Большого Кавказского хребта			Южный склон Большого Кавказского хребта		
	ущелье р. Чегема у водопадов (Кабардино-Балкария), N = 30 (17 ♂♂, 13 ♀♀)			Лагодехи (Грузия), N = 20 (13 ♂♂, 7 ♀♀)		
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1 ♂♂	45—53	49.24 ± 0.50	45—56	49.38 ± 1.04	50—57	53.93 ± 0.60
1 ♀♀	48—54	50.62 ± 0.56	52—59	55.72 ± 0.81	43—59	52.90 ± 1.43
2 ♂♂	78—98	88.30 ± 1.77	81—101	93.40 ± 2.18	93—98	95.67 ± 1.45
2 ♀♀	85—102	92.67 ± 4.98	97—98	97.50 ± 0.50	78—97	87.5 ± 9.50
3 ♂♂	0.48—0.60	0.55 ± 0.01	0.48—0.60	0.52 ± 0.01	0.53—0.59	0.56 ± 0.017
3 ♀♀	0.52—0.58	0.54 ± 0.01	0.54—0.58	0.56 ± 0.02	0.58—0.63	0.60 ± 0.02
4	40—47	43.07 ± 0.33	39—48	42.85 ± 0.46	41—48	43.88 ± 0.39
5	19—23	20.33 ± 0.22	20—25	22.25 ± 0.25	20—25	21.64 ± 0.25
6	13—17	15.27 ± 0.16	14—19	15.90 ± 0.25	13—19	15.46 ± 0.23
7	5—12	10.15 ± 0.25	3—12	8.48 ± 0.58	3—12	9.46 ± 0.50
7a	23.7	—	50	—	48	—
9 ♂♂	21—25	23.65 ± 0.26	23—25	24.15 ± 0.15	21—24	22.87 ± 0.26
9 ♀♀	24—26	25.38 ± 0.18	26—28	27.14 ± 0.34	24—26	24.80 ± 0.20
10	2—3	2.13 ± 0.06	2—3	2.55 ± 0.11	2—3	2.48 ± 0.10
11	1—3	1.95 ± 0.12	0—3	1.30 ± 0.13	1—3	1.91 ± 0.13
11a	0	—	0	—	8	—
12	2—5	3.10 ± 0.12	2—5	3.37 ± 0.13	2—5	2.78 ± 0.12
13 ♂♂	2—3	2.68 ± 0.11	2—3	2.38 ± 0.13	2—3	2.77 ± 0.11
13 ♀♀	2—3	2.46 ± 0.14	2—3	2.14 ± 0.14	2—3	2.85 ± 0.11
14	16—19	17.13 ± 0.17	14—18	16.35 ± 0.27	15—17	15.64 ± 0.11
15	3—5	3.73 ± 0.09	3—4	3.90 ± 0.09	3—5	4.00 ± 0.06

Таблица 20 (продолжение)

		Южный склон Большого Кавказского хребта				В целом для подвиды, N = 205 (110 ♂♂, 95 ♀♀)	
Признаки	Рокский перевал (южная Осетия), N = 25 (12 ♂♂, 13 ♀♀)		ущелье р. Мухьхры (Верхняя Сванетия), N = 15 (9 ♂♂, 6 ♀♀)				
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	
1 ♂♂	50—57	53.58 ± 0.58	47—55	50.78 ± 1.14	45—61	51.72 ± 0.33	3.50
1 ♀♀	50—62	54.38 ± 0.79	48—60	54.17 ± 1.86	43—64	54.07 ± 0.46	4.50
2 ♂♂	82—108	92.78 ± 3.28	86—113	100.00 ± 4.74	78—113	93.83 ± 0.77	8.14
2 ♀♀	78—105	86.36 ± 2.20	80—93	86.50 ± 6.52	78—122	92.68 ± 1.08	10.65
3 ♂♂	0.49—0.66	0.57 ± 0.02	0.48—0.62	0.51 ± 0.02	0.48—0.70	0.55 ± 0.02	0.22
3 ♀♀	0.54—0.70	0.63 ± 0.01	0.60—0.60	0.60 ± 0.00	0.51—0.70	0.58 ± 0.01	0.12
4	39—47	43.32 ± 0.40	44—49	46.53 ± 0.32	37—53	43.50 ± 0.17	2.46
5	19—26	22.04 ± 0.32	18—25	22.53 ± 0.52	14—26	20.38 ± 0.14	2.09
6	13—17	15.44 ± 0.18	12—18	15.30 ± 0.33	9—19	15.08 ± 0.09	1.40
7	5—12	8.60 ± 0.45	0—13	7.57 ± 0.80	0—14	8.10 ± 0.24	3.56
7a	64	—	73.3	—	—	—	—
9 ♂♂	22—24	23.08 ± 0.23	21—26	22.89 ± 0.48	21—26	23.48 ± 0.105	1.12
9 ♀♀	22—26	24.92 ± 0.31	25—26	25.67 ± 0.20	22—28	25.79 ± 0.11	1.12
10	2—3	2.16 ± 0.07	2—3	2.07 ± 0.06	1—3	2.31 ± 0.034	0.49
11	1—3	1.60 ± 0.12	1—3	1.90 ± 0.14	1—3	1.94 ± 0.055	0.80
11a	0	—	0	—	—	—	—
12	1—4	2.80 ± 0.14	1—4	2.23 ± 0.25	1—5	2.94 ± 0.055	0.80
13 ♂♂	2—3	2.96 ± 0.06	2—3	2.72 ± 0.15	2—3	2.66 ± 0.045	0.473
13 ♀♀	2—3	2.62 ± 0.14	2—3	2.75 ± 0.18	2—3	2.53 ± 0.051	0.50
14	14—16	15.36 ± 0.14	16—20	17.73 ± 0.29	13—20	16.13 ± 0.083	1.20
15	3—5	3.96 ± 0.07	4—5	4.13 ± 0.09	3—5	3.94 ± 0.03	0.45

на южном же расстоянии между ними соответственно равны 160, 60 и 180 км. Крайняя северо-восточная популяция на Андийском хребте (окр. Ведено) в настоящее время изолирована от остальной части ареала.

Характер изменчивости исследованных выборок на северном склоне виден на рис. 49. Необходимо отметить, что истинная картина изменчивости подвида в значительной мере смазана, благодаря тому что на многих изученных выборках сильно сказывается эффект сопряженного существования с соседними формами в полосе перекрывания ареалов. Так, наблюдающееся в рутульской популяции на северном склоне увеличение числа мелких щитков между центральновисочным и барабанным, так же

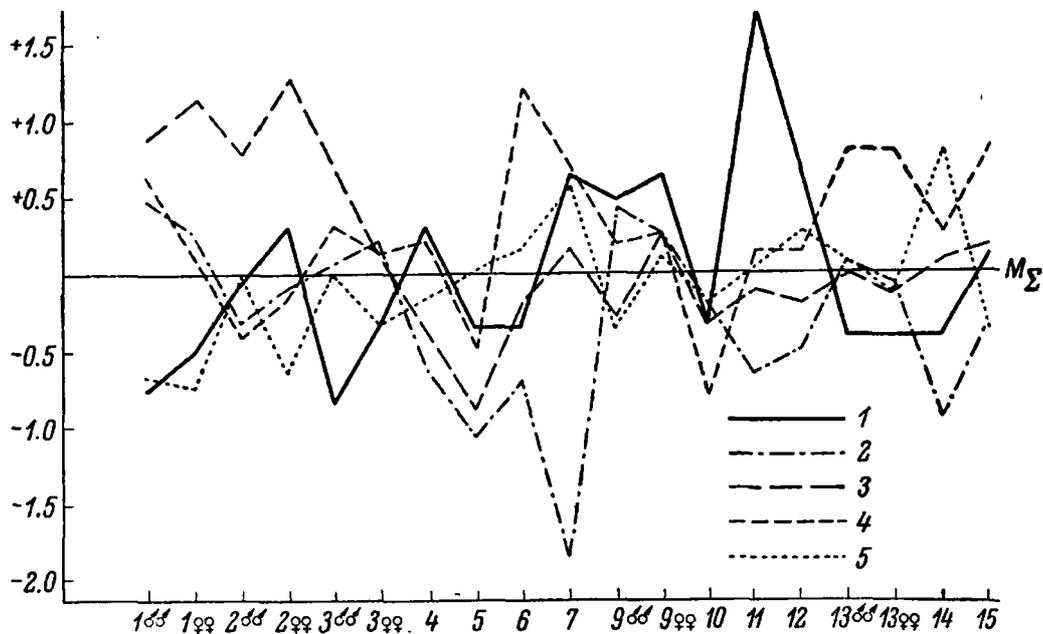


Рис. 49. Сводный профиль изменчивости *L. s. caucasica* (популяции северного склона Большого Кавказского хребта).

1 — Рутул; 2 — Ведино; 3 — Дарьяльское ущелье; 4 — Голубые озера; 5 — Чегемское ущелье.

как положительное отклонение признаков 4 и 7, является следствием гибридизации с *L. s. daghestanica*, а максимальное отклонение признаков 7, 12 и 14 в популяции из ущелья р. Чегема связано с присутствием здесь *L. s. saxicola*. Точно так же популяция *L. s. caucasica* из ущелья р. Мульхры в Верхней Сванетии значительно уклоняется по признакам 4, 5 и 14 в сторону обитающей здесь же *L. s. brauneri*.

Отвлекаясь по этой причине от выборок из смешанных популяций, можно видеть, что на северном склоне ряд признаков фolidоза обнаруживает четкую клинальную изменчивость в сторону увеличения с востока на запад. Что касается южного склона, то, судя по исследованным выборкам, подобная закономерность здесь либо отсутствует, либо выражена очень незначительно. Обращает на себя внимание также значительное отрицательное отклонение некоторых признаков в изолированной популяции на Андийском хребте (окр. Ведено), благодаря чему в целом эти ящерицы значительно отличаются от особей из остальных выборок, причем такие различия, в частности почти полное отсутствие зернышек (признаки 7 и 7а), достигают едва ли неподвидового ранга.

Сравнительные замечания. По мнению Лантца и Цирена (Lantz et Cyrén, 1936), *Lacerta caucasica*, первоначально описанная Мегели в качестве хорошего вида, не заслуживает видового ранга и должна рассматриваться лишь в качестве одного из подвигов *L. saxicola*. В подтверждение своей точки зрения авторы ссылаются на известное

габитуальное сходство *L. caucasica* с закавказскими формами *armeniaca* и *mixta* и на то обстоятельство, что несколько типовых экземпляров, послуживших для описания *L. s. gracilis*, мало отличаются от типичных *L. caucasica*. Выше мы уже отмечали, что видовая самостоятельность этого вида основывается не только на четких морфологических признаках, но и на том факте, что в существующих зонах перекрывания ареалов *L. caucasica* с *L. s. brauneri* и *L. r. rudis* отсутствуют какие бы то ни было переходные формы. Что же касается наблюдающегося сходства *L. caucasica* с некоторыми особями *L. s. daghestanica* (= *L. s. gracilis*), то оно, как мы покажем дальше, объясняется действительной генетической близостью обеих форм.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. Грузия: ЗИН, № 14412 (2), Верхнее Багини, Душетский р-н; № 17102 (6), Душети; № 17431 (14); Дарьяльское ущелье; № 17443 (40), между Млети и Гудаури; № 17786 (31), Казбеги; № 17819(31), Лагодехи, верхний кордон; № 17883 (18), Верхняя Сванетия, верховья р. Мулхуры; ГМГ, (3), Пасанаури; (4), Лебарде, Гегечкорский р-н; (5), Лентехи; (4), Горная Тушетия. Южная Осетия: ЗИН, 17742 (40), между Ванели и Земо-Рока, дорога на Рокский перевал; ГМГ (4), у оз. Эрцо. Азербайджан: ЗИН, № 9575 (5), Нухинский р-н; № 17813 (5), Закаталы, нижний кордон; № 17842 (16), Закатальский заповедник; № 17924 (4), гора Тфан. Дагестан: ЗИН, № 17732 (52), Рутул, дорога в Борч; № 17925 (4), Кулинский р-н. Чечено-Ингушетия: ЗИН, № 17744 (43), Ведено, подъем на Андийский хребет. Северная Осетия: ЗИН, № 16657 (12), Алагир; № 16658 (2), Нахское ущелье; № 17790 (18), окр. Балты, низовья Дарьяльского ущелья. Кабардино-Балкария: ЗИН, № 16343 (4), Голубые озера; № 17792 (6), Тегенекли, ущелье Баксана; № 17884 (38), ущелье р. Чегема у водопадов; № 15587 (13), Голубые озера.

Lacerta caucasica alpina ssp. n.

(Рис. 50; фот. 25)

L. caucasica, М é h e l y (part.), 1909 : 560; Н и к о л ь с к и й, (part.), 1913 : 84. — *saxicola caucasica*, Н и к о л ь с к и й (part.), 1915 : 380. — *saxicola* var. *caucasica*, Б а р т е н е в и Р е з н и к о в а, 1935 : 20.

Г о л о т и п. ЗИН АН СССР, № 17942, ♂, окр. сел. Терскола в Кабардино-Балкарии, 2200 м над ур. м. 15 VIII 1965, колл. И. С. Даревский (рис. 69, Д).

П а р а т и п ы. ЗИН АН СССР, № 17432 (26), перевал Псеашхо в Краснодарском крае, 2000 м над ур. м., 14 VII 1961, колл. И. С. Даревский.

О п и с а н и е г о л о т и п а. Ширина лобносового заметно превышает его длину (у паратипов иногда ей равна). Межчелюстной отчетливо касается лобносового, что наблюдается также у 80% паратипов. Шов между лобносовым и задне-носовым несколько короче шва между носовыми (у паратипов он нередко уменьшается до точечного или отсутствует вовсе, так что лобносовой полностью отделяется от задне-носового). Швы между предлобными и лобным прямые. Зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками отсутствуют (у паратипов наблюдается в большинстве случаев прерванный ряд из 2—11 зернышек). Верхние заглазничные не касаются теменных (иногда касаются их у паратипов). Первый верхневисочный длинный, сужающийся и тупо обрезанный сзади; позади него с каждой стороны головы расположено по 4 более или менее равных по величине слабо выраженных задневисочных. Между большим центральновисочным и барабанным лежит один очень крупный клиновидной формы средневисочный, вплотную прилегающий к барабанному и отделенный от центральновисочного двумя лежащими друг над другом меньшими щитками (у паратипов щитки, разделяющие центральновисочный и барабанный, значительно варьируют по форме и величине, причем нередко наиболее крупный из них

превышает по величине барабанный). Воротник сзади прямой. По средней линии горла до воротника расположено 22 чешуйки.

Чешуя туловища выпуклая, несколько более крупная на боках; вокруг середины тела в одном ряду 44 чешуйки. Брюшные щитки соприкасаются по бокам тела с 3 туловищными чешуйками и расположены в 24 поперечных ряда. Большой и широкий анальный окружен спереди рядом из 8 преанальных, два средние из которых значительно крупнее других (у паратипов между двумя крупными преанальными вклинива-

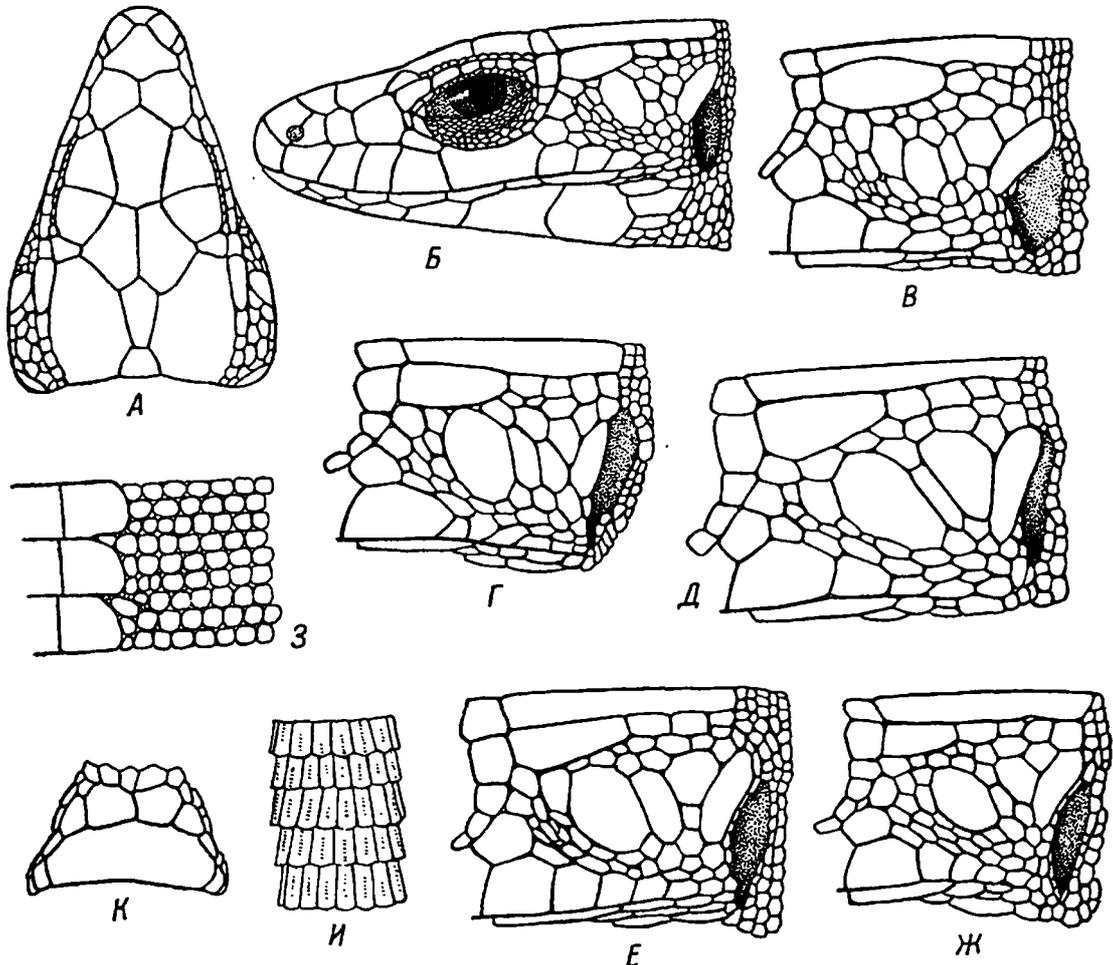


Рис. 50. Основные признаки фolidоза *L. s. alpina*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В—Ж — височная область; З — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха; И — верхняя сторона передней трети хвоста; К — анальная область. (Е, Ж — перевал Псеашхо, остальные — Терскол).

ется иногда небольшой третий). Бедренных пор с каждой стороны соответственно 18 и 19. На нижней стороне правого бедра, между порами и наружным рядом увеличенных чешуй расположено 5 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя, покрывающая голень сверху, мельче туловищной, со слабо заметными шипиками. Вокруг середины голени в одном ряду 19 чешуй. Чешуя передней трети хвоста сверху с едва заметными, на боках с более четко выраженными продольными киями. Задние края хвостовых чешуй несколько выдаются слабым углом назад. Длина туловища с головой 60 мм; отношение ее к длине невосстановленного хвоста составляет 0.54.

Окраска верхней стороны тела серовато-зеленая, заметно более темная по хребту (в ряду паратипов у самок и самцов варьирует в пределах зеленой, желтовато-зеленой, оливково-зеленой, травяно-зеленой, голубовато-зеленой, салатной, песочной, коричневатой-серой и охряной и почти черной). Затылочная полоса образована двумя расположенными

вдоль хребта сближенными продольными рядами темно-бурых, неправильной формы пятен (у паратипов размеры и расположение этих пятен сильно варьируют, причем нередко они отсутствуют вовсе или уменьшаются до мелких пятнышек и крапинок). Широкие с изрезанным верхним краем височные полосы образованы тремя рядами соприкасающихся темных кружков со светлыми и беловатыми центрами. В ряду паратипов светлые центры бывают выражены очень четко, или, напротив, почти незаметны, так что височные полосы выглядят совершенно темными. У некоторых экземпляров височные полосы окантованы сверху светлыми ресничными линиями, разбивающимися в ряде случаев на отдельные пятна.

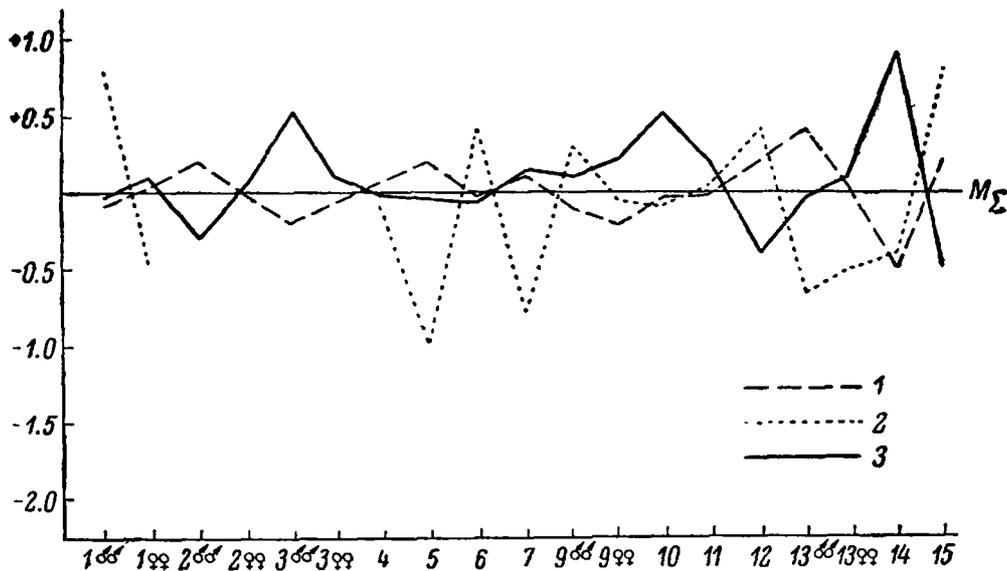


Рис. 51. Сводный профиль изменчивости *L. s. alpina*.
1 — гора Чегет; 2 — Теберда; 3 — перевал Псеашхо.

По нижнему краю височных полос расположены светлые, местами отороченные темным глазки. Окраска нижней стороны тела (живых ящериц) желтая или зеленовато-желтая. Индивидуальная изменчивость основных таксономических признаков в ряду паратипов представлена в табл. 21.

Географическое распространение. Встречается в высотной части западной половины Большого Кавказского хребта — от Эльбруса на востоке до Фишта и Оштена на западе. Восточная граница ареала проходит в верховьях р. Баксана по юго-восточным склонам Эльбруса и горы Чегет в Кабардино-Балкарии. Далее на запад широко распространена в верховьях Кубани, Теберды, Зеленчука, Лабы, Белой и других рек, стекающих к северу, а на южных склонах — в верхнем течение Бзыби и ее притоков в Абхазии и верховьях р. Мзымты на юго-востоке Краснодарского края. Наиболее западные местонахождения известны со склонов Фишта (рис. 48, 3).

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из трех популяций северного и южного склонов Главного хребта, находящиеся с востока на запад на расстоянии 80 и 85 км друг от друга. Как видно на рис 51, крайние популяции из окр. Терскола и с перевала Псеашхо по большинству показателей очень слабо отличаются друг от друга, причем несколько большее положительное отклонение ряда признаков у ящериц из западной популяции указывает на некоторую тенденцию к клинальной изменчивости с востока на запад. В то же время промежуточная выборка из окр. Теберды по ряду показателей значи-

Таблица 21

Географическая изменчивость *Lascerta saussurica alpina*

Приваки	Гора Чегет, окрестности Терскола (Кабардино-Балкария), N = 30 (15 ♂♂, 15 ♀♀)		Перевал Псеашхо (Краснодарский край), N = 20 (10 ♂♂, 10 ♀♀)		Окрестности Теберды; N = 5 (2 ♂♂, 3 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 55 (27 ♂♂, 28 ♀♀)		
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	σ
1 ♂♂	51—64	56.67 ± 1.12	52—64	56.90 ± 1.25	57—65	60.8 ± 1.44	51—65	57.06 ± 0.81	4.24
1 ♀♀	51—64	59.20 ± 0.99	56—64	59.70 ± 0.86	53—59	57.3 ± 1.35	51—64	59.17 ± 0.62	3.33
2 ♂♂	86—116	103.50 ± 2.74	87—113	98.00 ± 4.30	—	—	86—116	104.30 ± 2.02	10.10
2 ♀♀	92—103	96.86 ± 1.79	85—107	97.29 ± 2.92	—	—	85—107	97.03 ± 1.22	6.13
3 ♂♂	0.49—0.60	0.53 ± 0.010	0.50—0.60	0.56 ± 0.016	—	—	0.49—0.60	0.54 ± 0.008	0.04
3 ♀♀	0.51—0.67	0.59 ± 0.019	0.55—0.68	0.61 ± 0.017	—	—	0.51—0.68	0.60 ± 0.01	0.058
4	40—53	46.43 ± 0.51	40—50	46.25 ± 0.59	41—49	46.0 ± 1.42	40—53	46.30 ± 0.37	2.76
5	18—27	21.83 ± 0.31	18—26	21.35 ± 0.46	18—21	19.4 ± 0.60	18—27	21.43 ± 0.26	1.94
6	14—20	17.13 ± 0.23	14—20	17.03 ± 0.35	16—20	17.9 ± 0.69	14—20	17.17 ± 0.2	1.54
7	0—11	4.67 ± 0.51	0—11	4.68 ± 0.77	0—4	1.9 ± 0.52	0—11	4.42 ± 0.41	3.04
7a	90	—	70	—	—	—	—	—	—
9 ♂♂	22—25	23.60 ± 0.21	22—25	23.80 ± 0.39	24—24	24.00 ± 0.00	22—25	23.70 ± 0.18	0.98
9 ♀♀	24—27	25.47 ± 0.26	24—27	25.90 ± 0.31	25—26	25.6 ± 0.26	24—27	25.63 ± 0.19	1.01
10	2—2	2.00 ± 0.00	2—3	2.25 ± 0.10	2—2	2.00 ± 0.00	2—3	2.09 ± 0.037	0.49
11	1—3	1.78 ± 0.10	1—3	1.97 ± 0.11	2—2	2.00 ± 0.00	1—3	1.86 ± 0.06	0.49
12	2—4	3.27 ± 0.10	2—4	2.90 ± 0.12	3—4	3.4 ± 0.16	2—4	3.14 ± 0.07	0.55
13 ♂♂	2—3	2.97 ± 0.05	2—3	2.75 ± 0.14	2—3	2.48 ± 0.00	2—3	2.81 ± 0.07	0.37
13 ♀♀	2—3	2.80 ± 0.10	2—3	2.80 ± 0.13	2—3	2.5 ± 0.52	2—3	2.76 ± 0.1	0.53
i	15—19	16.47 ± 0.20	17—20	18.60 ± 0.23	16—18	16.6 ± 0.40	15—20	17.25 ± 0.19	1.459
15	4—6	5.23 ± 0.09	4—6	4.75 ± 0.14	5—6	5.6 ± 0.16	4—6	5.07 ± 0.08	0.60

тельно отличается от особей из крайних популяций, что происходит, видимо, под воздействием отдельных случаев гибридизации с обитающей совместно *L. s. saxicola*. Отметим также, что некоторые исследованные нами особи из смешанной популяции в верховьях Баксанского ущелья по ряду показателей должны рассматриваться как переходные между *L. s. caucasica* и *L. s. alpina*.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Уже Мегели (Méhely, 1909) справедливо сомневался в принадлежности двух бывших в его распоряжении плохо сохранившихся экземпляров скальных ящериц с перевала Псеашхо к описываемому им виду *Lacerta caucasica*. Ланц и Цирен (Lantz et Cugén, 1936) также включали в ареал своей *L. s. caucasica* только Центральный Кавказ и Дагестан, оставляя открытым вопрос о принадлежности к этой форме ящериц с Северного и северо-западного Кавказа.

Собранный нами обширный оригинальный материал действительно показывает, что в высотной части Главного Кавказского хребта к западу от Эльбруса обитает не типичная *L. caucasica*, а особый подвид этого вида, получивший название *L. s. alpina*. Именно к этой форме следует относить указания Никольского (1913, 1915) и более поздние сообщения Бартеньева и Резниковой (1935) о нахождении *L. s. caucasica* в пределах западного Кавказа.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. Краснодарский край: ЗИН, № 16305 (6), южный склон горы Оштен; № 17432 (27), перевал Псеашхо; № 17459 (13), гора Ачишхо у водопада; № 17966 (3), гора Фипт. Карачаево-Черкасская АО: ЗИН, № 16913 (5), Теберда, р. Уллу-Муруджу; № 17976 (9), Теберда, р. Уллу-Муруджу. Кабардино-Балкария: ЗИН, № 17795 (4), Терскол; № 17881 (43), северный склон горы Чегет; № 17959 (17), гора Эльбрус. Абхазия: ЗИН, № 17467 (1), перевал Доу; № 17963 (1), перевал Анча у р. Лашипсе.

АГАМНЫЕ ВИДЫ

Lacerta armeniaca Méhely, 1909

(Табл. II, В, рис. 52, фот. 21).

L. muralis fusca var. *saxicola*, Bedriaga (part.), 1886 : 179 (195). — *muralis*, Boettger (part.), 1893 : 84. — *muralis* var. *chalybdea*, Boulenger (part.), 1904 : 337, 338; 1913 : 187, tab. XXII, fig. 2; 1920 : 278. — *saxicola armeniaca* Méhely, 1909 : 549, tab. XXI, fig. 5. — Никольский, 1913 : 78; Lantz et Cugén, 1936 : 165; Терентьев и Чернов, 1949 : 168; Даревский, 1957 : 40. — *saxicola* var. *chalybdea*, Никольский, 1915 : 377. — *armeniaca*, Даревский, 1966 : 127, рис. 3, А.

Л е к т о т и п. Зенкенбергский музей (ФРГ), № 12066 ♀, сел. Еленовка (Севан) на берегу оз. Севан в Армении, 1892, колл. В. Вавра.

О п и с а н и е. Ширина лобносового больше или, редко, равна его длине. Межчелюстной отделен от лобносового или, крайне редко, соприкасается с ним в одной точке. Шов между лобносовым и задне-носовым равен или несколько короче шва между передним и задним носовыми. Швы между лобным и предлобным прямые. Ряд из 1—8 зернышек, лежащих между верхнересничными и надглазничными щитками, всегда прерван. Задний верхнересничный в большинстве случаев не касается теменного, если же соприкасается с ним, то очень коротким швом. Первый верхневисочный большой, более или менее прямоугольный, тупо обрезанный сзади; позади него расположены 2—4 сравнительно крупных, хорошо выраженных задневисочных. Центральновисочный очень большой, иногда сдвоен и отделен от первого верхневисочного обычно одним продольным рядом мелких щитков. Между крупным барабанным и центральновисочным в подавляющем большинстве случаев располагаются друг над другом два характерных увеличенных щитка. В редких случаях

барабанный и центральновисочный соприкасаются между собой или расположение разделяющих их щитков носит другой характер. По средней линии горла 19—26 чешуй. Воротник прямой или несколько зазубрен. Чешуя туловища гладкая, слегка выпуклая, на боках иногда несколько крупнее, чем на спине. Вокруг середины тела в одном ряду 42—47 чешуй. Крайние брюшные щитки соприкасаются по бокам тела с 2, редко 3 туловищными чешуйками. Брюшные и грудные щитки расположены в 25—29 поперечных рядов. Впереди большого анального располагаются обычно 1 или 2 заметно различных по величине увеличенных преанальных.

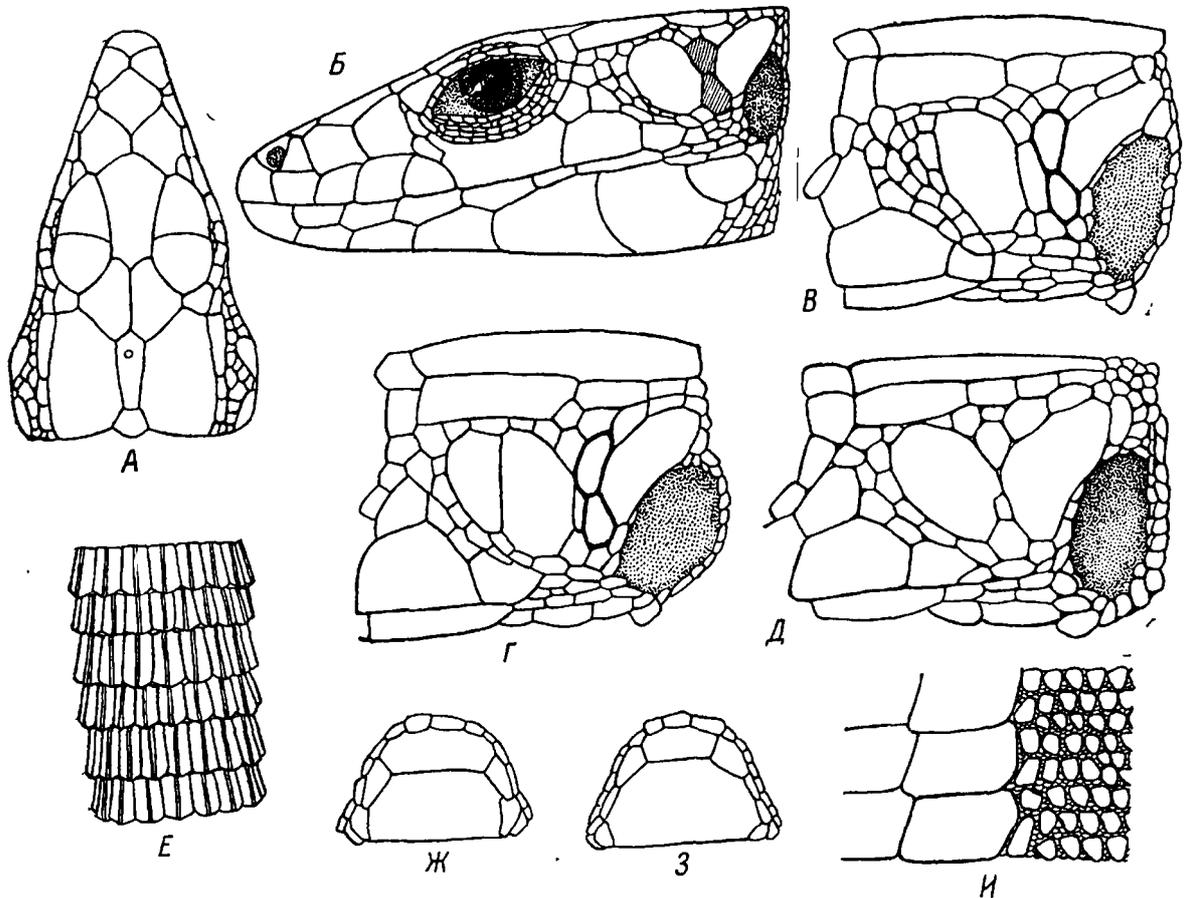


Рис. 52. Основные признаки чешуйчатого покрова *L. armeniasa*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В—Д — височная область; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж, З — анальная область; И — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха. (В — Севан, Г, Д — перевал Цхра-Цкаро, остальные — Семеновский перевал).

Бедренных пор 14—19. На нижней стороне бедер, между порами и наружным рядом крупных чешуй, расположено 4 поперечных ряда небольших щитков. Голень покрыта сверху однородной ребристой чешуей, по величине не превышающей туловищную, обычно же заметно мельче ее; вокруг середины голени в одном ряду 15—19 мелких чешуй. Чешуя передней трети хвоста сверху с мягкими, на боках более резко выраженными ребрышками. Задние края хвостовых чешуй обычно тупо обрезаны. Длина туловища с головой равна 51—73 мм; отношение ее к длине целого нерегенерированного хвоста составляет 0.55—0.72.

Основной фон верхней части тела буровато-зеленый, коричневатобурый, грязно-зеленый, зеленовато-желтый или оливково-желтый, причем зеленая окраска более четко проступает обычно в передней трети туловища. Затылочная полоса слагается из сосредоточенных вдоль хребта и далеко не занимающих всей ширины спины небольших, обычно вытянутых поперек черных или бурых пятен. Широкие височные полосы слагаются из более или менее слившихся между собой неправильной

формы темных колец с явственно проступающими светлыми глазками, 1 или 2 из которых на уровне передних ног голубые. По верхнему изрезанному краю каждой полосы обычно расположены более или менее явственные беловатые пятнышки. Слабо выраженные нижневисочные полосы также сохраняют обычно расплывчатые очертания образующих их темных кружков. Брюхо бледно-лимонно-желтое, с чередующимися голубыми и небольшими черными пятнами на крайних брюшных щитках. Низ головы и горло белые. Голова сверху в небольших черных пятнышках и крапинках.

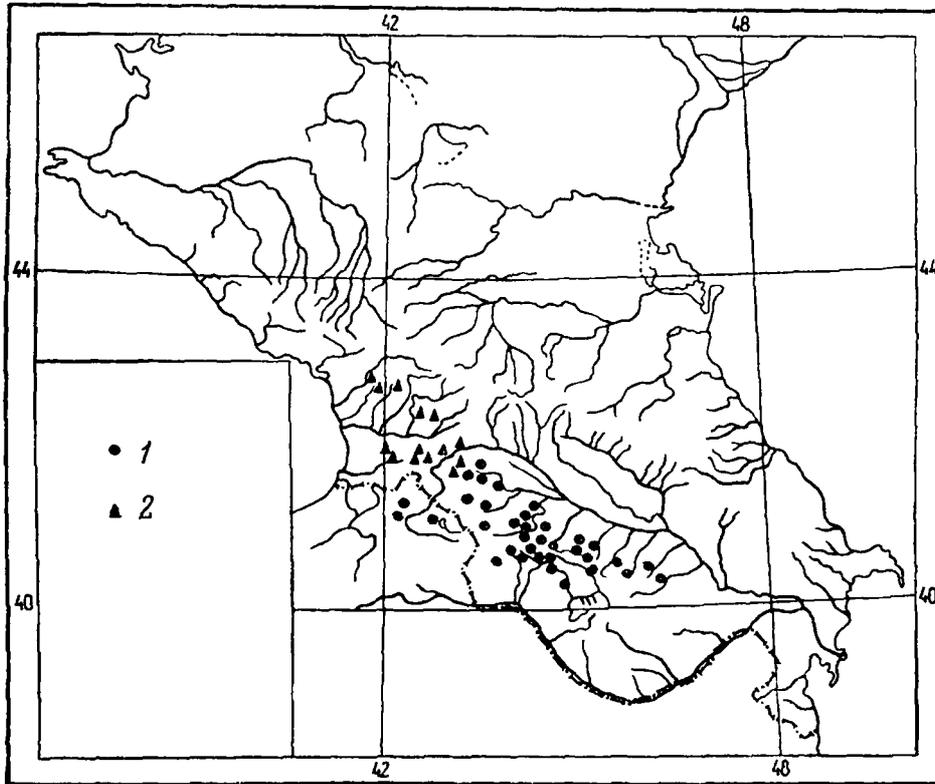


Рис. 53. Основные местонахождения на Кавказе.

1 — *L. armeniaca*, 2 — *L. mixta*.

Географическое распространение. Область распространения вида охватывает внутреннюю часть Армянского нагорья в пределах северной Армении, северо-восточной Турции, южной Грузии и северо-западного Азербайджана. Южная граница ареала проходит в Армении по северным и северо-восточным склонам горы Арагац, южным предгорьями Цахкуняцкого и Шахдагского хребтов до Артаньшского полуострова на берегу оз. Севан и узкой полосой простирается далее к востоку по северным склонам Севанского и Муровдагского хребтов в Азербайджане, где крайние восточные местонахождения известны из окр. оз. Гей-Гель и в верховьях рек Ганьджачая и Турачая в Нагорном Карабахе. Наиболее южные пункты находок с запада на восток расположены в окрестностях городов Артика, Апарана и Раздана в одноименных районах Армянской ССР.

Северная граница ареала проходит в южной Грузии по западной окраине Джавахетского плато и северо-западным и южным склонам Триалетского хребта от ущелья р. Кырбулака и окр. Ахалкалаки на западе до окр. Цалки и верховьев р. Храми на востоке. Самые северные местонахождения расположены в окр. Бакуриани на перевале Цхра-Цкаро и в окр. курорта Цихиджвари на Триалетском хребте. На западе ареал

вида языком выходит в пределы северо-восточной Турции, откуда имеются сборы П. В. Нестерова (1911а) с Арсиянского хребта и из окр. Ардагана. В последнее время эта ящерица была добыта Х. Штейнером также между Артвином и перевалом через Арсиянский хребет (Даревский, 1965б). Известны локальные изолированные популяции на склонах горы Арагац и берегах оз. Севан (рис. 53, 1). В центральной Армении ареал вида в значительной своей части перекрывается ареалами партеногенетических форм *L. dahli* и *L. rostombekovi*, и местами — *L. s. valentini*, *L. s. nairensis* и *L. s. portschinskii*. На Джавахетском илато и в окр. Бакуриани имеются зоны совместного обитания с *L. r. macromaculata*, *L. r. obscura*, а также с *L. mixta*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из 5 популяций с северо-запада на юго-восток, разделенных расстоянием в 45, 125, 20 и 115 км (табл. 22). Как видно на рис. 54, по большинству показателей чешуйчатого покрова изученные выборки сравнительно мало отличаются друг от друга, причем максимальные отрицательные и положительные значения ряда признаков наблюдаются в крайних популяциях в южной Грузии и северо-западном Азербайджане. В то же время в целом сколько-нибудь выраженная клинальная изменчивость у данного партеногенетического вида отсутствует, хотя и прослеживается местами на отдельных участках его ареала. Так, довольно четкие клинальные изменения ряда показателей с севера на юг имеют место на участке между перевалом Цхра-Цкаро и Ахалкалаки в Грузии и с запада на восток между Семеновским перевалом и оз. Гей-Гель в Армении и Азербайджане. Что же касается довольно четких различий в размерах тела, наблюдаемых у самок из разных выборок, то они хорошо увязываются с различной высотой их местообитаний.

Сравнительные замечания. Лантц и Цирен (Lantz et Sугén, 1936) впервые обратили внимание на отсутствие самцов у рассматриваемой формы и выяснили, что из 4 мужских особей, указанных Буланже (Boulenger, 1920) якобы для *L. s. armeniaca*, в действительности 2 являются самками, а 2 относятся к другому подвиду. Точно так же ошибочными оказались и данные Чернова (1939) о том, что среди 180 просмотренных им особей было обнаружено 7 самцов (Даревский, 1957). Выше (стр. 20) нами было показано, что *L. armeniaca*, равно как и все другие партеногенетические формы скальных ящериц, должны рассматриваться на правах самостоятельных видов.

Значительная морфологическая близость партеногенетической *L. armeniaca* с бисексуальным подвидом *L. s. valentini* (как и специфика их современных ареалов) является свидетельством тесной филогенетической близости обеих форм.

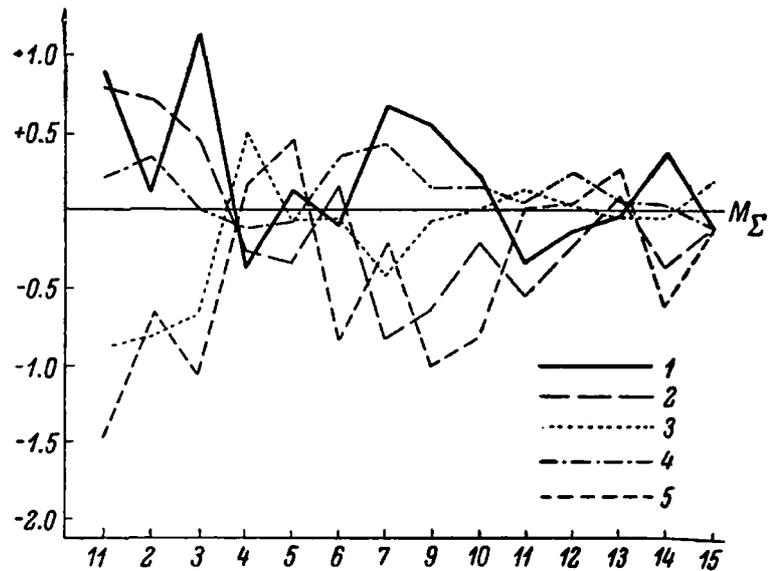


Рис. 54. Сводный профиль изменчивости *L. armeniaca*.

1 — Ахалкалаки-Цалка; 2 — перевал Цхра-Цкаро; 3 — Семеновский перевал; 4 — Севан; 5 — окр. оз. Гей-Гель.

Признаки	Ахалкалаки—Цалка (южная Грузия), N = 25 ♀♀		Перевал Цхра-Цкаро близ Бакуртани (Грузия), N = 13 ♀♀		Семеновский перевал (северная Армения), N = 30 ♀♀	
	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$
1	66—73	69.16±0.48	64—73	68.69±0.81	55—66	59.40±0.61
2	96—115	105.09±2.03	98—120	111.25±4.82	90—108	99.80±1.07
3	0.61—0.71	0.66±0.009	0.59—0.72	0.63±0.02	0.55—0.61	0.58±0.003
4	42—45	43.80±0.18	40—46	43.92±0.38	43—47	44.87±0.22
5	21—26	22.52±0.23	20—24	21.85±0.37	19—26	22.23±0.29
6	14—18	15.58±0.17	14—19	15.81±0.31	14—17	15.63±0.15
7	3—8	5.84±0.22	1—7	3.58±0.41	2—8	4.22±0.23
7a	100	—	100	—	100	—
9	26—28	27.24±0.14	24—27	26.15±0.25	25—29	26.70±0.16
10	1—3	1.64±0.14	1—2	1.38±0.14	1—3	1.50±0.11
11	0—1	0.88±0.06	0—1	0.81±0.11	1—2	1.08±0.07
12	2—3	2.40±0.10	2—3	2.35±0.13	2—4	2.48±0.10
13	2—3	2.06±0.02	2—3	2.08±0.11	2—3	2.05±0.04
14	16—18	16.84±0.14	15—17	16.23±0.12	15—19	16.50±0.17
15	4—4	4.00±0.00	4—4	4.00±0.00	4—5	4.03±0.03

И с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. Армения: ЗИН, № 14385 (8), Привольное, Степанаванский р-н; № 14386 (4), Степанаван; № 1438 (3), Гергер, Степанаванский р-н; № 14390 (4), окр. Апарана; № 14391 (5), Пушкинский перевал; № 14392 (9), Мисхана; № 14402 (7); Дилижан; № 15437 (2), Туманян, Алавердский р-н; № 14974 (4), Шоржа, берег оз. Севан; № 15600 (9), Дилижан; № 16724 (4), Кара-Кетик, Алавердский р-н; № 17065 (1), Хизорут, Кировакандский р-н; № 17452 (31), северные склоны Семеновского перевала; № 17468 (1), Спитак; № 17544 (27), окр. г. Севана; № 17831 (7), Лчашен, Севанский р-н; № 17836 (5), перевал Джаджур, Лениканский р-н; № 17897 (1), Цамакаберд, Севанский р-н; № 17949 (14); у оз. Арпа, Амасийский р-н; ЗММГУ, № 2783 (7), Калинино, Степанаванский р-н; ЗИНА (8), Шамлуг, Алавердский р-н; (11), Арич, Артикский р-н; (6), перевал между Иджеваном и Бердом; (3), окр. Берда. Грузия: ЗИН, № 17446 (18), окр. Бакуртани, дорога на перевал Цхра-Цкаро; № 17537 (7), окр. Ахалкалаки; № 17737 (7), окр. Цалки; № 17741 (20), окр. Цалки; № 17778 (9), западный склон перевала Цхра-Цкаро; № 17798 (4), Реха, Цалкинский р-н. Азербайджан: ЗИН, № 14420 (1), р. Турчай, Кировабадский р-н; № 17487 (6), верховья р. Ганджачая, Кировабадский р-н; № 17781 (5), оз. Гей-Гель, Кировабадский р-н. Турция (северо-восточная): ЗИН, № 10819 (5), окр. Ардагана; № 10820, окр. Ардагана; ЕИМВ, № 18383 (3), западные склоны хр. Ялнизчам, Артвинский вил.

Lacerta dahli Darevsky, 1957

(Табл. II, Г, рис. 55; фот. 22)

L. saxicola defilippii, Чернов (part.), 1939 : 111. — *saxicola dahli* D a r e v s k y, 1957 : 32, tab. 2, fig. 3. — *dahli*, D a r e v s k y, 1966б : 127, рис. 3, В.

Г о л о т и п. ЗИН АН АрмССР, № 892, ♀, окр. сел. Шагали в северной Армении, 27 VII 1955, колл. И. С. Даревский.

О п и с а н и е. Ширина лобносового больше или, реже, равна его длине. Межчелюстной всегда отделен от лобносового. Шов между задненосовым и лобносовым значительно уже шва между передним и задним носовыми; в 60% случаев они совершенно отделены друг от друга или же между ними расположен маленький дополнительный верхнеушовой. Швы между предлобными и лобным прямые или же незначительно вогнуты. Верхнересничные отделены от надглазничных полным рядом из 14—20 зернышек. Задний верхнересничный обычно не касается темного или же касается только с одной стороны. Первый верхневисочный длинный, заметно сужающийся и тупо обрезанный сзади; позади него

вость *Lacerta armeniasa*

Окрестности пос. Севан на берегу оз. Севан (Армения), N = 20 ♀♀		Окрестности оз. Гей-Гель (северо-западный Азербайджан), N = 7 ♀♀		В целом для вида, N = 95		
пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	σ
60—71	65.55±0.76	51—60	56.00±1.20	51—73	69.16±0.58	5.59
100—107	107.06±1.54	96—101	98.50±2.50	90—120	104.19±0.82	7.98
0.56—0.67	0.61±0.007	0.56—0.56	0.56±0.00	0.55—0.72	61.27±0.005	0.044
43—45	44.10±0.20	43—47	44.43±0.53	42—47	44.26±0.12	1.20
21—24	22.45±0.25	21—25	23.00±0.53	19—26	22.36±0.14	1.40
14—18	15.98±0.18	14—16	14.93±0.18	14—19	15.66±0.09	0.89
2—8	5.50±0.32	2—7	4.50±0.53	1—8	4.85±0.17	1.52
100	—	100	—	—	—	—
26—28	26.90±0.12	25—27	25.86±0.51	25—29	26.75±0.095	0.90
1—3	1.60±0.15	1—1	1.00±0.00	1—3	1.50±0.065	0.63
1—2	1.02±0.03	1—1	1.00±0.00	0—2	1.00±0.034	0.34
2—3	2.60±0.11	2—3	2.57±0.20	2—4	2.47±0.052	0.51
2—3	2.08±0.06	2—3	2.14±0.14	2—3	2.07±0.02	0.25
15—19	16.55±0.21	15—17	16.00±0.31	15—19	16.53±0.09	0.84
4—4	4.00±0.00	4—4	4.00±0.00	4—4	4.01±0.01	0.10

в одном ряду расположено 2—5 сравнительно мелких, иногда нечетко выраженных задневисочных. Между центральновисочным и большим барабанным в наиболее узком месте в одном ряду 2—3 увеличенных щитка. По средней линии горла располагается 24—30 чешуй. Воротник не зубрен. Чешуя туловища гладкая, слабо выпуклая, боковая несколько крупнее спинной. Вокруг середины тела в одном ряду 51—56 чешуй. Грудные и брюшные щитки расположены в 24—29 поперечных рядов. Брюшные щитки граничат по краям тела с двумя туловищными чешуйками, из которых задняя более или менее треугольной формы и сильно увеличена; в ряде случаев задние чешуйки увеличиваются настолько, что образуют с каждой стороны тела по узкому дополнительному ряду щитков. Впереди большого анального симметрично расположены два увеличенных преанальных. Бедренных пор 14—20. Между порами и наружным рядом увеличенных чешуй на нижней стороне бедра расположено 5, очень редко 4 поперечных ряда мелких щитков. Чешуя, покрывающая голень, сверху слабо ребристая, не превышающая по величине спинную. Вокруг середины голени в одном ряду 15—20 чешуй. Чешуя передней трети хвоста сверху со слабо, а по бокам с более резко выраженными ребрышками, задний край которых бывает несколько вздернут в виде короткого шипика. Отдельные чешуи сзади прямо обрезаны или вытянуты под очень тупым углом. Длина туловища с головой 48—64 мм. Отношение к длине невосстановленного хвоста составляет 0.48—0.75. Верхняя сторона тела коричневатого-бежевого, бежевого, буровато-коричневого, коричневатого-серого, бледно-охряного или темно-песочного цвета. Вдоль хребта, далеко не занимая всей ширины спины, располагаются образующие затылочную полосу, обычно вытянутые поперек, неправильной формы мелкие темно-бурые пятнышки и крапинки, особенно четко выраженные у молодых. Коричневато-бурые височные полосы слагаются из более или менее выраженных, обычно не вполне замкнутых темных кружков с беловатыми, а на уровне передних ног голубыми центрами. На границе с брюхом хорошо выделяются нижнечелюстные полосы цвета основного фона с расположенными на них нечеткими светлыми пятнами. Нижняя сторона тела до воротника канареечно-желтая или зеленовато-желтая. Горло и низ

головы матово-белые. На краях наружных брюшных щитков проступают голубоватые пятна. Голова сверху в мелких бурых крапинках.

Географическое распространение. Распространена преимущественно на внутренней части Армянского нагорья в пре-

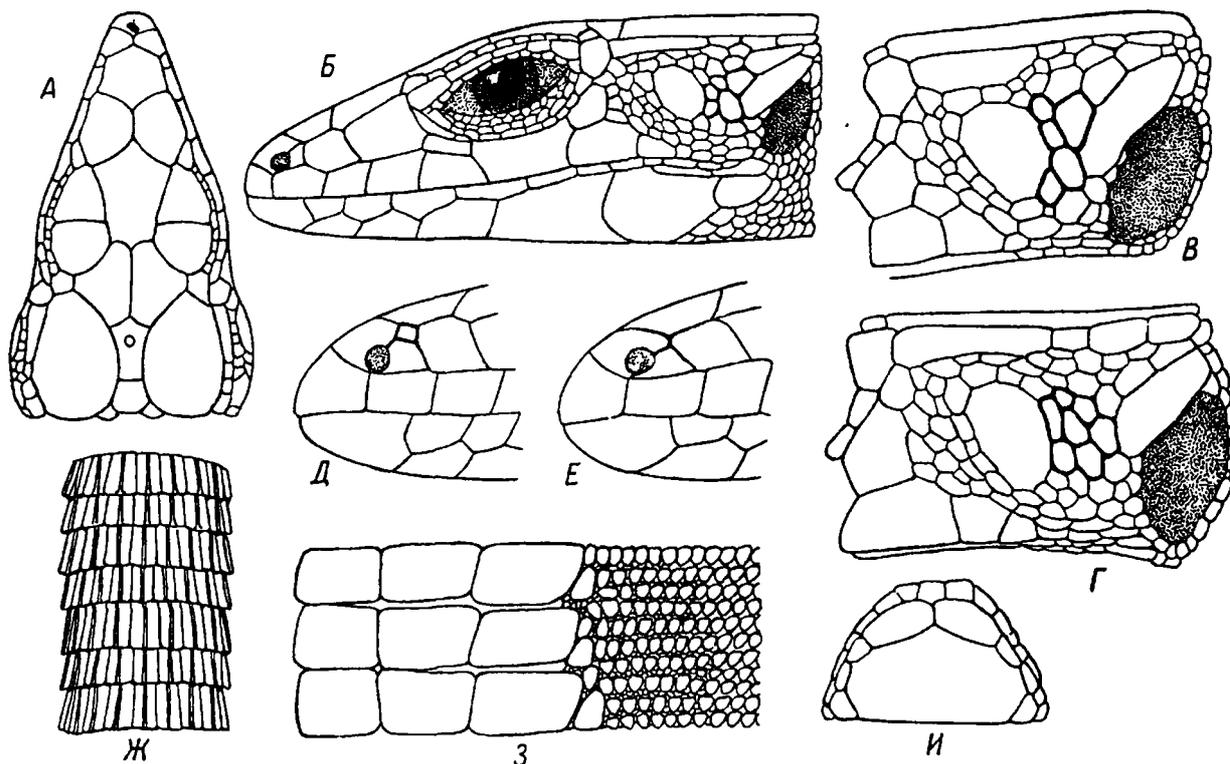


Рис. 55. Основные признаки фolidоза *L. dahli*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — фolidоз носовой области при наличии верхненосового щитка; Е — носовая область при отсутствии шва между носовым и лобноносовым щитками; Ж — верхняя сторона передней трети хвоста; З — пограничная область. (Д, Е — Цалка, остальные — Кировакан).

делах лесной зоны северной Армении и южной Грузии. Северная граница основного ареала тянется по южным предгорьям Триалетского хребта, примерно от сел. Цалки на западе до окр. Манглиси, Коджори, Цхнети и ущелья р. Веры близ Тбилиси на востоке. Южная граница проходит

Географическая изменчи

Признаки	Окрестности селений Квемо-Бошури в Атенском ущелье и Карели в долине р. Куры (Грузия), N = 13 ♀♀		Окрестности курорта Манглиси (Грузия), N = 20 ♀♀		Окрестности сел. Цалки (южная Грузия), N = 10 ♀♀	
	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$
1	54—64	57.82±0.96	49—61	55.05±0.59	57—64	60.71±1.21
2	72—104	89.50±4.23	81—112	98.69±2.94	108—115	111.50±3.50
3	0.57—0.75	0.64±0.02	0.50—0.68	0.56±0.01	0.53—0.55	0.54±0.01
4	51—55	53.00±0.30	51—54	52.15±0.21	52—55	53.20±0.39
5	24—30	26.77±0.46	24—28	26.15±0.25	25—28	26.60±0.37
6	16—20	17.73±0.34	14—18	16.73±0.34	16—20	17.50±0.38
7	8—12	10.69±0.29	9—12	10.33±0.15	9—12	10.30±0.28
9	24—28	27.00±0.30	25—28	26.65±0.16	24—28	26.50±0.34
10	2—2	2.00±0.00	2—2	2.00±0.00	2—2	2.00±0.00
11	2—3	2.04±0.05	2—3	2.10±0.07	2—3	2.30±0.15
12	2—4	3.31±0.15	2—5	3.50±0.15	2—5	3.65±0.18
13	2—2	2.00±0.00	1—3	1.95±0.07	2—2	2.00±0.00
14	16—19	17.23±0.23	16—18	16.95±0.15	15—19	16.80±0.39
15	5—5	5.00±0.00	5—5	5.00±0.00	5—5	5.00±0.00

в Армении по южным склонам Базумского хребта и ущельям рек Памбака и Агстева от окр. Лениакана на западе до курорта Дилижан на востоке.

Небольшие локальные популяции, далеко оторванные от основного ареала, известны в окр. сел. Квемо-Бошури в ущелье р. Таны и на левом берегу Куры в окр. сел. Карели в Грузии. Более или менее значительные разрывы в ареале наблюдаются также в некоторых районах Армении (рис. 35, 2). Ареал вида на значительном протяжении перекрывается с областью распространения *L. armeniaca* и частично — с *L. rostombekovi*, причем местами все три вида обитают совместно. Местами встречается вместе с *L. s. portschinskii*.

Географическая изменчивость. Были изучены выборки из 5 изолированных популяций, расстояние между которыми с севера на юг составляет 60, 65 и 30 км (табл. 23).

Как видно на рис. 56, все изученные выборки по большинству показателей чешуйчатого покрова практически не отличаются друг от друга, что свидетельствует о значительной однородности всего изученного материала. В то же время сколько-нибудь выраженная клинальная изменчивость меристических признаков фolidоза у рассматриваемого вида отсутствует, хотя максимальные отклонения некоторых показателей от среднего из значения наблюдаются в выборках из крайних популяций на севере и юге. Отметим, что наиболее крупные особи встречаются в гор-

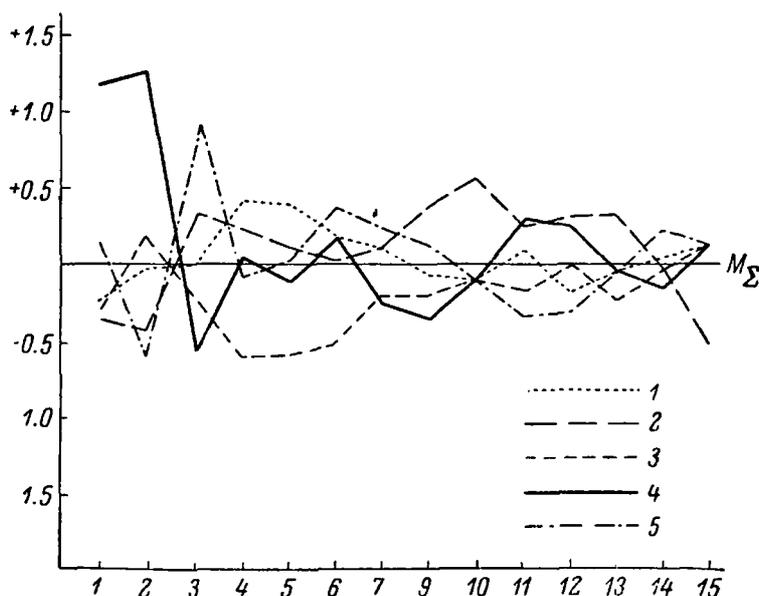


Рис. 56. Сводный профиль изменчивости *L. dahli*.

1 — Кировакан; 2 — Степанаван; 3 — Манглиси; 4 — Цалка; 5 — Квемо-Бошури.

Таблица 23

вость *Lacerta dahli*

Окрестности г. Степанавана (северная Армения) N = 20 ♀♀		Окрестности г. Кировакана (северная Армения), N = 19 ♀♀		В целом для подвида, N = 82		
пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	пределы вариации	$M \pm m$	σ
48—63	55.00 ± 0.95	53—58	55.42 ± 0.36	48—64	56.25 ± 0.40	3.64
75—106	91.62 ± 3.06	84—110	96.55 ± 2.60	72—115	96.57 ± 1.30	11.70
0.48—0.76	0.60 ± 0.02	0.50—0.64	0.58 ± 0.016	0.48—0.76	0.58 ± 0.0076	0.068
51—56	53.55 ± 0.29	52—56	53.79 ± 0.31	51—56	53.15 ± 0.18	1.63
24—29	26.90 ± 0.37	24—30	27.32 ± 0.35	24—30	26.75 ± 0.17	1.55
15—19	17.33 ± 0.23	16—20	17.50 ± 0.20	14—20	17.31 ± 0.12	1.10
9—12	10.60 ± 0.17	10—12	10.58 ± 0.16	8—12	10.51 ± 0.09	0.81
25—29	27.25 ± 0.24	25—28	26.79 ± 0.19	24—29	26.87 ± 0.11	1.00
2—3	2.10 ± 0.07	2—2	2.00 ± 0.00	2—3	2.02 ± 0.016	0.15
2—3	2.28 ± 0.10	2—3	2.21 ± 0.09	2—3	2.18 ± 0.04	0.39
2—5	3.72 ± 0.15	2—4	3.39 ± 0.12	2—5	3.52 ± 0.07	0.63
2—3	2.08 ± 2.06	1—3	2.00 ± 0.05	1—3	2.01 ± 0.025	0.23
15—19	16.95 ± 0.24	15—20	17.00 ± 0.32	15—20	17.00 ± 0.12	1.06
4—5	4.90 ± 0.07	5—5	5.00 ± 0.00	4—5	4.98 ± 0.016	0.15

ной популяции в окр. сел. Цалки, что подтверждает наблюдающуюся в группе скальных ящериц зависимость размеров тела от высоты их обитания в горах. Особый интерес представляет географическая изменчивость такого характерного для *L. dahli* признака, как наличие дополнительного задненосового щитка.

Максимальное число особей с таким щитком наблюдается в окр. сел. Цалки в Грузии, тогда как минимальная его встречаемость констатирована в выборке из окр. селений Карели и Квемо-Бошури в долине Куры. Сопоставляя указанную картину изменчивости с высотой местообитаний изученных ящериц, можно видеть, что количество особей, обладающих дополнительным щитком, в целом заметно повышается по мере подъема в горы.

Сравнительные замечания. По ряду меристических показателей фolidоза *L. dahli* близка к обоим формам *L. s. raddei*, однако четко отличается от нее, в частности расположением щитков носовой области и спецификой прижизненной окраски нижней стороны тела. Необходимость выделения *L. dahli* на правах самостоятельного вида была показана выше (стр. 18).

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. Армения: ЗИН, № 14374 (5), Степанаван; № 14416 (2), окр. ст. Шагали; № 15990 (5), Ардви, Алавердский р-н; № 15602 (7), Степанаван; № 16550 (7), Туманян, Алавердский р-н; № 16676 (15), окр. Кировакана; № 17052 (4), Степанаван; № 17469 (4), ущ. р. Памбака выше г. Спитака; № 17481 (1), окр. Нор-Баязета (Камо); № 17086 (32), окр. Кировакана; № 17088 (7), Папанино близ Дилижана; ЗИНА, (8), Привольное, перевал Волчьих Ворот; (2), окр. Ленинка; (11), Шамлуг, Алавердский р-н; (4) Севкар, Иджеванский р-н. Грузия: ЗИН, № 17486 (3), Табаруки близ Тбилиси; № 17548 (21), Манглиси; № 17458 (10), Атенское ущелье у сел. Нижнее Бошури; № 17736 (4), ущ. р. Храмы в окр. Цалки; № 17802 (2), Ахалсопели, Тетрицкаройский р-н; № 17896 (5), левый берег р. Куры у сел. Карели; № 17905 (10), окр. Цалки; ГМГ (8), окр. Коджори близ Тбилиси; (9), окр. Цхнети близ Тбилиси.

Lacerta rostombekovi Darevsky, 1957

(Табл. II, Д; рис. 5, В, 57; фот. 23)

L. saxicola rostombekovi D a r e v s k y, 1957 : 35, tab. 2, fig. 5. — *rostombekovi*, D a r e v s k y, 19666 : 127, fig. 3, C.

Г о л о т и п. ЗИН АН АрмССР, № 900, ♀, окр. Иджевана в северной Армении, 1 X 1955, колл. И. С. Даревский.

О п и с а н и е. Ширина лобноносового заметно превышает его длину. Межчелюстной всегда отделен от лобноносового. Шов между лобноносовым и задненосовым не короче шва между передним и задним носовыми. Швы между лобным и предлобными не вогнуты. Между верхнересничными и надглазничными всегда полный, иногда отчасти сдвоенный ряд из 9—14 зернышек. Верхний заглазничный, как правило, не касается теменного. Первый верхневисочный умеренно длинный, более или менее прямоугольной формы. Позади него расположено 2—5 обычно равных по величине задневисочных. Центральновисочный большой, часто разделенный на два; от первого верхневисочного в наиболее узком месте он отделен 1—3, а от большого барабанного 2—4 поперечными рядами увеличенных щитков. По средней линии горла до воротника 21—28 чешуй. Воротник не зазубрен. Чешуя туловища гладкая, слабо выпуклая, спинная несколько мельче боковой. Вокруг середины тела в одном ряду 47—54 чешуи. Брюшные щитки соприкасаются по краям тела с 3 или 2 туловищными чешуйками, задняя из которых обычно крупнее остальных. Щитки нижней стороны тела расположены в 26—29 поперечных рядов. Анальный большой, впереди него обычно симметрично расположены 3 небольших, примерно равных по величине преанальных, средний из которых может быть в той или иной степени увеличен. Бедренных пор 13—21. На нижней стороне:

бедер между бедренными порами и наружным рядом крупных чешуй расположены 5 рядов мелких щитков.

Чешуя, покрывающая голень, сверху несет на себе слабо выраженные ребрышки или сглаженные шипики и не превышает спинную по величине. Вокруг середины голени в одном ряду 14—18 чешуй. Чешуя верхней трети хвоста сверху со сглаженными, на боках с более резко развитыми продольными ребрышками; задние края хвостовых чешуй прямо обрезаны, реже слабо выдаются тупым углом назад.

Длина туловища с головой 44—56 мм. Отношение длины тела к длине регенерированного хвоста составляет 0.50—0.70. Основной фон верхней стороны тела грязно-буровато-желтый, коричневатосерый, коричневатосерый.

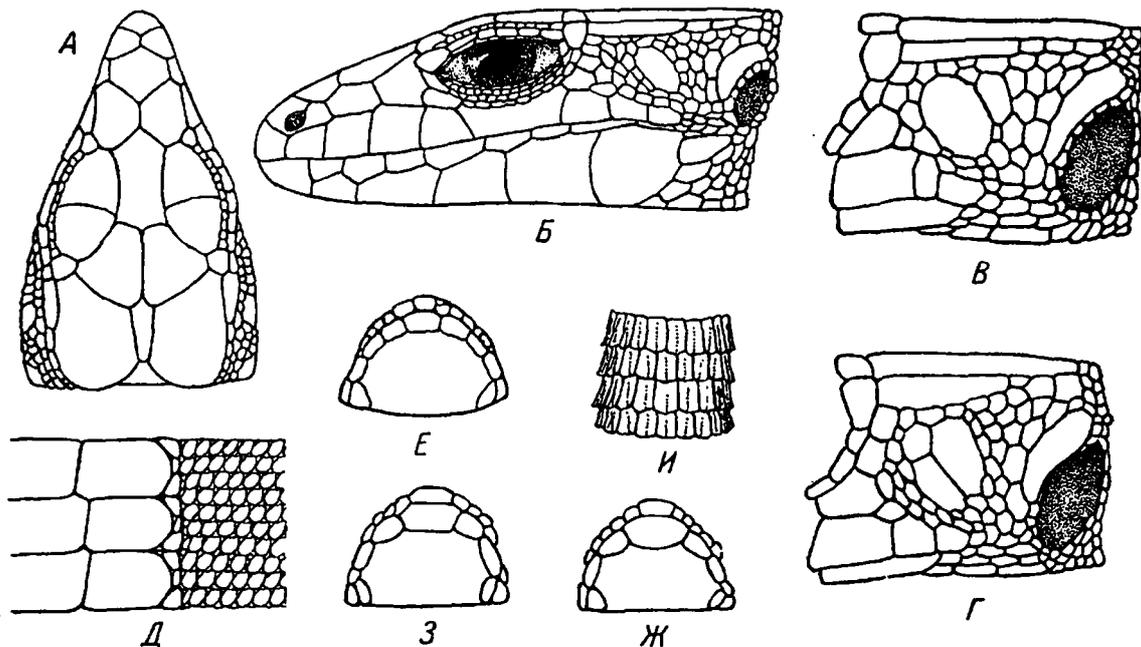


Рис. 57. Основные признаки фolidоза *L. rostombekovi*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха; Е—Ж — анальная область; И — верхняя сторона передней трети хвоста. (Ж — оз. Гей-Гель, остальные — Спитак).

бежевый, буро-желтоватый или темно-буланый. Затылочная полоса образована сосредоточенными в средней части спины неправильной формы пятнышками и буровато-коричневыми крапинками, слагающимися у отдельных особей в явственный сетчатый узор. Височные полосы образованы более или менее выраженными, частично слившимися темными кружками с беловатыми (голубыми на уровне передних ног) глазками; по верхнему их краю обычно располагаются узкие расщепленные полосы из сближенных беловатых пятнышек, особенно четких на шее и в передней трети туловища. Нижнечелюстные полосы выражены слабо. Встречаются особи, у которых затылочная и височные полосы едва намечены. Нижняя сторона тела, включая низ головы и горло, зеленовато-желтая. На крайних брюшных щитках проступают неяркие голубоватые пятна. На голове сверху мелкие темные крапинки и пятнышки.

Географическое распространение. Ареал вида ограничен облесенной частью Армянского нагорья в пределах северной Армении и северо-западного Азербайджана. Южная граница распространения проходит по ущельям рек Памбака и Агстева вдоль южных предгорий Базумского хребта от г. Спитака на западе, продолжаясь далее по северным склонам Мургузского и Шахдагского хребтов до окр. оз. Гей-Гель и ущелий верхнего течения рек Гянджачая и Кюракчая на востоке. Северная граница ареала проходит по северо-восточным отрогам Папа-

Географическая изменчивость *Lacerta rostrombekovi*

Признаки	Окрестности г. Спитака (северная Армения), N = 33 ♀♀		Окрестности сел. Загалу, северо-восточный берег оз. Севан (Армения), N = 11 ♀♀		Окрестности оз. Гей-Гель (северо-западный Азербайджан), N = 13 ♀♀		В целом для вида, N = 57	
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m
1	44-56	50.55 ± 0.62	50-55	53.00 ± 0.69	50-55	52.64 ± 0.47	44-56	51.50 ± 0.42
2	71-98	84.78 ± 1.76	84-101	90.33 ± 5.34	87-100	93.88 ± 1.93	71-101	87.92 ± 1.12
3	0.51-0.70	0.60 ± 0.01	0.52-0.63	0.58 ± 0.03	0.50-0.59	0.55 ± 0.01	0.50-0.70	0.58 ± 0.007
4	48-54	50.88 ± 0.28	47-50	48.54 ± 0.28	49-53	50.85 ± 0.35	47-54	50.42 ± 0.22
5	23-28	25.42 ± 0.24	21-27	23.91 ± 0.48	21-27	24.46 ± 0.42	21-28	24.91 ± 0.20
6	13-19	16.15 ± 0.22	15-17	16.09 ± 0.20	16-21	17.46 ± 0.29	13-21	16.45 ± 0.17
7	10-14	11.62 ± 0.15	9-12	11.41 ± 0.22	11-14	12.62 ± 0.27	9-14	11.81 ± 0.17
9	26-29	27.85 ± 0.11	26-29	28.18 ± 0.26	27-29	28.23 ± 0.20	26-29	28.00 ± 0.09
10	3-3	3.00 ± 0.00	3-3	3.00 ± 0.00	1-3	2.00 ± 0.28	1-3	2.77 ± 0.09
11	2-4	2.77 ± 0.41	2-3	2.77 ± 0.13	2-3	2.62 ± 0.13	2-4	2.74 ± 0.07
12	2-5	3.27 ± 0.09	3-4	3.36 ± 0.15	3-5	3.42 ± 0.16	2-5	3.32 ± 0.06
13	2-3	2.82 ± 0.07	2-3	2.86 ± 0.10	2-3	2.50 ± 0.14	2-3	2.75 ± 0.05
14	15-18	16.36 ± 0.10	14-16	15.27 ± 0.20	15-17	15.77 ± 0.12	14-18	16.02 ± 0.09
15	5-5	5.00 ± 0.00	5-5	5.00 ± 0.00	5-5	5.00 ± 0.00	5-5	5.00 ± 0.00

карского и северным предгорьям Мургузского хребтов в северной Армении, где наиболее северные местонахождения известны из окр. Ноемберяна, Севкара и Шамшадина. В настоящее время ареал вида складывается из нескольких изолированных популяций, приуроченных, в частности, к ущельям верхнего течения рек Памбака и Агстева. Далеко отстоящая, изолированная популяция существует, кроме того, на северо-восточном берегу оз. Севан в окр. сел. Загалу (Цовак). По всей видимости, эта ящерица встречается и в некоторых других пунктах на северо-западных склонах Варденисского хребта, ограничивающего Севанскую котловину с востока. Во всяком случае в коллекции ЗИН АН СССР имеется экземпляр, добытый Зелинским еще в 1880 г. в окр. Каравансарая на пути из Мартуни к Айодзорскому перевалу (рис. 32, 2). В пределах Армении ареал *L. rostrombekovi* в значительной своей части перекрывается ареалами *L. dahli* и отчасти *L. armeniaca* и *L. unisexualis*. Известны также совместные обитания с *L. s. portschinskii* и *L. s. raddei*.

Географическая изменчивость. Были исследованы выборки из трех изолированных и далеко отстоящих друг от друга парте-ногенетических популяций, разделенных с севера на юго-восток расстоянием в 140 и 65 км (табл. 24). Хотя фенотипическая изменчивость внутри каждой отдельной выборки очень невелика, в целом все они довольно сильно отличаются друг от друга, что особенно характерно для ящериц из окр. оз. Гей-Гель в северо-западном Азербайджане. Интерес-

но, что наблюдающееся у особей из этой выборки значительное отрицательное отклонение столь стойкого видового признака, как число увеличенных преанальных (признак 10), происходит не за счет уменьшения количества самих щитков, а благодаря увеличению размеров среднего из них, что в норме свойственно близкой бисексуальной форме *L. s. portschinskii*. С последней ящериц из азербайджанской популяции сближает также увеличенное количество бедренных пор. Как видно из рис. 58, максимальные размеры тела наблюдаются у особей из высокогорной популяции на берегу оз. Севан, что связано с большой высотой их обитания над уровнем моря.

Сравнительные замечания. По ряду морфологических признаков партеногенетическая *L. rostombekovi* очень близка к обоеполю подвиду *L. s. portschinskii*, составляя с ним, видимо, такую же пару генетически близких форм, как и в случае *L. s. nairensis* — *L. unisexualis*.

Исследованный материал. Армения: ЗИН, № 16678 (18), ущелье р. Дебеда в окр. г. Спитак; № 16911 (4), Папанино в окр. Дилижана; № 17099 (11), окр. Кировакана; № 17455 (4), Загалу, северо-восточный берег оз. Севан; № 17785 (15), Спитак; № 17791 (7), Загалу, берег оз. Севан; ЗИНА, (6), окр. Ноемберяна; (8), окр. Шамшадина; (5), окр. Иджевана. Азербайджан: ЗИН, № 17510 (6), окр. оз. Гей-Гель, Кировабадский р-н; № 17822 (11), окр. оз. Гей-Гель, Кировабадский р-н.

Lacerta unisexualis Darevsky

(Табл. II, В; рис. 59; фот. 7)

L. saxicola defilippii, Чернов, 1939 : 111; Даревский, 1957 : 28. — *saxicola defilippii* (партеногенетическая раса), Darevsky und Kulikova, 1961 : 153; Даревский, 1962 : 402. — *unisexualis* Darevsky, 1966b : 148, pl. 1, fig. 21.

Г о л о т и п. ЗИН АН СССР, № 17929, ♀, окр. 2. Раздана (Ахта), около 1800 м над ур. м., 24 VII 1963, колл. И. С. Даревский (рис. 85, Г).

О п и с а н и е. Ширина лобносового несколько превышает его длину или иногда ей равна. Межчелюстной хорошо выраженным швом примыкает к предлобному, благодаря чему оба передних носовых отделены друг от друга (данный признак очень характерен для вида в целом и наблюдается у 99.8% особей). Шов между лобносовым и задненосовым обычно равен по длине шву между передним и задним носовыми. Швы между предлобным и лобным прямые. Между верхнересничными и надглазничными с каждой стороны, разделяя их, расположен силовый, крайне редко прерванный ряд из 7—13 зернышек. Верхний заглазничный, как правило, отчетливо касается теменного. Первый верхневисочный умеренно длинный, тупо обрезанный сзади; позади него расположено 2—5 более или менее равных по величине мелких задневисочных. Обычно небольшой центральновисочный с каждой стороны отделен от верхневисочного 1—3 попереч-

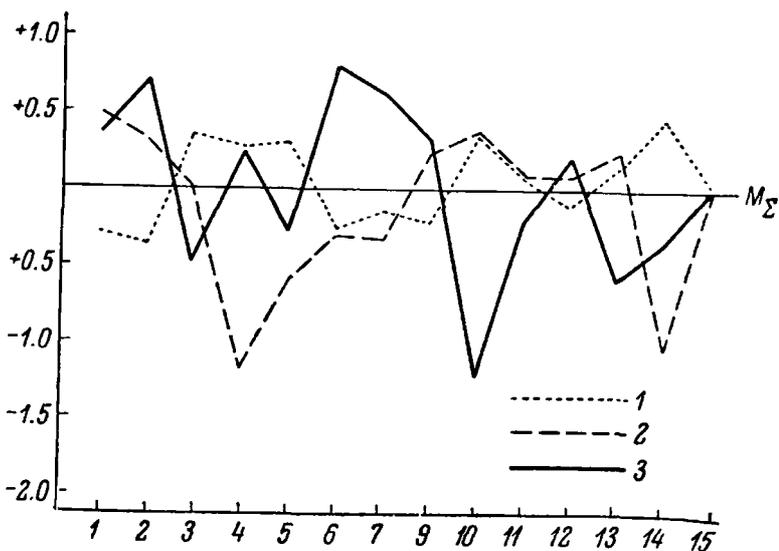


Рис. 58. Сводный профиль изменчивости *L. rostombekovi*.

1 — Спитак; 2 — Загалу; 3 — оз. Гей-Гель.

ными рядами мелких щитков. Между крупным барабанным и центрально-височным в наиболее узком месте лежит 2—4 несколько увеличенных щитка. Воротник прямой или очень слабо зазубрен. По средней линии горла до воротника 24—31 чешуйка. Чешуя туловища гладкая, выпуклая, несколько более крупная на боках. Вокруг середины тела в одном ряду 50—55 чешуй. Расположенные в 26—29 поперечных рядов грудные и брюшные щитки соприкасаются с каждой стороны тела с 2, реже 3 туловищными чешуйками, задняя из которых заметно увеличена. Впереди большого анального симметрично расположено 2, гораздо реже один увеличенный преанальный. Бедренных пор 16—21. На нижней стороне бедер,

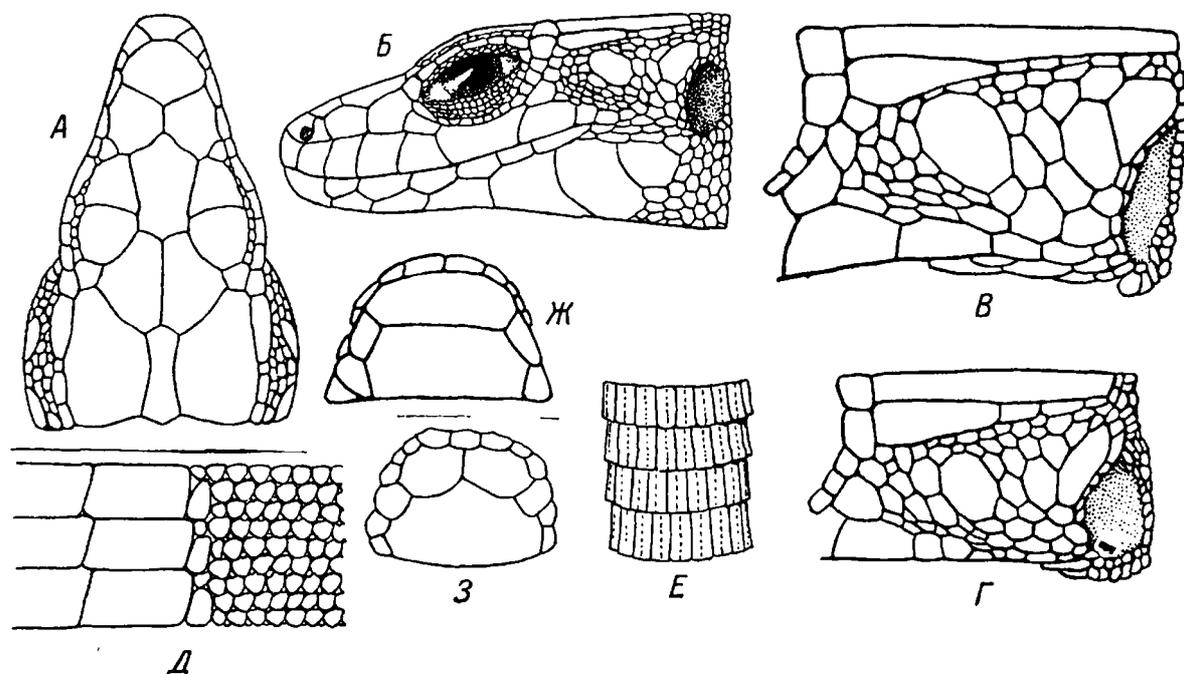


Рис. 59. Основные признаки фolidоза *L. unisexualis*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и брюшными щитками; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж, З — анальная область. (Г — Басаргечар, остальные — Такарлу).

между порами и наружным рядом увеличенных чешуй, располагается 5—6 поперечных рядов мелких щитков. Чешуя верхней стороны голени гладкая или со слабо выраженными ребрышками, не превышающая спинную по величине. Вокруг середины правой голени в одном ряду 16—21 чешуйка. Чешуя передней трети хвоста сверху со слабо, на боках более резко развитыми ребрышками; отдельные чешуйки вытянуты слабым тупым углом назад или тупо обрезаны. Длина туловища с головой 56—70 мм, ее отношение к длине невосстановленного хвоста составляет 0.47—0.54.

Окраска верхней стороны тела варьирует в пределах бежевой, серой, коричневато-бежевой, оливково-серой, бледной охряной, коричневато-серой, буровато-коричневой или темно-песочной. Во всю ширину спины располагается сетчатый узор из соприкасающихся небольших, узких, неправильной формы пятен. Височные полосы образованы параллельными рядами касающихся друг друга, отчетливо выраженных черных кружков с беловатыми центрами; один из них, лежащий на уровне передних ног, голубой. Нижняя сторона тела матово-белая. На крайних брюшных щитках (через один) располагаются яркие голубые пятна. Нередко затылочная и височные полосы выражены очень слабо.

Географическое распространение. Ареал вида разорван на ряд сравнительно небольших популяций, расположенных на периферии ареала *L. s. nairensis* в Армении. Изолированные популяции известны (с запада на восток) в окр. г. Ленинакана, северо-западных,

северных и северо-восточных склонах горы Арагац, в ущелье р. Памбака у г. Спитака, в ущелье р. Мармарика, в окр. г. Раздана в долине р. Разлана и в ряде пунктов на берегах оз. Севан. Единичные находки известны также в северо-восточной Турции (окр. сел. Занзак в долине Аракса) (рис. 26, 1). В большинстве случаев обитает совместно с партеногенетическими видами *L. armeniaca* или *L. rostombekovi*, а местами, например в окр. г. Раздана, встречается вместе с исходной бисексуальной расой (*L. s. nairensis*). На западном склоне горы Арагац имеется зона совместного обитания с *L. s. valentini*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из трех изолированных популяций в северной Армении с запада на восток, находящихся на расстоянии 30 и 78 км друг от друга, причем 2 из них расположены на западном и восточном берегах оз. Севан (табл. 25).

Степень изменчивости изученных выборок представлена на рис. 60, из которого видно, что по большинству показателей все они мало отличаются друг от друга, хотя отдельные признаки и обнаруживают некоторое клинальное нарастание с запада на восток. Отметим также, что особи с берегов Севана отличаются более темной окраской верхней стороны тела, что связано, видимо, с высотой их обитания (2000 м над ур. м.).

Сравнительные замечания. Ранее мы

Таблица 25

Географическая изменчивость *Lacerta inisexualis*

Признаки	Ущелье р. Мармарика у сел. Такары (Армения), N = 13 ♀♀			П-ов Севан на оз. Севан (Армения), N = 12 ♀♀			Окрестности г. Басаргегара (северная Армения), N = 10 ♀♀			В целом для подвида, N = 35		
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	σ	
1	60—70	64.62 ± 0.77	62—66	64.17 ± 0.36	56—69	62.40 ± 1.05	56—70	63.83 ± 0.46	2.73			
2	117—135	128.08 ± 2.81	124—129	126.60 ± 1.03	114—124	119.67 ± 1.40	114—135	125.17 ± 1.05	6.22			
3	0.49—0.54	0.51 ± 0.007	0.50—0.52	0.51 ± 0.005	0.47—0.54	0.51 ± 0.01	0.47—0.54	51 ± 0.002	0.017			
4	49—54	51.85 ± 0.46	50—55	51.83 ± 0.36	51—53	52.00 ± 0.30	49—55	51.89 ± 0.21	1.27			
5	24—28	26.31 ± 0.35	26—31	28.17 ± 0.47	27—29	28.20 ± 0.63	24—31	27.49 ± 0.26	1.56			
6	18—20	18.96 ± 0.18	16—21	18.21 ± 0.36	16—20	17.85 ± 0.27	16—21	18.38 ± 0.17	1.05			
7	7—13	10.35 ± 0.41	8—13	10.88 ± 0.28	8—13	11.20 ± 0.51	7—13	10.77 ± 0.24	1.43			
7a	30.7	—	8.3	—	0	—	—	—	—			
9	26—29	27.31 ± 0.24	27—28	27.08 ± 0.08	27—28	27.20 ± 0.13	26—29	27.20 ± 0.09	0.59			
10	1—2	1.85 ± 0.10	1—2	1.92 ± 0.08	2—2	2.00 ± 0.00	1—2	1.92 ± 0.05	0.29			
11	2—3	2.61 ± 0.13	2—3	2.46 ± 0.14	2—4	2.90 ± 0.17	2—4	2.64 ± 0.09	0.54			
12	2—4	2.92 ± 0.19	2—4	2.88 ± 0.17	3—5	3.85 ± 0.18	2—5	3.17 ± 0.12	0.75			
13	2—3	2.08 ± 0.07	2—2	2.00 ± 0.00	2—2	2.00 ± 0.00	2—3	2.03 ± 0.03	0.17			
14	16—19	17.85 ± 0.30	18—21	19.25 ± 0.25	18—21	20.10 ± 0.35	16—21	18.97 ± 0.23	1.37			
15	5—6	5.31 ± 0.13	5—6	5.75 ± 0.13	5—6	5.70 ± 0.15	5—6	5.57 ± 0.086	0.51			

показали (Даревский, 1962), что широко распространенный в Армении и северо-восточной Турции бисексуальный подвид *L. s. defilippii* (= *L. s. nairensis*) имеет также морфологически отличную партеногенетическую

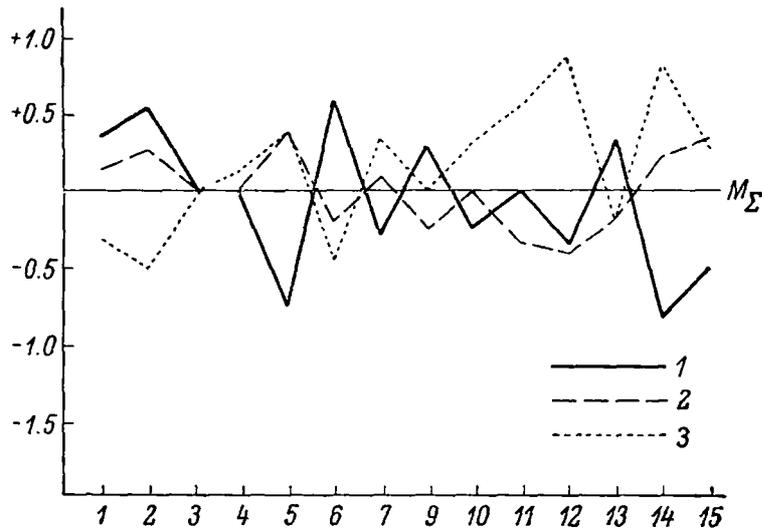


Рис. 60. Сводный профиль изменчивости *L. unisexialis*.

1 — ущелье р. Мармарика; 2 — п-ов Севан; 3 — Басаргечар.

точный берег оз. Севан; № 17734 (18), окр. Басаргечара; № 17804 (6), Такярлу, ущелье р. Мармарика; № 17832 (6), Раздан, правый берег р. Раздана; ЗИНА (4), Норадуз, Нор-Баязетский р-н; (12), окр. гор. Артик; (4) Агнаюг, Апаранский р-н; (3) ущелье р. Памбака выше г. Спитака. *Турция* (северо-восточная): ЗИН, № 17970 (1), Занзак, Эрзерумский вил.

расу, обладающую самостоятельным ареалом. Позднее, по соображениям, изложенным выше (стр. 18), эта партеногенетическая раса была описана нами в качестве самостоятельного агамного вида *L. unisexialis* (Darevsky, 1966a).

И с с л е д о в а н н ы й материал. *Армения*: ЗИН, № 14375 (1), Гюней, северный берег оз. Севан; № 14383 (3), Шорджа, северный берег оз. Севан; № 14380 (3), Ленинакан; № 14399 (7), Шорджа, северный берег оз. Севан; № 15403 (2), Кавтарлы, Артикский р-н; № 16982 (8), Цамакаберд, западный берег оз. Севан; № 17465 (3), между селениями Цоваком и Карчахпюр, вос-

ВИДЫ ВЕРОЯТНОГО ГИБРИДНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Lacerta mixta Méhely, 1909

(Рис. 5, Г, 61, фот. 20)

L. muralis, Boettger, 1893:83. — *Lacerta derjugini* Nik. × *Lacerta saxicola* Eversm. = *Lacerta mixta* Méhely, 1909:581. — Никольский, 1913:82; 1915:384; Mertens, 1922:173. — *saxicola mixta*, Lantz et Cugén, 1936:165.

Л е к т о т и п. Зенкенбергский музей (Германия), № 12087, ♂, Абастумани в Грузии, колл. Г. Ледер, 1 V 1879.

О п и с а н и е. Ширина лобносового заметно превышает его длину. Межчелюстной отделен от лобносового или же касается его более или менее широким швом. Ширина шва между лобносовым и задненосовым щитками значительно варьирует; в ряде случаев задненосовой отделен от лобносового вовсе. Между верхнересничными и надглазничными щитками расположен прерванный или, реже, полный ряд из 2—15 зернышек. Верхний заглазничный обычно касается теменного. Первый верхневисочный короткий или умеренно длинный, несколько утончающийся и тупо обрезанный сзади; позади него расположено 1—4 хорошо выраженных и более или менее равных по величине задневисочных. Между очень большим центральновисочным и большим барабанным в большинстве случаев расположен один очень крупный клиновидной формы щиток, нередко по размерам превышающий барабанный, реже центральновисочный и барабанный разделены двумя крупными, лежащими друг над другом щитками. Воротник слабо зазубрен. По средней линии горла 20—28 чешуй. Чешуя туловища умеренно выпуклая, гладкая или слабо килеватая в задней трети спины; боковые чешуи мало отличаются по величине от

спинных. Вокруг середины тела в одном ряду 40—55 чешуй. Крайние брюшные щитки граничат по краям тела с 2—3 туловищными чешуйками у самцов и 2, реже 3 у самок; соответственно у тех и других эти щитки расположены в 21—29 и 24—27 поперечных рядов. Впереди большого анального расположено 2 несколько увеличенных преанальных, или все преанальные мелкие и более или менее равны по величине. Бедренных пор 13—21. На нижней стороне бедер между рядами пор и наружным рядом увеличенных щитков расположено 3—6 поперечных рядов чешуй. Чешуя, покрывающая голень сверху, со слабо выраженными ребрышками, не превышающая спинную по величине. Вокруг середины голени в одном ряду 14—23 чешуйки. Чешуя передней трети хвоста сверху и на боках

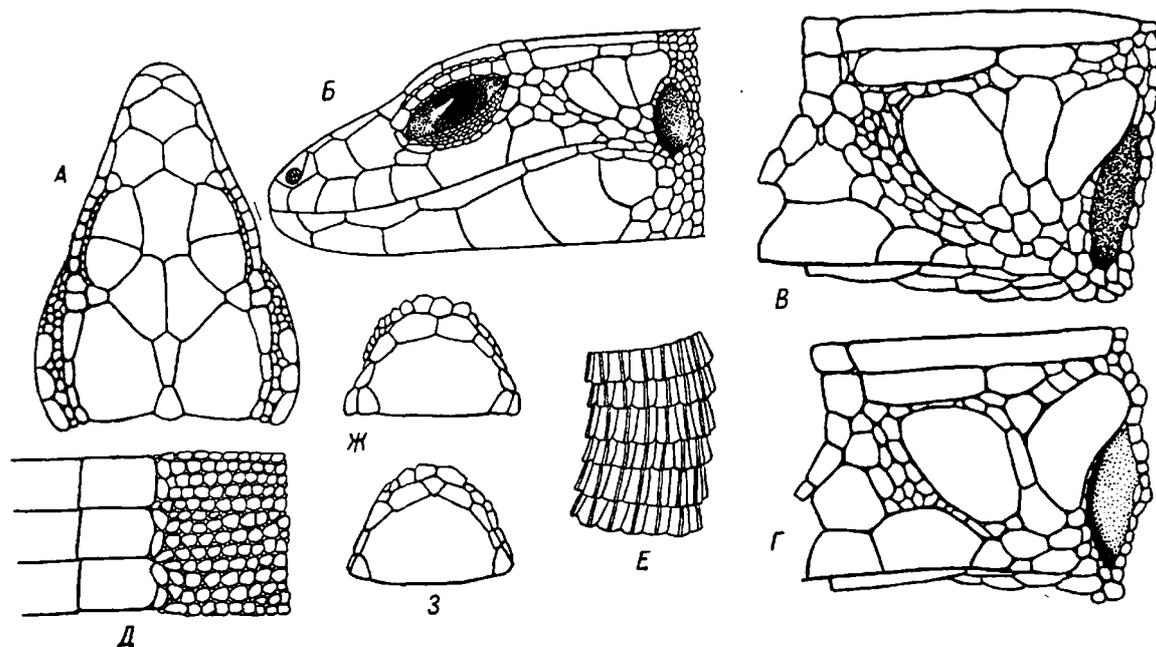


Рис. 61. Основные признаки фolidоза *L. mixta*.

А — голова сверху; Б — голова сбоку; В, Г — височная область; Д — пограничная область между туловищной чешуей и щитками брюха; Е — верхняя сторона передней трети хвоста; Ж, З — анальная область. (Г, З — Банис-Хеви, остальные — Абастумани).

с умеренно развитыми киями, задние края чешуек обычно несколько приострены или слабо вытянуты под тупым углом назад. Длина туловища с головой 49—63 мм у самцов и 51—60 мм у самок; отношение ее к длине целого хвоста у тех и других соответственно составляет 0.48—0.58 и 0.52—0.62.

Окраска верхней стороны тела самцов и самок ярко-изумрудно-зеленая, зеленая, травянисто-зеленая, голубовато-зеленая, коричневатосерая, как правило, более темная по хребту. Затылочная полоса образована обычно сосредоточенными вдоль хребта мелкими, нередко слабо выраженными пятнами и крапинками. Широкие темно-бурые или темно-коричневые височные полосы образованы тремя сближенными продольными рядами темных кружков, очертания которых часто едва угадываются. Характерные для височных полос светлые глазки слабо выражены, отсутствуют вовсе или же проступают лишь в области груди. По верхнему, как правило, сильно изрезанному краю височных полос обычно расположены светлые ресничные линии или же ряды мелких пятен, более явственных в передней трети туловища. По нижнему краю височных полос расположено по ряду светлых, окантованных темным пятен. Нижняя сторона тела, включая горло и низ головы, зеленовато-желтая, желтая или желтовато-зеленая. Крайние брюшные щитки на границе с телом несут на себе небольшие темно-голубые и черные пятна. В от-

Географическая изменчивость *Lacerta mixta*

Признаки	Ущелье Банис-Хеви близ Боржоми (Грузия), N = 25 (17 ♂♂, 8 ♀♀)		Перевал Зекари выше Абастумани (Грузия), N = 25 (8 ♂♂, 17 ♀♀)		Кутаиси и Тквибули (Грузия), N = 13 (10 ♂♂, 3 ♀♀)		В целом для подвиды, N = 63 (35 ♂♂, 28 ♀♀)		
	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	пределы вариации	M ± m	σ
1 ♂♂	49—60	53.18 ± 0.75	50—58	53.88 ± 1.03	54—63	58.30 ± 0.82	49—63	54.80 ± 0.62	3.68
1 ♀♀	52—59	55.50 ± 1.02	51—60	55.65 ± 0.72	56—60	57.33 ± 1.33	51—60	55.78 ± 0.54	2.89
2 ♂♂	91—111	102.50 ± 1.19	100—116	108.17 ± 2.54	101—115	108.00 ± 7.00	91—116	105.37 ± 1.26	7.45
2 ♀♀	98—104	100.80 ± 1.02	85—116	100.50 ± 2.18	96—105	100.50 ± 4.50	85—116	100.58 ± 0.13	7.22
3 ♂♂	0.48—0.58	0.52 ± 0.006	0.48—0.52	0.49 ± 0.006	0.50—0.53	0.51 ± 0.01	0.48—0.58	0.51 ± 0.03	0.022
3 ♀♀	0.53—0.58	0.56 ± 0.01	0.52—0.62	0.55 ± 0.007	0.53—0.58	0.55 ± 0.02	0.52—0.62	0.55 ± 0.05	0.028
4	42—55	48.52 ± 0.70	40—49	44.56 ± 0.52	43—52	47.46 ± 0.80	40—55	46.73 ± 0.44	3.55
5	21—28	23.96 ± 0.39	20—25	22.60 ± 0.31	21—27	24.77 ± 0.46	20—28	23.59 ± 0.24	1.93
6	14—21	17.78 ± 0.30	14—19	16.52 ± 0.26	13—20	17.50 ± 0.39	13—21	17.22 ± 0.19	1.51
7	3—15	9.70 ± 0.53	2—13	7.78 ± 0.66	4—15	9.12 ± 0.83	2—15	8.82 ± 0.39	3.10
7a	48	—	60	—	53.8	—	—	—	—
9 ♂♂	21—29	23.47 ± 0.47	22—24	22.88 ± 0.23	22—26	24.60 ± 0.40	21—29	23.66 ± 1.67	9.87
9 ♀♀	24—27	25.50 ± 0.38	23—26	24.94 ± 0.24	24—24	24.00 ± 0.00	24—27	25.00 ± 0.20	1.06
10	1—4	2.60 ± 0.15	2—4	2.32 ± 0.15	2—3	2.23 ± 0.12	1—4	2.41 ± 0.08	0.71
11	1—2	1.08 ± 0.05	1—2	1.18 ± 0.08	1—2	1.54 ± 0.14	1—2	1.21 ± 0.05	0.41
12	2—3	2.56 ± 0.10	1—4	2.64 ± 0.15	1—4	2.65 ± 0.20	1—4	2.61 ± 0.08	0.656
13 ♂♂	2—3	2.88 ± 0.08	2—3	2.86 ± 0.14	2—3	2.90 ± 0.10	2—3	2.88 ± 0.05	0.32
13 ♀♀	2—3	2.81 ± 0.14	2—3	2.24 ± 0.10	2—3	2.50 ± 0.32	2—3	2.43 ± 0.092	0.49
14	16—23	18.44 ± 0.30	14—21	17.80 ± 0.35	15—21	18.23 ± 0.31	14—23	18.14 ± 0.19	1.56
15	4—6	5.04 ± 0.12	3—5	4.24 ± 0.10	4—6	4.69 ± 0.18	3—6	4.65 ± 0.08	0.67

дельных случаях пятнистость может распространяться и на прилегающие участки брюха. Голова сверху в мелких темных пятнышках.

Географическое распространение. В отличие от остальных форм скальных ящериц *L. mixta* не обладает четко выраженным цельным ареалом, что связано, видимо, с ее гибридным происхождением. В настоящее время обладает спорадическим распространением на Месхетском и Триалетском хребтах в западном Закавказье и на южных склонах Большого Кавказского хребта в междуречье Риони и Ингури. Отдельные местонахождения известны на северо-западных предгорьях Месхетского хребта в Аджарии и западной Грузии (в частности, окр. Махарадзе), на южных склонах Эгрисского и Рачинского хребтов (окр. Кутаиси, Тквибули и курорта Лабарде), на южных склонах Месхетского

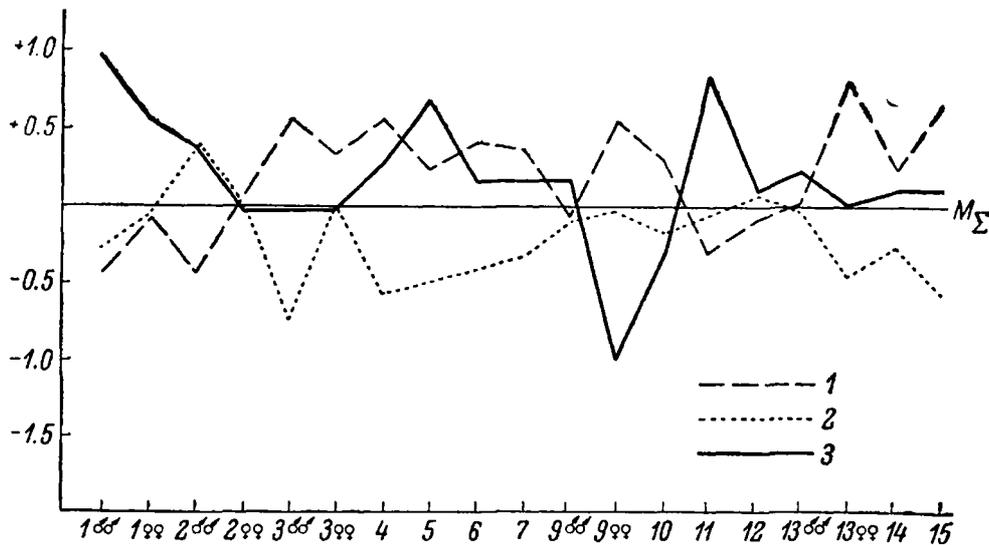


Рис. 62. Сводный профиль изменчивости *L. mixta*.

1 — ущелье Банис-Хеви; 2 — перевал Зекари; 3 — Кутаиси.

хребта у перевала Зекари и окр. Абастумани, в ряде пунктов Боржомского ущелья в долине Куры и на северо-западных склонах Триалетского хребта в окр. Бакуриани и перевала Цхра-Цкаро (рис. 53, 2). В Государственном музее Грузии хранится экземпляр из окр. Марткопи на южных отрогах Карталинского хребта близ Тбилиси, однако эта находка нуждается в подтверждении. К этому виду относятся и 3 взрослых экземпляра из окр. Кутаиси, определенных в свое время С. Ф. Царевским (1914) как *L. s. armeniaca*. Известна по одному экземпляру также из северо-восточной Турции (Явузкемаль, вил. Гирюсун). На Кавказе почти повсюду обитает совместно с *L. derjugini* и *L. saxicola*. В окр. Бакуриани встречается с *L. armeniaca* и *L. r. obscura*.

Географическая изменчивость. Исследовались выборки из 3 изолированных популяций в юго-западной Грузии, разделенных расстоянием в 55 и 75 км, степень изменчивости которых представлена в табл. 26 и на рис. 62. Можно видеть, что максимальное отрицательное отклонение большинства показателей наблюдается в южной популяции с перевала Зекари, которая по всем признакам почти не выходит за пределы среднего квадратического значения каждого из них. В то же время ряд признаков обнаруживает определенную клинальную изменчивость в направлении на север и северо-восток.

Как показала В. Ф. Положихина (1965), особи этого вида, обитающие в смешанной популяции с лесным видом *L. derjugini* (окр. Бакуриани), обладают отчетливыми гибридными признаками, значительно отличаясь по ряду показателей от экземпляров из других частей ареала.

От ящериц и Аджарии и Грузии заметно отличается также хранящийся в Британском музее экземпляр из северо-восточной Турции, обладающий, в частности, заметно более мелкими в сравнении с нормой щитками височной области.

Сравнительные замечания. Мегели (Méhely, 1909) описал свою *Lacerta mixta* из окр. Абастумани в качестве предположительного межвидового гибрида *L. derjugini* Nik. \times *L. saxicola* Eversmann, поскольку единственный бывший в его распоряжении экземпляр сочетал в себе признаки обоих указанных видов. Позднее Лантц и Цирен (Lantz et Cserén, 1936), оставляя вопрос о гибридном происхождении этой формы открытым, сохранили название *L. saxicola mixta* за серией особей из окр. Боржоми. Как увидим далее (стр. 190), *L. mixta* исходно действительно могла возникнуть в результате гибридизации между названными выше видами, совместно с которыми постоянно встречается на всем протяжении своего ареала. Отсутствие промежуточных форм в совмещенных ареалах с другими формами скальных ящериц, равно как и четкие морфологические отличия, убедительно свидетельствуют в пользу ее видовой самостоятельности.

Исследованный материал. Грузия: ЗИН, № 8543 (3), окр. Тквибули; № 8563 (4), окр. Кутаиси; № 14415 (1), Бакуриани; № 14453 (1), Бакуриани; № 16915 (2), ущелье Банис-Хеви близ Боржоми; № 17121 (10), ущелье Банис-Хеви близ Боржоми; № 17425 (25), дорога на перевал Зекари, выше Абастумани; № 17895 (2), окр. Махарадзе; № 17426 (20), ущелье Банис-Хеви близ Боржоми; № 17451 (20), ущелье Банис-Хеви близ Боржоми; № 17906 (3), окр. Кутаиси; ГМГ (2), Гомис-Мта, Аджария; (4), окр. Лебарде, Гегечкорский р-н; ЗММГУ, № 2977 (6), дорога из Бакуриани в Цихисджвари; ЗИНУ, (2), Ахалдаба, Боржомский р-н. Турция (северо-восточная): БМ, № 1964.392 (1), Явузкемаль, вил. Гирусун.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ

Особенности изменчивости размеров тела

Как показывает анализ географической изменчивости большинства рассматриваемых здесь форм скальных ящериц, общая длина тела (L) отдельных особей тесно связана с высотой их обитания над уровнем моря, в соответствии с чем заметно различна в выборках из разных популяций даже внутри одного таксона. Как видно на рис. 63, эти различия в размерах ящериц, обитающих на разных высотах, выражены очень четко, причем особи из вышележащих горных популяций отличаются более крупной величиной. Можно также констатировать, что минимальные размеры ящериц наблюдаются в местообитаниях, характеризующихся повышенным дефицитом влажности. Поскольку роль фактора, влияющего на размеры, играет, очевидно, не сама высота, а лишь сопутствующие ей изменения температуры и влажности, можно полагать, что явление это носит адаптивный характер, так как более крупные размеры обеспечивают более благоприятные условия для поддержания оптимального энергетического баланса в условиях относительно сурового горного климата. Это следует из того, что теплоотдача тела животных увеличивается примерно пропорционально квадрату площади их поверхности, тогда как объем их тела растет пропорционально кубу. Очевидно, что при таких условиях важное значение приобретает именно величина поверхности по отношению к общей массе тела и у мелких животных теплоотдача относительно более велика. Кроме того, более крупные размеры тела должны способствовать аккумуляции солнечного тепла, что имеет важное значение в условиях холодного и переменчивого горного климата. Отметим также, что более крупные размеры ящериц наблюдаются и в местообитаниях, постоянно характеризующихся повышенной влажностью.

Установленная нами зависимость размеров ящериц от высоты их местообитаний может найти свое объяснение также в свете сформулированного П. В. Терентьевым (1947, 1951) так называемого правила оптимума, согласно которому каждый вид характеризуется определенной климатической температурой, при которой достигает максимальных размеров. Тот факт, что у ряда изученных форм наиболее крупные размеры тела наблюдаются не на максимальных высотах в горах, а в переходной зоне, действительно свидетельствует в пользу справедливости этого правила (рис. 63).

Особый интерес представляет наблюдающееся в высокогорных популяциях *L. s. valentini* и *L. caucasica* увеличение средних размеров тела самок, заметно превышающих по этому показателю самцов. Как мы увидим дальше, это обстоятельство закономерно сопровождается увеличе-

нием количества яиц в кладках, которое у высокогорных форм в среднем заметно выше, чем у ящериц, обитающих в предгорьях.

Так как отмеченные выше различия в размерах тела наблюдаются у особей из разных популяций даже внутри одного подвида, очевидно, что данный признак не может быть использован при таксономической характеристике подвидовых форм. Если изменения общей длины тела носят адаптивный характер, поскольку их в известной мере можно увязать с механизмом терморегуляции, то наблюдающиеся довольно широкие

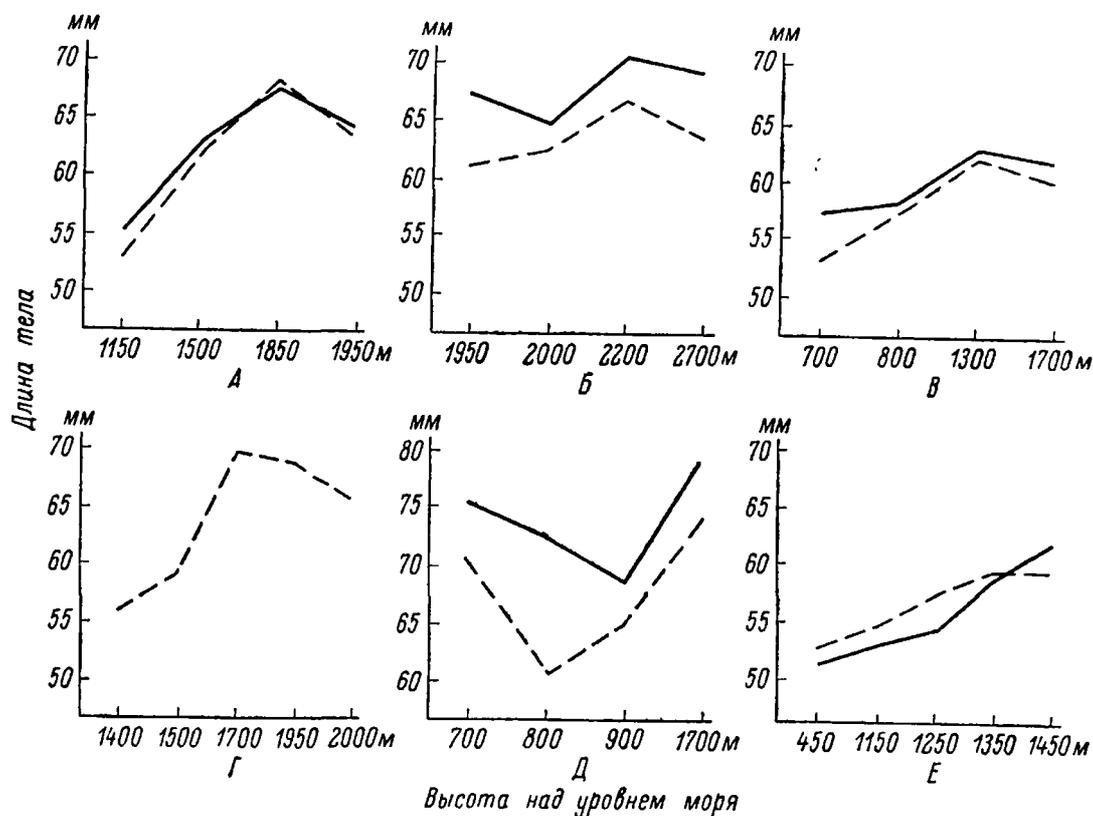


Рис. 63. Зависимость размеров тела различных форм скальных ящериц от высоты их обитания над уровнем моря.

А — *L. s. nairensis*; Б — *L. s. valentini*; В — *L. s. raddei*; Г — *L. armeniaca*; Д — *L. r. rudis*; Е — *L. s. portschinskii*. Сплошная линия — самцы; пунктир — самки.

колебания в абсолютной длине хвоста объяснить с этой точки зрения не удастся и скорее всего их следует относить к категории так называемых неадаптивных клин. По этой же причине в качестве таксономического признака при характеристике подвидов не может быть надежно использован и такой показатель, как отношение длины тела к длине невозстановленного хвоста. Значительно варьируя как внутриподвидовые признаки, рассмотренные показатели имеют, однако, определенное значение при диагностике отдельных подвидов в целом, что позволяет с полным основанием говорить как о «крупных», так и о «мелких» подвидовых формах.

В прямой зависимости от размеров тела у большинства изученных нами подвидов *Lacerta saxicola* находится изменение количества поперечных рядов грудных и брюшных щитков (признак 9), вследствие чего этот показатель, особенно у самок, максимален, как правило, в выборках из популяций, обитающих на максимальных высотах.

Изменчивость в зонах совмещения ареалов

Мы уже говорили, что специфической особенностью распространения скальных ящериц в пределах Кавказа, и, видимо, также и Малой Азии является наблюдающееся у них частичное перекрывание ареалов. При этом

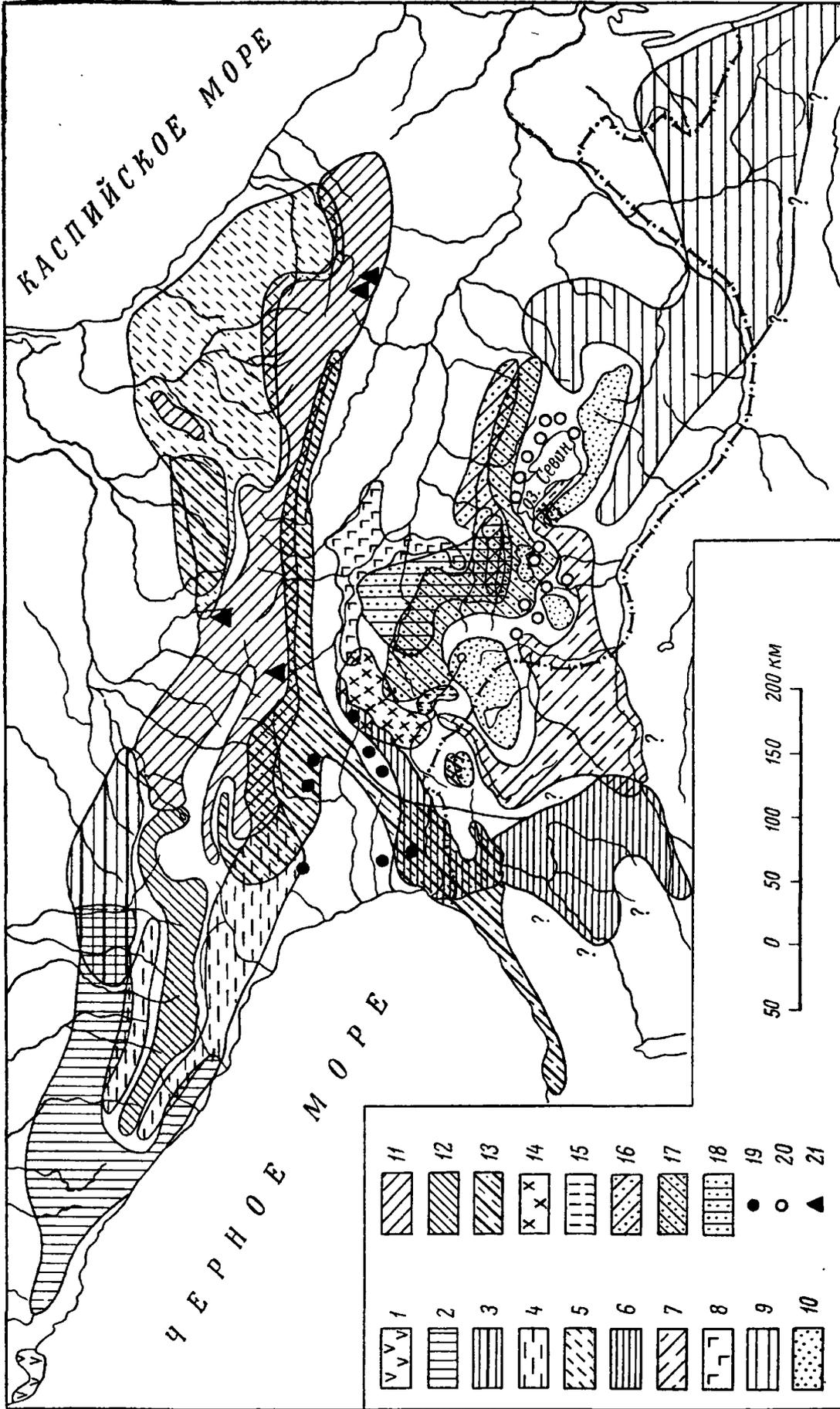


Рис. 64. Сводная карта основных ареалов скальных ящериц в пределах Кавказа.

1 — *L. saxicola szcezbaki*; 2 — *L. s. darevskii*; 3 — *L. s. saxicola*; 4 — *L. s. braueri*; 5 — *L. s. daghestanica*; 6 — *L. s. parvula*; 7 — *L. s. naitensis*; 8 — *L. s. portschinskii*; 9 — *L. s. raddei*; 10 — *L. s. valentini*; 11 — *L. saucassica saucassica*; 12 — *L. s. alpina*; 13 — *L. rudis rudis*; 14 — *L. r. obscura*; 15 — *L. r. macromaculata*; 16 — *L. r. rostitvekovii*; 17 — *L. armenica*; 18 — *L. dahl*; 19 — основные местонахождения *L. mixta*; 20 — основные местонахождения *L. unisexualis*; 21 — изолированное местонахождение *L. s. daghestanica*.

нужно различать случаи, когда друг на друга в той или иной мере налегают области распространения соседних подвидов или же совмещенными на значительном протяжении оказываются ареалы соседних видов. Как показывают наши исследования, в первом из этих случаев образующиеся зоны совместного обитания чаще всего связаны со спецификой вертикального распространения ящериц и обнаруживаются обычно в ущельях горных рек, по которым формы, распространенные в предгорьях, как бы вклиниваются в область распространения форм, ареал которых располагается выше. При этом численность «вклинивающейся» формы в зоне перекрывания бывает, как правило, ниже, чем в ее основном ареале. В случаях же совмещения ареалов широко распространенных видов, например *L. caucasica* и *L. rudis*, численность каждого из них в смешанных популяциях примерно одинакова. Известны также сравнительно небольшие смешанные популяции, слагающиеся из трех разных видов и подвидов, причем в этом случае обычно наблюдается лишь незначительная примесь третьей формы, уступающей в численности двум основным. Подобные случаи известны, например, в ущелье р. Дзорагета в северной Армении, где «вклинивающаяся» *L. s. portschinskii* встречается с *L. armeniaca* и *L. dahli*, и на северо-западных склонах Триалетского хребта в окр. Бакуриани в Грузии, где вместе с *L. mixta* и *L. armeniaca* встречаются отдельные особи *L. r. obscura*.

Важный вопрос о механизмах репродуктивной изоляции, действующих в смешанных популяциях скальных ящериц, будет специально рассмотрен ниже. Можно отметить, что аналогичные зоны совмещения ареалов различных видовых и подвидовых форм из группы европейских стенных ящериц описаны из ряда мест Южной Европы и западной части Малой Азии (Mertens, 1952; Klemmer, 1957).

Что касается скальных ящериц, то основные, известные в настоящее время в пределах Кавказа зоны совмещения ареалов приведены в табл. 27.

Характерное для большинства кавказских форм перекрывание подвидовых и видовых ареалов отражено также на сводной карте рис. 64. Как показывают наши исследования, наблюдающиеся зоны совмещения ареалов соседних подвидовых форм характеризуются обычным присутствием в них так называемых промежуточных особей, которых на основании морфологического критерия не удастся достоверно отнести ни к первому, ни ко второму подвиду. Такое явление имеет место, в частности, на Северном Кавказе в зонах совмещения ареалов *L. s. darevskii* и *L. s. brauneri* и *L. s. darevskii* с *L. s. saxicola* (рис. 1). Можно отметить, что такого же рода более или менее выраженные «классические» переходы между подвидами известны и у многих других животных, причем существование в смешанных популяциях особей, сочетающих в себе признаки обоих симпатрических видов, в равной мере можно объяснить как первичной, так и вторичной интерградацией. Не останавливаясь на многочисленных примерах такого рода, приводимых, в частности, Майром (1947), сошлемся лишь на чрезвычайно интересную работу Савада (Sawada, 1963), показавшего существование четких промежуточных популяций у японского тритона (*Triturus pyrrhogaster*). Теоретические аспекты этого вопроса в общей форме были рассмотрены недавно также Н. И. Лариной и В. П. Денисовым (1966). Особый интерес представляет широко распространенный случай, когда на значительном протяжении оказываются совмещенными ареалы двух хорошо различающихся видов, например *L. saxicola* и *L. rudis* или *L. rudis* и *L. caucasica* (рис. 2). Как и следовало ожидать, какие бы то ни было промежуточные формы между такими полусимпатрическими видами отсутствуют, что, как мы увидим дальше, объясняется действием биологических изолирующих механизмов, заключающихся в разновременности созревания гонад и различии сигнальной брачной окраски.

Основные зоны частичного совмещения ареалов
скальных ящериц в пределах Кавказа

Виды и подвиды			Местонахождение смешанных популяций
1	2	3	
<i>Lacerta saxicola saxicola.</i>	<i>Lacerta caucasica caucasica.</i>	—	Чегемская теснина в ущелье р. Чегема в Кабардино-Балкарии.
<i>L. s. saxicola.</i>	<i>L. saxicola darevskii.</i>	—	Долина р. Теберды в Карачаево-Черкесской АО.
<i>L. s. darevskii.</i>	<i>L. s. brauneri.</i>	—	Верховья р. Белой на склонах Фишта и Општена в Краснодарском крае.
<i>L. s. brauneri.</i>	<i>L. caucasica alpina.</i>	—	Верховья р. Бзыби в Абхазии.
<i>L. s. brauneri.</i>	<i>L. rudis rudis.</i>	—	Ущелье среднего течения р. Ингури в Сванетии.
<i>L. s. parvula.</i>	<i>L. r. rudis.</i>	—	Долина р. Аджарис-Цкали и ущелья ее притоков в Аджарии.
<i>L. s. parvula.</i>	<i>L. r. obscura.</i>	—	Южные склоны Месхетского хребта в Грузии.
<i>L. s. portschinskii.</i>	<i>L. dahli.</i>	—	Ущелье р. Алгети близ Манглиси и окр. Коджори и Цхнети близ Тбилиси в Грузии.
<i>L. s. portschinskii.</i>	<i>L. saxicola raddei.</i>	—	Ущелья среднего течения рек Дебета и Агстева в северной Армении.
<i>L. s. portschinskii.</i>	<i>L. rostombekovi.</i>	—	Ущелье нижнего течения р. Гетика в Армении.
<i>L. s. portschinskii.</i>	<i>L. rudis obscura.</i>	—	Ущелье верхнего течения р. Таны в Атенском ущелье в Грузии.
<i>L. s. valentini.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	—	Южные склоны Памбакского хребта в ущелье р. Мармарика и окр. сел. Верин-Гукасяна в Армении.
<i>L. rudis macromaculata.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	—	Окр. Ахалкалаки в ущелье р. Крбулаха в Грузии.
<i>L. r. macromaculata.</i>	<i>L. saxicola valentini.</i>	—	Ахалкалаки в Грузии.
<i>L. saxicola nairensis.</i>	<i>L. dahli.</i>	—	Окр. г. Ленинакана в Армении.
<i>L. s. valentini.</i>	<i>L. unisexualis.</i>	—	Восточные склоны горы Арагац в Армении.
<i>L. unisexualis.</i>	<i>L. rostombekovi.</i>	—	Северо-восточный берег оз. Севан у сел. Загалу и окр. г. Спитака в Армении.
<i>L. armeniaca.</i>	<i>L. dahli.</i>	—	Окр. Степанавана, окр. Кировакана, ущелье среднего течения р. Дебета и ряд других мест в северной Армении. Окр. сел. Цалки в южной Грузии.
<i>L. dahli.</i>	<i>L. rostombekovi.</i>	—	Ущелье р. Дебета в окр. Кировакана в Армении.
<i>L. rudis rudis.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	—	Западные склоны перевала Цхра-Цкаро на Триалетском хребте в Грузии.
<i>L. r. rudis.</i>	<i>L. caucasica caucasica.</i>	—	Южные склоны Главного Кавказского хребта от Сванетии на западе до Лагодехи и Закатал на востоке.

Таблица 27 (продолжение)

Виды и подвиды			Местонахождение смешанных популяций
1	2	3	
<i>L. r. rudis.</i>	<i>L. saxicola daghestanica.</i>	—	Ущелье течения р. Аргуна в Чечено-Ингушетии.
<i>L. caucasica caucasica.</i>	<i>L. s. daghestanica.</i>	—	Ущелье р. Большой Лиахви выше курорта Джава в южной Осетии; начало Дарьяльского ущелья в северной Осетии; северные склоны Главного хребта в долине р. Самура в Дагестане.
<i>L. c. caucasica.</i>	<i>L. caucasica alpina.</i>	—	Ущелье верхнего течения р. Баксана в Кабардино-Балкарии.
<i>L. unisexualis.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	—	Окр. сел. Шорджа на северном берегу оз. Севан в Армении.
<i>L. saxicola nairensis.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	—	Ущелье среднего течения р. Кассаха в Армении.
<i>L. s. parvula.</i>	<i>L. rudis obscura.</i>	<i>L. mixta.</i>	Ущелье Банис-Хеви близ г. Боржоми в Грузии.
<i>L. rudis obscura.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	<i>L. mixta.</i>	Западные склоны Триаletского хребта между Бакуриани и Цихиджвари в Грузии.
<i>L. saxicola portschinskii.</i>	<i>L. dahli.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	Ущелье р. Дзорагета близ Степанавана в Армении.
<i>L. s. valentini.</i>	<i>L. saxicola nairensis.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	Северо-западные склоны Гегамского хребта в бассейне оз. Севан в Армении.
<i>L. s. nairensis.</i>	<i>L. dahli.</i>	<i>L. rostombekovi.</i>	Окр. сел. Севкара в северной Армении.
<i>L. s. portschinskii.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	<i>L. dahli.</i>	Окр. сел. Тумаянана в ущелье р. Дебета в Армении.
<i>L. armeniaca.</i>	<i>L. dahli.</i>	<i>L. rostombekovi.</i>	Ущелье р. Памбака в окр. курорта Дилижан в Армении.
<i>L. saxicola nairensis.</i>	<i>L. unisexualis.</i>	<i>L. armeniaca.</i>	Ущелье р. Раздана близ сел. Раздана в Армении.

Предпринятое нами специальное изучение этого вопроса показало однако, что в ряде случаев ящерицы из смешанных популяций морфологически заметно отличаются от особей своего же вида из чистых аллопатрических участков его ареала. Такие различия можно видеть на примере *L. s. parvula*, значительная часть ареала которой перекрывается с областью распространения *L. rudis*. Как видно из табл. 12 и рис. 38, выборка из чистой популяции этого подвида в северо-восточной Турции по ряду признаков хорошо отличается от выборок из смешанных популяций из Аджарии и соседних районов Грузии, причем различия эти заключаются в заметном отрицательном отклонении всех меристических показателей фолидоза. Иными словами, *L. s. parvula*, обитающая совместно с *L. rudis*, характеризуется более крупным масштабом элементов чешуйчатого покрова, не выходящим, однако, за пределы изменчивости, установленной для данного подвида. Подобного рода более или менее выраженные отклонения меристических признаков наблюдаются и в смешанных популяциях некоторых других форм, чем в значительной мере объясняется отмеченное выше смазывание у них общей картины клинальной изменчивости. По нашему мнению, это происходит вследствие некоторого общего изменения

фенотипа гетерогенных популяций под воздействием единичных случаев перекрестного обмена гамет, происходящих в обход механизмов репродуктивной изоляции, о которых уже говорилось выше. Такие случаи могут, например, иметь место при нередко наблюдающихся индивидуальных сдвигах в сроках размножения отдельных особей. Возникающие при этом гибридные генотипы быстро растворяются в исходном генотипе родительских форм, однако накопление их за длительное время сопряженного существования приводит постепенно к заметному общему изменению фенотипа смешанных популяций. Возникающие таким образом фенотипические отклонения могут вырастать до ранга едва ли не достоверных таксономических различий, как это наблюдается, например, у *L. s. parvula*. Поскольку в этом случае обладающие совмещенными ареалами *L. rudis* и *L. s. parvula* по величине значительно отличаются друг от друга, перекрестное их оплодотворение происходит лишь в одном направлении, а именно путем спаривания молодых половозрелых самцов *L. rudis* со взрослыми самками *L. s. parvula*. Именно поэтому накопившиеся изменения генотипа сказались лишь на морфологии материнской формы и почти не коснулись отцовской. Однако в подобной же ситуации при сопряженном обитании близких по величине *L. s. saxicola* и *L. c. caucasica* или *L. caucasica* и *L. s. brauneri* фенотипы каждой из них оказались несколько сдвинутыми в сравнении с несомещенными частями их популяций (рис. 12 и 15). Отметим, что подобное же явление было описано в свое время С. Д. Перелешиним (1928) у прыткой ящерицы в зоне совмещения ареалов *L. a. agilis* и *L. a. exigua*. Установленное нами изменение фенотипа симпатриантов в смешанных популяциях скальных ящериц очень напоминает описанное Стугреном и Поповичем явление так называемой интерклинальной изменчивости, констатированное ими в зонах совмещения видовых ареалов желтобрюхой и краснобрюхой жерлянок (Стугрен и Попович, 1961; Stugren, 1962). Отметим, что, по данным этих авторов, существующие на территории Румынии гетерогенные популяции *Bombina bombina* и *Bombina variegata*, так же как в нашем случае с ящерицами, не образуют особого подвида, а четко детерминируются как первый или второй вид.

Специфика изменчивости партеногенетических видов

Как и следовало ожидать, благодаря односторонней материнской наследственности фенотипическая изменчивость у всех партеногенетических видов скальных ящериц оказалась гораздо меньшей, чем у близких обоеполых форм. Это хорошо видно из табл. 28, где статистически вычислен коэффициент вариации $C\%$ для двух важных в систематическом отношении признаков — количества чешуек вокруг середины тела Sq и количества чешуек по средней линии горла G . Можно видеть, что у партеногенетических форм коэффициент вариации значительно ниже, чем у бисексуальных, что в равной мере относится и к ряду других признаков, включая окраску тела, благодаря чему партеногенетические сестры из каждого выводка (клона) более похожи друг на друга и на свою мать, чем это имеет место у обоеполых видов. Кроме того, благодаря малой фенотипической изменчивости внутри каждого отдельного клона пределы варьирования одних и тех же признаков внутри партеногенетических популяций в целом также сравнительно невелики, несмотря на множество мелких фенотипических линий. В связи с этим партеногенетические виды сравнительно мало изменчивы, что можно видеть при сравнении средних квадратных отклонений отдельных признаков в сводных таблицах, а также сводных профилей, характеризующих изменчивость всех рассматриваемых здесь обоеполых и партеногенетических форм. Отметим, что более узкая фенотипическая изменчивость североамериканских партеногенетических

Некоторые различия фенотипической изменчивости партеногенетических и бисексуальных форм скальных ящериц (по Даревскому и Куликковой, 1961)

Виды	Число чешуй у молодых ящериц, выведенных из яиц в лаборатории (партеногенетические клоны)						Число чешуй у ящериц в выборках из естественных популяций					
	вокруг середины тела			по средней линии горла			вокруг середины тела			по средней линии горла		
	N	lim	C %	N	lim	C %	N	lim	C %	N	lim	C %
Партеногенетические:												
<i>Lacerta armeniaca</i>	82	40—46	1.27	82	19—25	2.85	63	40—46	3.58	63	19—25	6.0
<i>L. dahli</i>	40	52—55	0.57	40	24—29	1.8	55	52—56	2.63	55	24—29	5.65
<i>L. rostombekovi</i>	29	47—52	0.86	29	23—27	1.96	57	47—53	2.85	57	23—28	5.45
Бисексуальные:												
<i>Lacerta saxicola nairensis</i>	76	49—60	2.83	76	23—31	5.1	60	49—60	4.6	60	23—31	7.75
<i>L. s. valentini</i>	23	47—53	3.30	23	20—28	6.0	54	40—52	6.8	54	18—28	8.1

ящериц *Cnemidophorus velox* в сравнении с близким бисексуальным видом *C. inornatus* была показана в последнее время Тэйлором (Taylor, 1965). Аналогичные данные для изолированных популяций партеногенетического вида *C. tessellatus* приводит Цвейфель (Zweifel, 1965).

Заслуживает внимания также тот факт, что благодаря большей морфологической однородности молодняка внутри каждого отдельного выводка фенотипическая изменчивость ящериц, выведенных из яиц в лаборатории, в целом оказалось заметно ниже, чем у особей из выборок, взятых в природе, что в равной мере относится к партеногенетическим и бисексуальным подвидам. Это показывает, что слагающиеся из многочисленных клонов естественные «популяции» партеногенетических ящериц в целом обладают достаточно высокой изменчивостью, способствующей их повышенной стойкости к изменениям во внешней среде. Обращают на себя внимание также некоторые свойственные партеногенетическим формам специфические особенности окраски, относящиеся прежде всего к расцветке нижней стороны тела. Если в окраске брюха большинства бисексуальных форм преобладают яркие желтые, оранжевые, зеленые или кирпично-красные тона, то у партеногенетических ящериц брюхо желтоватое или даже совершенно белое. Видимо, это объясняется исчезновением роли полового диморфизма в окраске как сигнального фактора, имеющего значение для обнаружения полами друг друга при спаривании.

Значительный интерес представляют собой также характеризующие партеногенетических ящериц особенности чешуйчатого покрова, послужившие в свое время основанием к описанию их в качестве особых подвигов. Так, у *L. armeniaca* имеет место своеобразное парное расположение

некоторых щитков височной области (рис. 52, В, Д), у *L. dahli* наблюдается появление второго задненосового щитка или значительное укорочение шва между лобносовым и задненосовым щитками (рис. 55, Б), у *L. rostrombekovi* происходит значительное уменьшение преанальных щитков (рис. 57, Е), а у *L. unisexualis* появляется отсутствующий в норме широкий шов, соединяющий межчелюстной и предлобный щитки (рис. 59, А). Характерно, что все эти особенности, наблюдающиеся у 99.8% партеногенетических особей, мало характерны для бисексуальных подвидов скальной ящерицы или во всяком случае не служат для них диагностическими признаками. С другой стороны, такие же диагностические признаки свойственны ряду филогенетически более древних южноевропейских ящериц подрода *Archaeolacerta*. Например, характерное для *L. dahli* укорочение или исчезновение шва между носовым и лобносовым щитками или появление второго задненосового в норме свойственно балканской *L. horvathi* Méhely, для которой присуще также обычное наличие шва между предлобным и межчелюстными щитками, как это имеет место и у партеногенетической *L. unisexualis*. Как мы увидим дальше, такое своеобразное проявление у партеногенетических ящериц ряда атавистических признаков представляет определенный интерес при выяснении филогенетических связей внутри всей группы стенных—скальных ящериц в целом.

Клиновальная изменчивость и вопрос о выделении подвидов

Представление о характере географической изменчивости большинства рассматриваемых здесь видовых и подвидовых форм скальных ящериц дают сводные таблицы, составленные на основании анализов отдельных выборок, происходящих из различных, более или менее разобщенных точек их ареалов. Биометрическая обработка этих данных позволяет судить о достоверности различий между отдельными признаками, так же как между сравниваемыми популяциями в целом. Наглядное представление о степени различия исследованных выборок дают сводные профили, отражающие отклонения каждого признака, выраженные в долях среднего квадратичного отклонения от найденного по взвешенному методу среднего арифметического значения данного признака (M_x).

Рассмотрение таблиц и построенных на их основании профилей показало, что отдельные признаки не подвержены закономерной географической изменчивости вовсе, тогда как у ряда других изменения эти вполне отчетливы и носят клиновальный характер. В частности у многих изученных форм выяснилось существование клиновальной изменчивости числа чешуй вокруг середины тела (признак 4) и по средней линии горла (признак 5), т. е. именно тех признаков, которые широко используются специалистами при таксономических исследованиях ящериц сем. *Lacertidae*. Более или менее выраженные, нередко хаотические гетероклиновальные изменения прослеживаются также и у ряда других меристических показателей чешуйчатого покрова. У одних форм, например у *L. s. saxicola*, нарастание числа чешуй вокруг середины тела происходит с востока на запад (рис. 11), у других, как у *L. r. rudis*, — с запада на восток (рис. 43), у третьих, *L. s. brauneri*, — с северо-востока на юго-запад (рис. 13). Широко распространен случай, когда направление изменчивости одних и тех же признаков различно в разных частях ареала или прослеживается лишь на отдельных его участках. Специальный интерес представляет случай круговой изменчивости, наблюдаемый на участке ареала у *L. s. valentini* (рис. 29). Как и следовало ожидать, четкая клиновальная изменчивость обнаруживается обычно лишь на участках непрерывного ареала и отсутствует в случаях, когда ареал более или менее значительно разорван.

В данной связи представляет интерес рассмотрение влияния изоляции на характер изменчивости отдельных форм. Выше, характеризуя распространение скальных ящериц в пределах Кавказа, мы уже говорили, что многие из них обладают хорошо выраженными разорванными ареалами, особенно характерными для всех партеногенетических видов. Ранее (Даревский, 1960а, 1966а) нами было показано, что в большинстве случаев такие разрывы можно увязать с изменениями климата ледниковых эпох или же с интенсивной вулканической деятельностью, широко развернувшейся на Кавказе в позднечетвертичное время. Таким образом, согласно данным палеогеографии, можно полагать, что период существования разорванных ареалов, а следовательно, и период изоляции обособленных популяций скальных ящериц насчитывает не более 10—12 тыс. лет. Один из наиболее четких разрывов такого рода имеет место в распространении номинального подвида *L. rudis*, обширная изолированная популяция которого существует на северных склонах Большого Кавказского хребта в Чечено-Ингушетии. Как видно на рис. 43, исследованная выборка из этой популяции по ряду показателей фоллидоза заметно отличается от выборок из Грузии, причем эти отличия, не выходящие, однако, за пределы изменчивости данного подвида, выпадают из ряда постепенных изменений, обусловленных клинальной изменчивостью. В частности, обращает на себя внимание значительная редукция числа зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками (признак 7), ряд которых в 90% случаев бывает прерван. Столь же четкие, статистически достоверные отличия по ряду признаков наблюдаются в выборке из изолированной популяции *L. s. caucasica*, обитающей на боковом Андийском хребте в Чечено-Ингушетии, причем, как и в случае с *L. rudis*, здесь имеет место почти стопроцентная редукция ресничных зернышек (рис. 48). Приведенные примеры показывают, что географическая изоляция отдельных популяций скальных ящериц влечет за собой весьма значительные изменения некоторых морфологических признаков фоллидоза. В связи с этим естественно возникает вопрос, не является ли высокий полиморфизм рассматриваемой группы прямым следствием дивергенции морфологических признаков под влиянием более или менее длительной географической изоляции. Вопрос этот тем более уместен, что, согласно взглядам, развиваемым рядом современных эволюционистов, именно пространственная изоляция является ведущим фактором расо- и видообразования (Майр, 1947; Мауг, 1963). Рассмотрение этого вопроса в свете имеющихся в нашем распоряжении данных показывает, что некоторые формы ящериц подрода *Archaeolacerta* действительно сложились под влиянием географической изоляции, что наблюдается, однако, лишь в случаях, когда достаточно обширная отделившаяся популяция эволюционировала в новых для себя специфических условиях среды. Именно таким путем, как мы увидим дальше, образовалась, по всей видимости, форма *Lacerta caucasica*, сложившаяся в условиях сравнительно сурового горного климата после отделения от обитающего в предгорьях теплолюбивого подвида *L. s. daghestanica*. Характерно также, что изолированные популяции ряда других форм (*L. s. portschinskii*, *L. s. brauneri*, *L. s. raddei*, *L. r. rudis* и др.), обитающие на разных высотах, морфологически более четко отличаются друг от друга, нежели в случаях, когда такая изоляция не сопровождается заметным разрывом по вертикали. Таким образом, придавая большое значение географической изоляции, мы вслед за рядом отечественных исследователей (Оленов, 1959; Шварц, 1966а, и др.) не считаем ее, однако, решающим фактором формообразования, возникающего прежде всего как следствие реакции изолированной популяции на специфические условия среды.

Как известно, термин «клина» и понятие клинальной изменчивости впер-

вые были введены в литературу Гексли (Huxley, 1939) для обозначения широко наблюдающегося у животных постепенного географического изменения отдельных признаков. В последние годы явление клинальной изменчивости вновь привлекло к себе внимание некоторых таксономистов, склонных рассматривать самый факт ее существования как доказательство искусственности выделения географических подвигов. В отечественной литературе такая точка зрения последовательно развивается прежде всего П. В. Терентьевым (1957), который аргументировал ее также в ряде более поздних исследований (1966). Не рассматривая специально точку зрения П. В. Терентьева, заметим только, что, она, видимо, действительно справедлива в отношении ряда обладающих широкими ареалами видов, подвиды у которых нередко выделяются искусственно. Что же

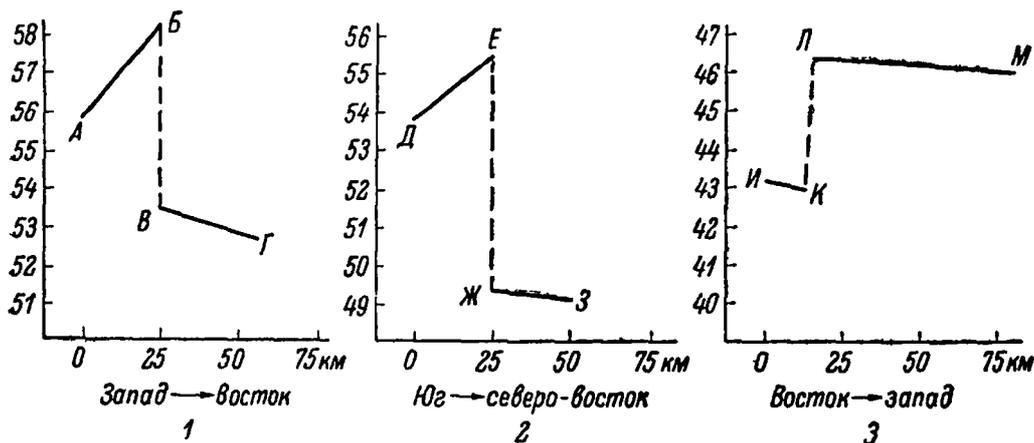


Рис. 65. Нарушение клинальной изменчивости среднего количества чешуй вокруг середины тела на стыках ареалов соседних подвиговых форм скальных ящериц.

1 — *L. s. portschinskii*—*L. s. raddei*; 2 — *L. s. nairensis*—*L. s. valentini*; 3 — *L. s. caucasica*—*L. s. alpina*. А — Степанаван; Б, В — Туманян; Г — Иджеван; Д — Фавтан; Е, Ж — Пчашен; З — Камо; И — ущелье Чегема; К, Л — Терскол; М — Теберда. По оси абсцисс — расстояние между географическими пунктами, отмеченными буквами.

касается ящериц рассматриваемой группы, то ниже мы постараемся показать, что наличие хорошо выраженной клинальной изменчивости не только не препятствует, но, напротив, подчеркивает необходимость выделения у них объективных подвиговых форм. Уже Гексли (Huxley, 1939) отмечал, что характер клинальной изменчивости у разных видов бывает весьма различен, причем наряду с достаточно плавными клинами встречаются и крутые, характеризующиеся довольно резкими изменениями величин. Разнотипность клин, наблюдающихся на сплошных участках ареала, была показана позднее также многими другими исследователями. Например, в ряде работ, посвященных географической изменчивости бурых лягушек, Л. Я. Топоркова (1964, 1966а, 1966б) установила, что на фоне однотипных клинальных изменений могут быть выделены отдельные группы популяций, обладающие существенными морфологическими особенностями, позволяющими рассматривать их в качестве самостоятельных внутривидовых единиц. Выяснилось также, что области распространения таких форм приурочены к территориям со специфическими физико-географическими условиями, причем их морфологические отличия сопровождаются важными отличиями в экологии. Такая взаимосвязь вполне оправдана биологически, поскольку клины возникают в результате деятельности отбора и в большинстве случаев параллельны определяющему их градиенту факторов среды. Четкие нарушения постепенности клинальной изменчивости отдельных признаков, совпадающие с границами подвигов, наблюдаются также и у изученных нами видов

скальных ящериц. Например, в северной Армении в зоне перехода между *L. s. portschinskii* и *L. s. raddei* имеет место отрицательный скачок количества чешуй вокруг середины тела, резко нарушающий плавный характер изменчивости этого признака от популяции к популяции у обоих перекрывающихся подвидов. Подобные же скачки обнаруживают этот и некоторые другие показатели, включая окраску, у ряда других подвидовых форм (рис. 65). Так, пограничные подвиды *L. s. nairensis* и *L. s. valentini*

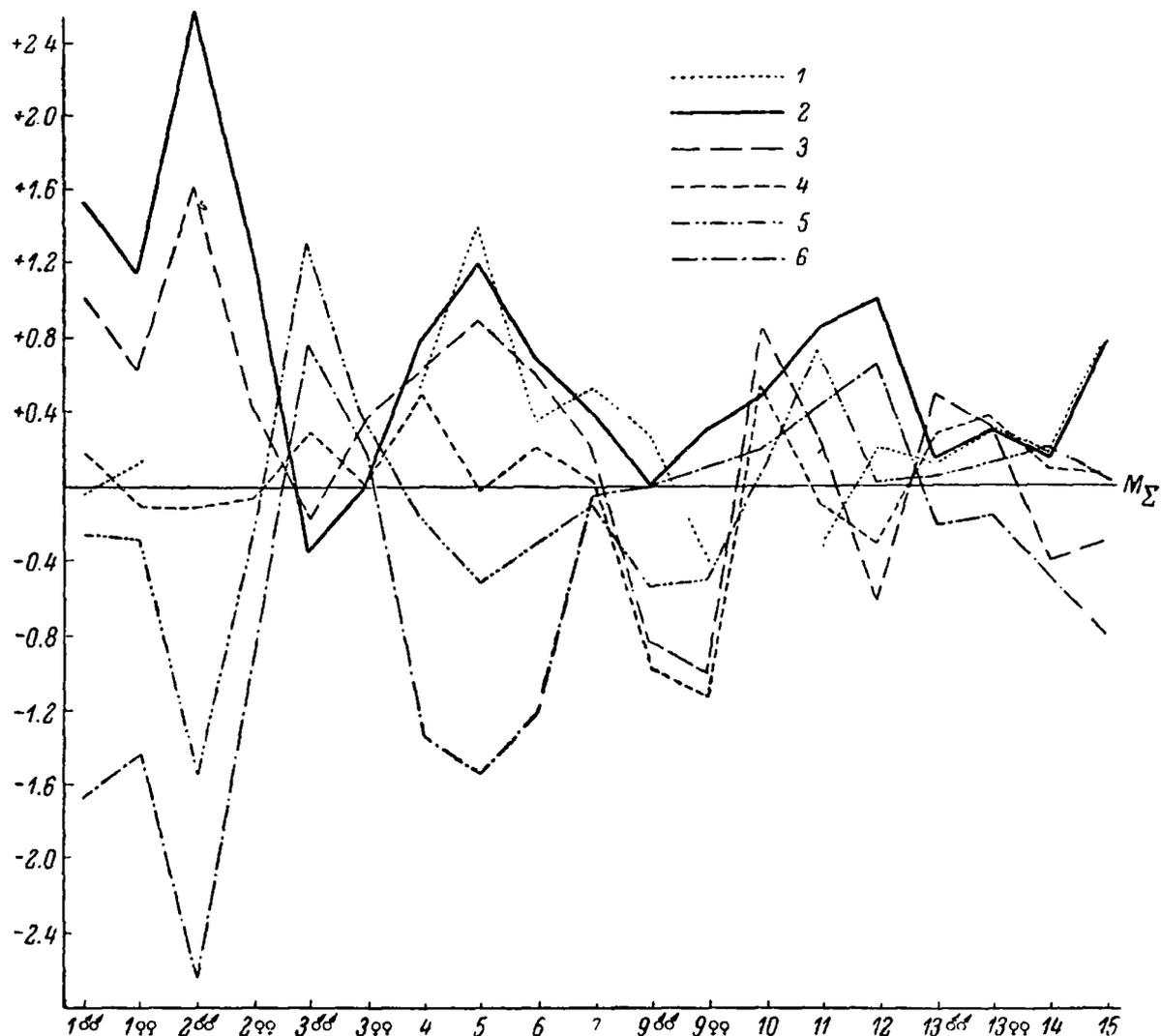


Рис. 66. Сводный профиль изменчивости *Lacerta saxicola* (северная группа подвидов).

1 — *L. s. lindholmi*; 2 — *L. s. szczerbaki*; 3 — *L. s. darevskii*; 4 — *L. s. brauneri*; 5 — *L. s. saxicola*; 6 — *L. s. daghestanica*.

резко различаются, в частности, особенностями окраски: всегда зеленой спиной и желтым брюхом у первых и бурым или буровато-серым верхом и зеленым брюхом у вторых. В ряде случаев различия по отдельным признакам между подвидами в пограничной зоне выражены даже более четко, чем на периферии, в связи с чем их сравнительные диагнозы заметно различны для особей из разных частей ареалов.

Особенно важно подчеркнуть, что такого рода резкие сдвиги или ступеньки (step-cline английских авторов) клинальной изменчивости часто совпадают с изменениями условий среды, в частности с характером местобитаний или границами вертикальных ландшафтных зон. Это можно видеть, например, у обитающих на Северном Кавказе *L. s. saxicola* и *L. s. darevskii*. Первая из этих ящериц встречается в междуречье Чегема и Теберды в пределах Кабардино-Балкарии и юга Ставрополя, тогда как вторая широко распространена главным образом в предгорьях Красно-

дарского края. Граница между обоими подвидами хорошо отвечает наблюдающейся здесь смене сухих предгорных ландшафтов Ставрополья лесными массивами Теберды и Краснодарского края (рис. 10). Во многих

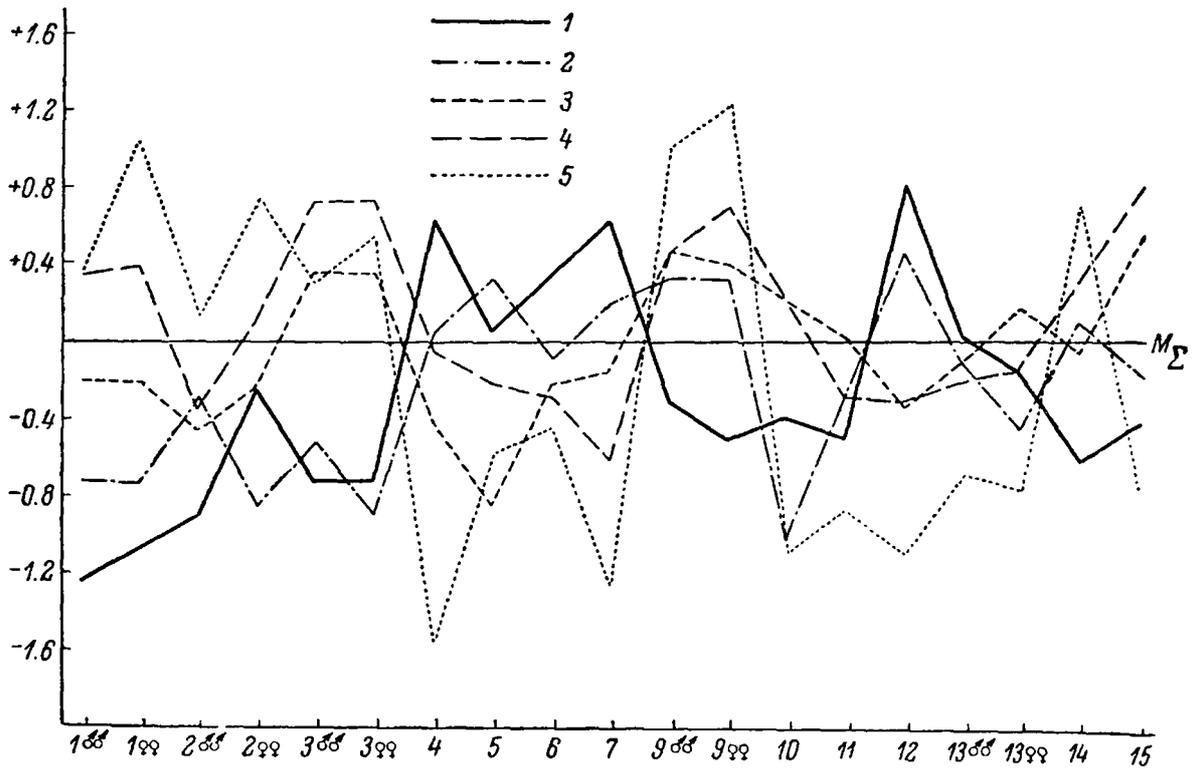


Рис. 67. Сводный профиль изменчивости *L. saxicola* (южная группа подвигов).
1 — *L. s. parvula*; 2 — *L. s. portschinskii*; 3 — *L. s. raddei*; 4 — *L. s. nairensis*; 5 — *L. s. valentini*.

других случаях границы между подвидами определяются сменой зональности ландшафтов, как это наблюдается, в частности, в случае с пред-

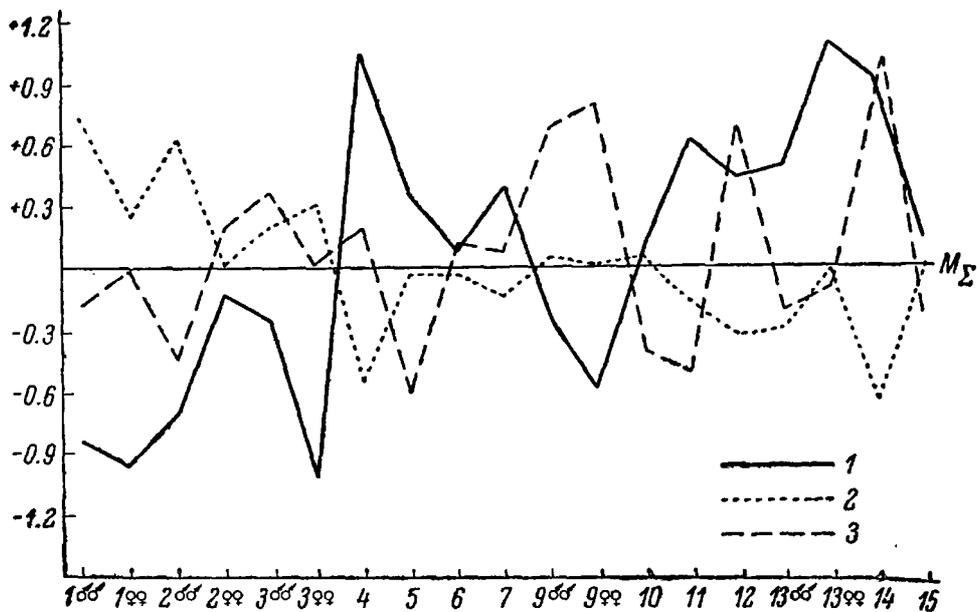


Рис. 68. Сводный профиль изменчивости *Lacerta rudis*.
1 — *L. r. obscura*; 2 — *L. r. rudis*; 3 — *L. r. macromaculata*.

горной формой *L. s. nairensis* и высокогорной *L. s. valentini*. Вследствие этого мы с полным правом можем говорить о предгорных, лесных, горно-степных и альпийских подвидах скальных ящериц, существенно разли-

чающихся не только по своей морфологии, но также и по экологическим особенностям. Отметим, что аналогичная зависимость морфологических особенностей внутривидовых популяций от условий среды была установлена у полевок рода *Clethrionomys* (Большаков и Шварц, 1962) и показана, кроме того, у ряда других животных. Таким образом, нашим материалом полностью подкрепляется все более утверждающая себя в последнее время точка зрения, что в основу выделения подвидовых форм должна быть положена прежде всего специфическая эволюционная судьба части вида, определяющаяся спецификой среды ее обитания (Шварц, 1966а).

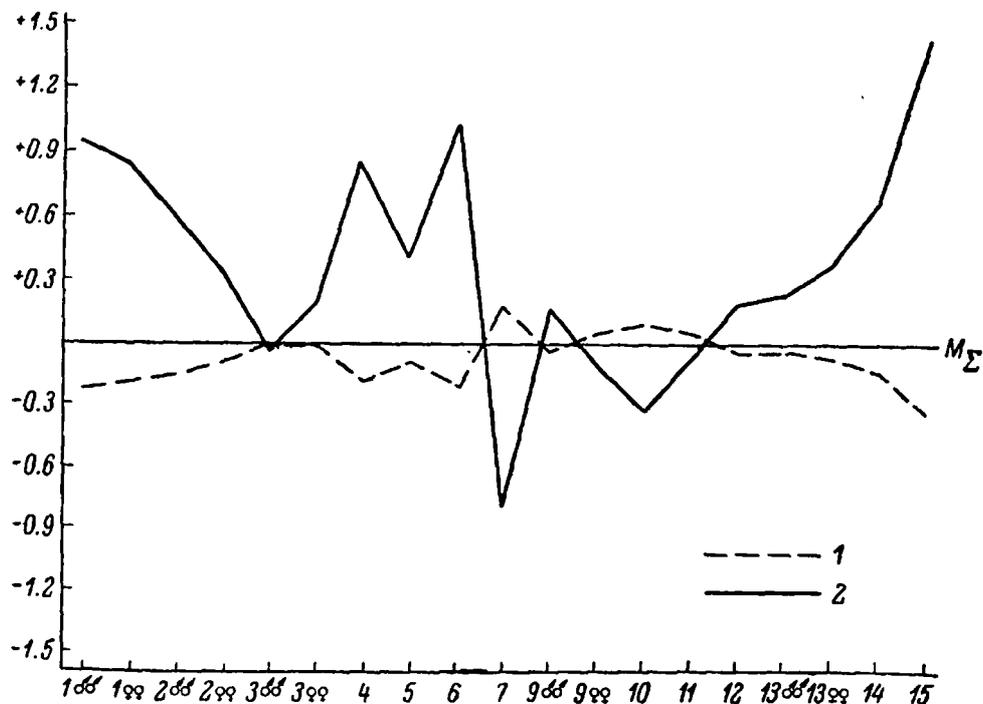


Рис. 69. Сводный профиль изменчивости *Lacerta caucasica*.

1 — *L. c. caucasica*; 2 — *L. c. alpina*.

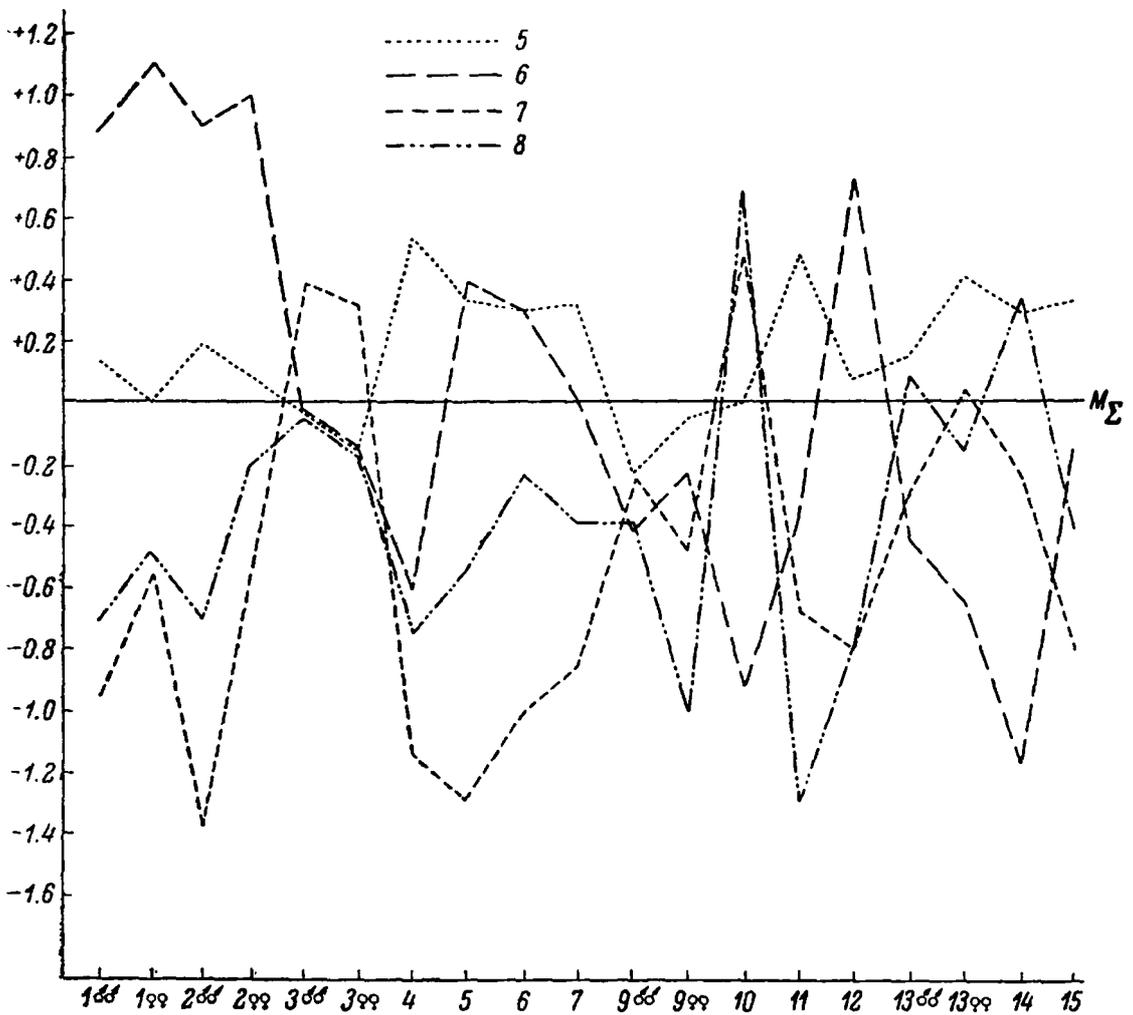
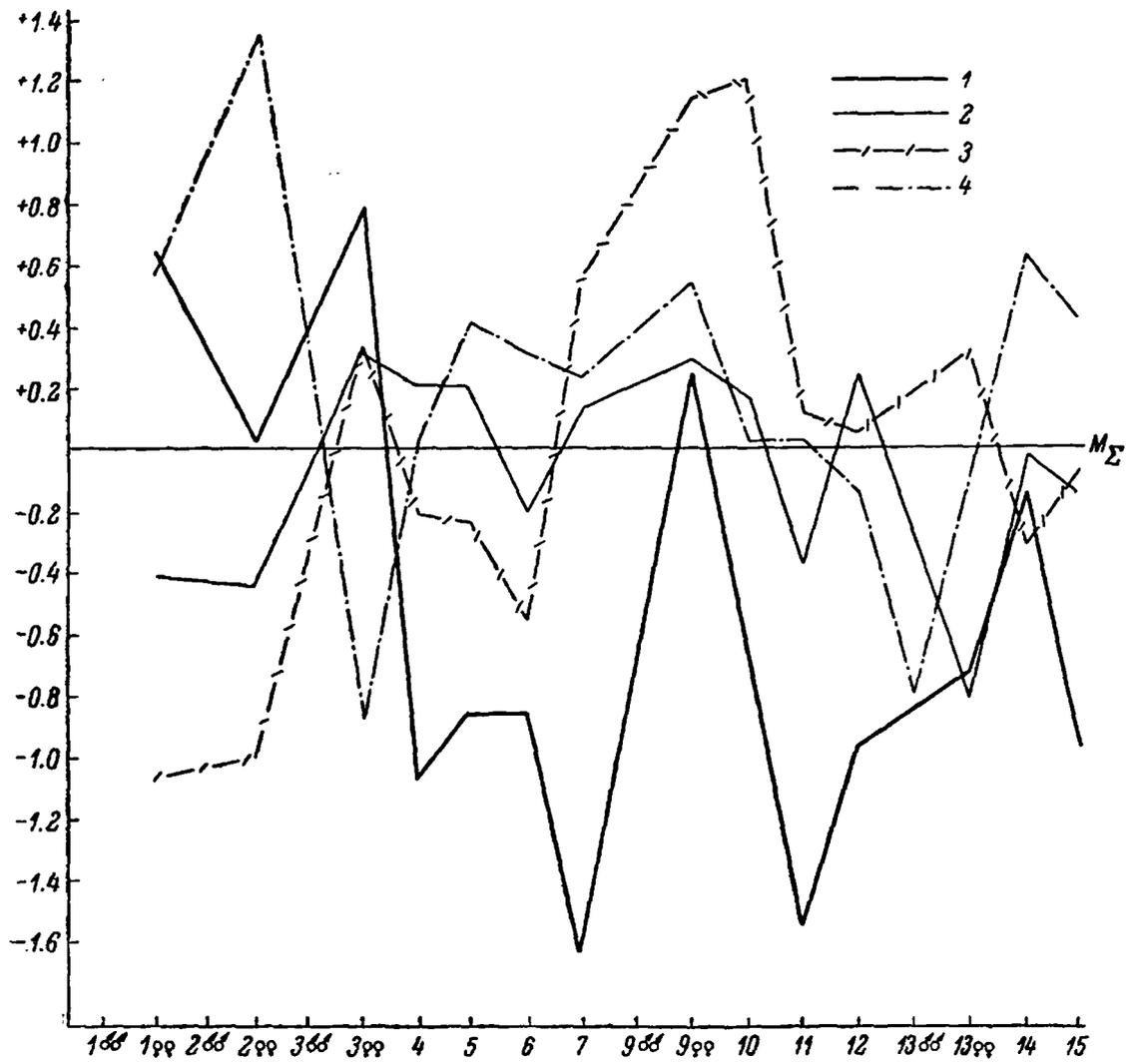
Интересно, что в отдельных случаях граница между соседними подвидами скальных ящериц определяется, видимо, какими-то еще не вполне ясными историческими причинами. Такова, например, проходящая на центральном Кавказе зона разграничения между высокогорными подвидами *L. c. caucasica* и *L. c. alpina*, первый из которых распространен строго к востоку, а второй — к западу от Эльбруса (рис. 48). Отметим, что в этом же районе наблюдается разделение ареалов и некоторых других высокогорных животных, например восточнокавказского (*Capra cylindricornis*) и западнокавказского (*Capra caucasica*) козлов (Верещагин, 1959).

В целом характер внутривидовой изменчивости рассматриваемых нами полиморфных видов виден на сводных видовых профилях (рис. 66—69).

Анализ географической изменчивости всей группы кавказских скальных ящериц показывает, что клинальная изменчивость между видами по большинству признаков отсутствует. О степени различия всех исследованных видов можно судить по сводному профилю (рис. 70), из которого видно, что наиболее значительный размах изменчивости ряда меристи-

Рис. 70. Сводный профиль изменчивости кавказских видов скальных ящериц подрода *Atchaolacerta*.

1 — *L. armeniaca*; 2 — *L. dahli*; 3 — *L. rostombekovi*; 4 — *L. unisexualis*; 5 — *L. saxicola*; 6 — *L. rudis*; 7 — *L. caucasica*; 8 — *L. mixta*.



ческих показателей фolidоза обнаруживается у сравнительно молодых форм *L. caucasica*, *L. rudis*, *L. armeniaca*, *L. rostombekovi*, *L. unisexualis* и *L. mixta*. Что же касается исходного вида *L. saxicola*, то характеризующие его показатели, как и можно было ожидать, лишь незначительно отклоняются от среднего их значения. К этому необходимо добавить, что виды хорошо различаются также некоторыми особенностями расположения отдельных элементов чешуйчатого покрова, не нашедших своего отражения на сводном профиле. Так, *L. unisexualis* характеризуется статистически достоверным отсутствием шва между межчелюстным и лобносовым щитками, *L. armeniaca* — характерным удвоением промежуточных щитков височной области, *L. dahli* — исчезновением или укорочением шва между заднебрюшным и лобносовым щитками и т. д. Интересно отметить, что популяции разных подвидовых форм скальных ящериц нередко характеризуются присутствием единичных особей другого подвида, что может наблюдаться в любой точке ареала независимо от наличия или отсутствия зоны интерградации. Так, в популяциях номинальной формы *L. caucasica* встречаются иногда отдельные особи *L. s. alpina*, а в популяциях *L. s. darevskii* — особи *L. s. brauneri*. Отметим, что, по С. С. Шварцу (1959, 1966а), такое явление довольно часто наблюдается у подвидов многих животных и его следует рассматривать как одну из форм обратимости внутривидовой изменчивости.

ЭКОЛОГИЯ

Некоторые особенности вертикального распространения скальных ящериц в пределах Кавказа

Обитание в пределах одной горной страны одновременно нескольких видов и большого числа подвидов скальных ящериц, населяющих сходные местообитания, в значительной мере связано со спецификой вертикального распространения отдельных форм. Фактически почти каждому типу ландшафтной зональности Большого хребта и Закавказья, а следовательно, и существующим здесь различным типам климата соответствуют свои формы этих ящериц, вертикальное распространение которых определяется границами данной высотной зоны. Вследствие этого общее распространение скальных ящериц носит хорошо выраженный поясной характер, более или менее четко прослеживающийся в различных природных зонах Кавказа. Очевидно, что роль фактора, влияющего на вертикальное распространение ящериц, играет не сама высота, а лишь сопутствующие ей изменения климата и в первую очередь режимов температуры и влажности. Как известно, понижение средней годовой температуры в горах составляет в среднем 0.6° на каждые 100 м, или 6° на 1000 м подъема.

Похолодание, правда до известных пределов, сопровождается увеличением суммы годовых осадков, достигающих максимума в зоне Большого хребта на высоте около 2500 м над ур. м. (табл. 29).

Т а б л и ц а 29

Изменение количества осадков
на Главном хребте с высотой
(по В. З. Гулисашвили, 1964)

	Станция	Высота над уровнем моря, м	Количество годовых осадков, мм
Северный склон.	Орджоникидзе	679	821
	Коби	1987	1192
	Крестовый перевал . .	2380	1693
Южный склон.	Гудаури	2204	1477
	Млети	1470	1350
	Пасанаури	1104	964
	Анаури	1000	755
	Душети	905	650
	Мцхета	464	568
	Тбилиси	450	510

Чувствительность разных форм скальных ящериц к определенному режиму влажности сказывается и на зональности распространения одних и тех же подвидов на северных и южных склонах хребтов. Поскольку северные склоны, как правило, характеризуются пониженным дефицитом влажности, нижние границы ареалов проходят здесь ниже, чем на сухих склонах, обращенных к югу.

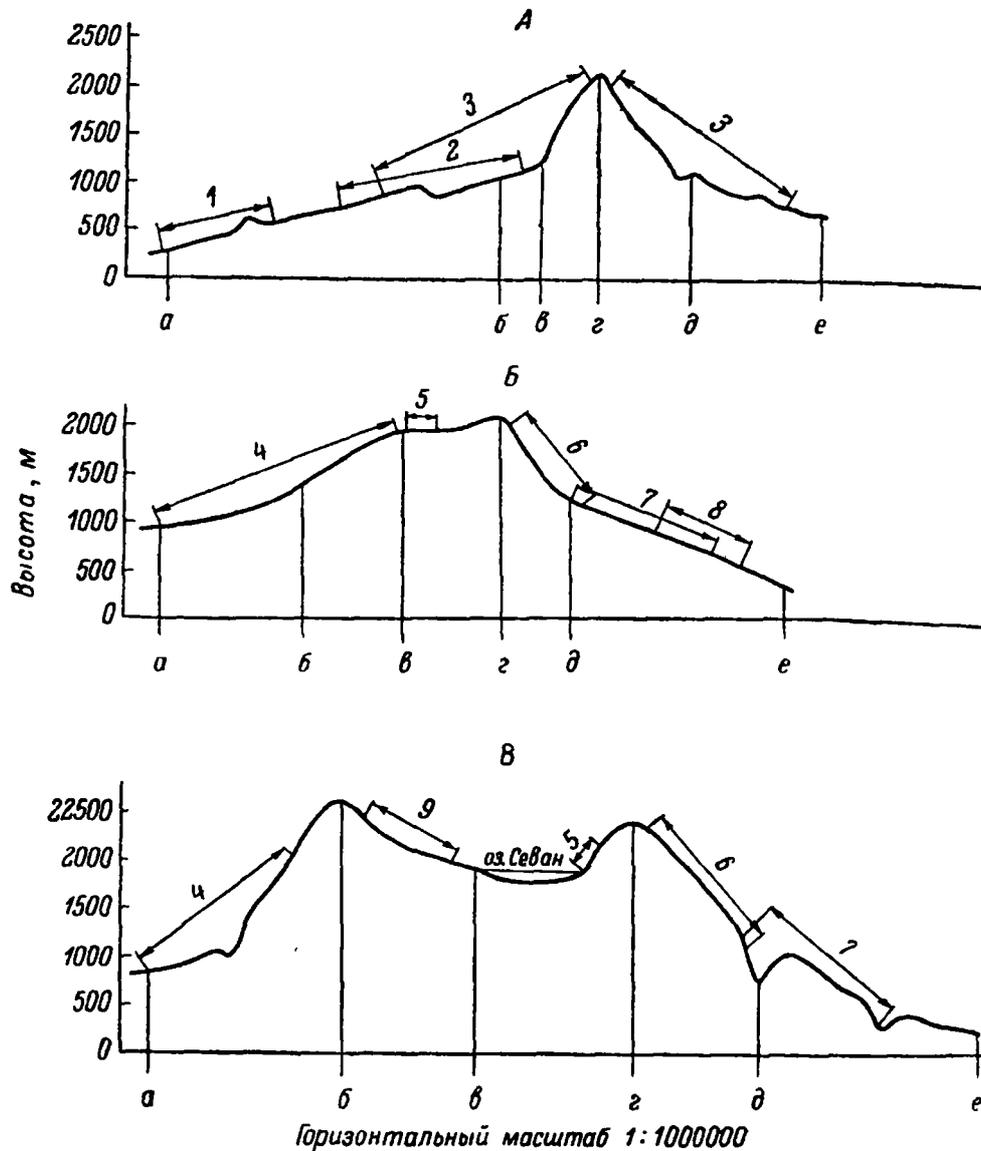


Рис. 71. Схемы вертикального распространения скальных ящериц на Главном Кавказском хребте и в Закавказье.

А — по профилю Тбилиси (а)—Пасанаури (б)—Млети (в)—Крестовый перевал (г)—Казбеги (д)—Орджоникидзе (е); Б — по профилю Ереван (а)—Фантан (б)—Севан (в)—Семеновский перевал (г)—Дилижан (д)—Казах (е); В — по профилю Ереван (а)—Гегамский хребет (б)—Нор-Баязет (в)—Севанский хребет (г)—р. Шамхорчай (д)—Кировабад (е). 1 — *L. s. portschinskii*; 2 — *L. r. rudis*; 3 — *L. s. caucasica*; 4 — *L. s. nairensis*; 5 — *L. unisexualis*; 6 — *L. armeniaca*; 7 — *L. rostombekovi*; 8 — *L. s. raddei*; 9 — *L. s. valentini*.

Интересно, что некоторые ящерицы, нормально обитающие высоко в горах, в условиях повышенной влажности могут встречаться и на более низких уровнях. Например, *Lacerta mixta*, распространенная на Месхетском хребте преимущественно в субальпийской зоне на высотах 1700—2000 м, в Боржомском ущелье, характеризующемся повышенной влажностью, встречается на высоте 800—900 м. Аналогичный пример с *L. dahli* был уже рассмотрен выше. Избирательной требовательностью к температуре и влажности объясняется и поясная зональность в распространении ряда других форм, которые последовательно сменяют друг друга на горных склонах. Особенно ярко прослеживается эта законо-

мерность на южных склонах Большого Кавказского хребта у повсеместно встречающихся здесь видов *Lacerta rudis* и *Lacerta caucasica*. Первый из них широкой полосой распространен главным образом в зоне от 800 до

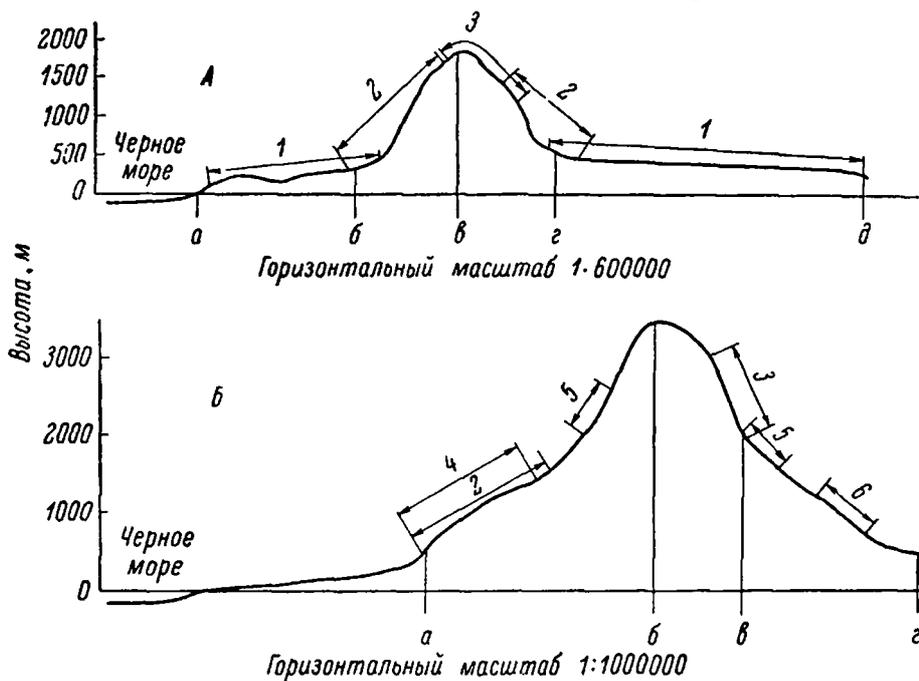


Рис. 72. Схемы вертикального распространения скальных ящериц на Главном Кавказском хребте.

А — по профилю Лео (а)—Бабук-Аул (б)—Белореченский перевал (в)—Гузеришль (г)—Майкоп (д); Б — по профилю Джвари (а)—перевал Донгуз-Орун (б)—Терскол (в)—Ваксан (г). 1 — *L. s. darevskii*; 2 — *L. s. brauneri*; 3 — *L. s. alpina*; 4 — *L. r. rudis*; 5 — *L. s. caucasica*; 6 — *L. s. saxicola*.

1700 м, тогда как второй обитает на высотах от 900 до 3000 м. Лишь местами, например в Верхней Сванетии, *L. rudis* поднимается по ущелью Ингури до высоты 1900 м, где нижняя граница ареала *L. caucasica* со-

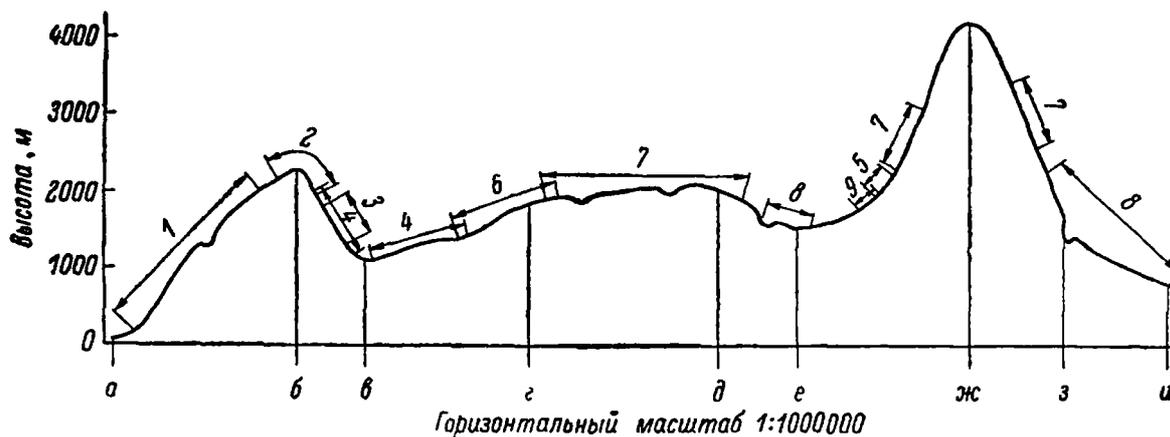


Рис. 73. Схема вертикального распространения скальных ящериц в Закавказье по профилю долина Риони (а)—Месхетский хребт (б)—Ахалцихе (в)—Ахалкалаки (г)—Гукасян (д)—Ленинакан (е)—гора Арагац (ж)—Аштарак (з)—Ереван (и).

1 — *L. r. rudis*; 2 — *L. mixta*; 3 — *L. s. parvula*; 4 — *L. r. obscura*; 5 — *L. armeniaca*; 6 — *L. r. macrotaculata*; 7 — *L. s. valentini*; 8 — *L. s. nairensis*; 9 — *L. unisexualis*.

ответственно не идет ниже 2000 м. Аналогичная картина наблюдается также на южных склонах Месхетского хребта в Грузии. В зоне 1000—1600 м здесь обитают *L. r. obscura* и *L. s. parvula*, далее, на высотах 1600—1800 м, остается одна *L. r. obscura*, а еще выше, в субальпийской зоне, распространена только *L. mixta*. Последовательная смена ареалов различных форм скальных ящериц наблюдается на склонах большинства хребтов,

Основные границы вертикального распространения скальных ящериц в пределах Кавказа, м над ур. м.

Виды и подвиды	Большой Кавказский хребет		Закавказье
	южные склоны	северные склоны	
<i>Lacerta saxicola saxicola</i>	—	800—1400	—
<i>L. s. brauneri</i>	1—1800	500—1600	—
<i>L. s. darevskii</i>	1—600	200—800	—
<i>L. s. szczerbaki</i>	1—100	—	—
<i>L. s. parvula</i>	—	—	100—1600
<i>L. s. daghestanica</i>	1500—1800 (южная Осетия)	50—2100 (Дагестан)	—
<i>L. s. portschinskii</i>	—	—	400—1300
<i>L. s. nairensis</i>	—	—	800—2300
<i>L. s. raddei</i>	—	—	300—2000
<i>L. s. valentini</i>	—	—	1900—3000
<i>L. rudis rudis</i>	800—1700	900—2000 (Чечено-Ингущетия)	100—1700
<i>L. r. obscura</i>	—	—	800—1800
<i>L. r. macromaculata</i>	—	—	1300—1800
<i>L. mixta</i>	До 1600 (Мегрелия)	—	800—2000
<i>L. armeniaca</i>	—	—	1700—2200
<i>L. dahli</i>	—	—	900—1700 (изолированная популяция в долине Куры — 600)
<i>L. rostombekovi</i>	—	—	600—1600 (изолированная популяция в бассейне оз. Севан — 2000)
<i>L. unisexualis</i>	—	—	1700—2000
<i>L. caucasica caucasica</i>	900—3000	800—2900	—
<i>L. c. alpina</i>	1800—2200 (западный Кавказ)	1200—2200 (Северный Кавказ)	—
То же	—	2000—3100 (центральный Кавказ)	—

высота которых превышает 2000 м над ур. м. Расположенные на разных уровнях ареалы могут при этом в той или иной мере перекрываться, или же между ними существует хорошо выраженный разрыв. Например, в ущелье р. Баксана в Кабардино-Балкарии до высоты 1100—1400 м распространена *L. s. saxicola*, затем в интервале 1400—1600 м скальные ящерицы отсутствуют вовсе, и лишь на высотах 1600—1900 м появляется *L. c. caucasica*, которую еще выше сменяет *L. c. alpina* (рис. 72).

Представление об основных вертикальных границах распространения отдельных форм скальных ящериц в пределах Кавказа дают табл. 30, а также рис. 71—73.

Местообитания и убежища

Наиболее характерной экологической особенностью ящериц подрода *Archaeolacerta* является обитание их на различного рода скалах и выходах на поверхность твердых материнских пород. Обитание на вертикальных скалах, а также на всевозможных каменных постройках и стенах настолько специфично для ящериц этой группы, что является весьма надежным экологическим признаком, позволяющим легко рас-

познавать их в природе. «Вместо тщательных научных изысканий и кропотливого подсчета щитков и чешуй, — пишет Ф. Вернер (1914, стр. 233), — достаточно обычно определенного ответа лишь на один вопрос: она была наймана на отвесной стене!».

Легко и быстро передвигаясь по всем направлениям, нередко вниз головой по открытым отвесным скалам, ящерицы эти чувствуют себя довольно-таки беспомощно среди травянистой растительности на земле, куда нередко спускаются в погоне за насекомыми. Застигнутая в таком месте, скальная ящерица всегда поспешно устремляется к ближайшей скале, если даже расстояние до нее больше, чем до какого-либо укрытия поблизости. Лишь распространенные в горно-степной и альпийской зонах высокогорные формы *L. s. valentini*, *L. caucasica* и *L. mixta* иногда совершенно оставляют скальные местообитания и держатся среди травянистой растительности и мелких камней в открытой степи. Часто оставляет скалы и переходит к древесному образу жизни встречающаяся в лесах *L. s. darevskii*.

Населяя экстразональные местообитания в виде всевозможных скал и выходов твердых пород, скальные ящерицы встречаются практически во всех природных поясах гор, от морских берегов до субальпийской зоны включительно. Важно, однако, подчеркнуть, что наличие биотопов в виде камней и скал само по себе еще недостаточно для успешного существования здесь ящериц рассматриваемой группы. Для этого необходимо также благоприятное сочетание ряда других факторов, важнейшими из которых являются режимы температуры и влажности, обеспечивающие определенный специфический для разных форм микроклимат.

В районах с повышенным дефицитом влажности, например в сухих предгорьях Малого Кавказа и Дагестана, скальные ящерицы, особенно в жаркое время года, тяготеют к воде — встречаются на скалистых берегах горных рек и озер, у водопадов или на орошаемых почвенными водами скалах. В местах же с постоянно высоким дефицитом влажности, порядка 15 и более миллибар, они не встречаются вовсе, чем объясняется, в частности, отсутствие их во многих внешне подходящих скальных местообитаниях в долинах Аракса и Куры. Только в горах, начиная с высот 1000—1500 м над ур. м., непосредственная близость воды, как правило, перестает играть решающую роль в выборе ящерицами местообитаний, видимо, в связи с общим повышением режима влажности, о котором мы уже говорили выше. Как показывают наблюдения, наиболее сухолюбивыми среди кавказских представителей подрода *Archaeolacerta* являются обитающие главным образом в предгорьях *L. s. portschinskii*, *L. s. szczerbaki*, *L. s. daghestanica*, *L. s. saxicola*, *L. rudis* и *L. rostombekovi*, тогда как наиболее гигрофильными оказываются живущие высоко в горах *L. s. valentini*, *L. c. caucasica*, *L. c. alpina*, *L. mixta* и *L. rudis macromaculata*. Влаголюбивой формой является также обитающая в лесах северо-западного Кавказа *L. s. darevskii*.

Как показал Н. Н. Щербак (1962а), оптимальные условия для крымского подвида *L. s. lindholmi* лежат в пределах 70—90% относительной влажности, тогда как, по данным Г. П. Лукиной (1963), для более сухолюбивой северокавказской *L. s. szczerbaki* этот же показатель не превышает 53—54%. По нашим данным, оптимальная относительная влажность для обитающей в долине Куры наиболее сухолюбивой *L. s. portschinskii* не превышает обычно 47—52%.

Разные формы ящериц характеризуются также присущими им более узкими биотопическими требованиями, в значительной мере определяющими экологическую характеристику каждой из них.

В целом все разнообразие биотопов, наблюдающихся у скальных ящериц в пределах Кавказа, можно свести к следующим четырем основным типам, присущим различным видовым и подвидовым формам.

1. Сухие и умеренно сухие скалы (обычно из осадочных горных пород) и их подножия на склонах с сухолюбивой кустарниковой и травянистой растительностью (фот. 28, 34). Указанные биотопы особенно характерны для *L. s. portschinskii*, *L. s. daghestanica*, *L. s. raddei*, *L. s. saxicola*, *L. s. szcerbaki*, *L. r. rudis*, *L. r. macromaculata*, и *L. rostombekovi*; реже здесь встречаются *L. s. parvula* и *L. s. brauneri*.

2. Выходы скал и материнских горных пород, а также загроможденные камнями сухие русла в зоне лесов (фот. 29, 33). Обитающие в таких местах *L. s. darevskii*, *L. armeniaca*, *L. dahli* и, реже, *L. c. caucasica* нередко совсем оставляют скалы и переходят к жизни на деревьях, что особенно характерно для северокавказской *L. s. darevskii*. В лесной зоне, но строго на выходах скал и твердых пород встречаются также *L. s. raddei*, *L. s. parvula*, *L. s. brauneri*, *L. r. rudis*, *L. r. obscura* и *L. mixta*.

3. Выходы твердых, нередко вулканического происхождения скал и пород и, реже, глинистые обрывы в горно-степной и горно-луговой зонах (фот. 30, 31). Подобные места обитания наиболее характерны для *L. s. valentini*, *L. s. nairensis*, *L. mixta*, *L. c. caucasica* и отчасти *L. s. daghestanica*, *L. c. alpina* и *L. armeniaca*.

4. Выходы скал, отдельные каменные глыбы и нагромождения крупных камней в горно-луговой, субальпийской и альпийской зонах (фот. 32). Встречающиеся здесь *L. c. alpina*, *L. c. caucasica*, *L. mixta* и *L. s. valentini* часто держатся среди умеренно плотной травянистой растительности на открытых склонах вдали от камней и скал.

Добавим, что наблюдающиеся у разных форм различия в характере местообитаний в значительной мере связаны с режимом влажности и вертикальной зональностью ландшафтов, о чем уже говорилось выше.

Скальные ящерицы относятся к числу пресмыкающихся, на которых деятельность человека в отрицательном смысле сказывается очень мало. Обитая в естественных условиях на различного рода скалах, они охотно поселяются также на сложенных из камней стенах, всевозможных развалинах, каменных оградах, плотинах, водосбросах, акведуках, опорах мостов и тому подобных сооружениях. Излюбленными местообитаниями этих ящериц являются многочисленные в различных районах Кавказа развалины древних монастырей и храмов, где численность их нередко даже превышает таковую в естественной обстановке. Отдельные, изолированные в настоящее время популяции существуют и во многих населенных пунктах Кавказа, включая такие крупные города, как Тбилиси и Ереван.

Характерными биотопами рассматриваемых ящериц являются также откосы горных дорог, одна из сторон которых представляет собой обычно богатую трещинами естественную скальную стену. Расселяясь по таким стенам вдоль новых прокладываемых в горах дорог, ящерицы осваивают недоступные им ранее местообитания в виде выходов скал в глубине лесов и на остепненных склонах.

Убежищами ящериц в теплое время года в большинстве случаев служат разнообразие трещины, щели и расселины в скалах и пустоты между камнями. Лесные формы, например *L. s. darevskii*, *L. armeniaca* и *L. dahli*, скрываются под отставшей корой и в дуплах деревьев, тогда как обитающие в горных степях *L. s. valentini* и *L. caucasica* часто используют в качестве убежищ норы грызунов. В отличие от крупных представителей подрода собственно *Lacerta*, скальные ящерицы обычно не имеют строго постоянных убежищ, что связано с отсутствием у них четко выраженных индивидуальных участков обитания. Как правило, в пределах терри-

тории, которой придерживается каждая взрослая особь, имеется по несколько периодически посещаемых временных укрытий, отстоящих на расстоянии от 0.5 до 3—5 м друг от друга. Обычно такие убежища, особенно пересекающие скалы длинные и узкие щели, используются одновременно многими ящерицами, не проявляющими антагонизма в отношении друг друга. По утрам, вскоре после восхода солнца, можно наблюдать, как из одной щели выглядывает одновременно более десятка укрывшихся в нее с вечера ящериц различного пола и возраста. Эти же щели, далеко уходящие в глубь скалы, используются и в качестве зимних убежищ, хотя некоторые формы, особенно *L. s. valentini* и *L. armeniaca*, могут укрываться на зиму в заброшенных норах грызунов.

В скальных местообитаниях ящериц рассматриваемой группы в различных районах Кавказа встречаются иногда кавказская агама (*Agama caucasica*) и золотистая мабуя (*Mabuja aurata*). Реже в одних биотопах с ними обитают также арвинская, зеленобрюхая и полосатая ящерицы (*L. derjugini*, *L. chlorogaster* и *L. strigata*). По данным Н. Н. Щербака (1962a), в Крыму вместе с *L. saxicola* встречается местами и крымская ящерица *L. taurica*.

Численность

Очень характерной экологической особенностью рассматриваемых ящериц является также наблюдающаяся у них постоянно высокая плотность популяций. Не будет преувеличением сказать, что в отличие от крупных представителей рода *Lacerta* ящерицы этой группы в одиночку практически не встречаются вовсе. Представление о численности в природе различных форм скальных ящериц дает табл. 31, в которую сведены результаты проводимых нами в разное время учетов, а также имеющиеся сведения в литературе.

Как правило, учеты проводились в мае—июне при солнечной погоде в первую половину дня, в период максимальной активности животных. В каждом случае учитывалось число встреченных (или пойманных) взрослых особей на километровом маршруте.

При оценке приведенных в таблице данных нужно иметь в виду, что учитываемая подобным образом плотность популяции скальных ящериц в большинстве случаев очень неоднородна: в то время как на одних участках маршрута численность их может достигать нескольких особей на 1 м² поверхности скал, на других они на значительном протяжении могут отсутствовать вовсе. Как показывают наблюдения, подобная неравномерность в значительной мере связана с микроклиматом биотопов и наличием подходящих убежищ. Численность ящериц заметно возрастает, в частности вблизи водоемов и на богатых трещинами участках скал.

Заметное снижение численности отдельных форм наблюдается и на периферии их ареалов, что особенно заметно на верхней границе распространения в горах. Например, численность на 1 км маршрута *L. s. saxicola*, достигающая 34 особей на высоте 800 м над ур. м., в ущелье р. Баксана падает до 7 особей в том же ущелье на высоте 1300 м у верхней границы ареала. Подобная же закономерность установлена Г. П. Лукиной (1963) в распространении на Черноморском берегу между Анапой и Новороссийском *L. s. szczerbaki*. Обращает на себя внимание также сравнительно очень высокая численность всех партеногенетических форм, что объясняется удвоением темпов размножения их популяций, слагающихся из одних самок (фот. 35). Учета рассматриваемых здесь ящериц на площадях нами не проводилось. В отношении номинального подвида *L. saxicola* имеются соответствующие данные С. К. Даля (1959), которым на 1 га скальных местообитаний на юге Ставропольского края было учтено в среднем 15.83 особей.

Учеты численности различных форм скальных ящериц в пределах Кавказа и Крыма

Виды и подвиды	Район учета	Биотоп	Число встреч на маршруте 1 км
<i>Lacerta saxicola saxicola.</i>	Ущелье нижнего течения р. Баксана в Кабардино-Балкарии.	Известковые скалы на склонах с травянистой растительностью.	34
То же.	Ущелье среднего течения р. Баксана выше г. Тырны-Ауза в Кабардино-Балкарии.	Скалы на берегу реки.	7
<i>L. s. daghestanica</i>	Окр. сел. Манас-Аула в Дагестане.	Скалы на берегу реки в лесу.	37
<i>L. s. lindholmi</i>	Горный Крым (Щербак, 1962б).	Осыпи скал в окр. Белогорска.	4
То же.	Там же.	Скалы у водопада Джур-Джур в буковом лесу.	20
<i>L. s. nairensis</i>	Окр. сел. Лчашена в Армении.	Базальтовые скалы на берегу оз. Севан.	32
То же.	Там же.	Там же.	27
<i>L. s. parvula.</i>	Окр. Абастумани в Грузии.	Скалы в лесу на берегу реки.	29
<i>L. s. portschinskii.</i>	Ущелье р. Таны в Грузии.	Скалы на берегу реки.	26
<i>L. s. szczerbaki.</i>	Окр. Анапы в Краснодарском крае (Лукина, 1963).	Выходы сухих скал на берегу моря.	40
То же.	Там же.	То же у мысов Сукко и Большой Утриш.	1.4
<i>L. s. valentini.</i>	Окр. сел. Лчашена в Армении.	Россыпи скал в горной степи.	19
<i>L. caucasica caucasica.</i>	Окр. сел. Млети в Грузии.	Скальная стенка у дороги.	40
<i>L. c. alpina.</i>	Окр. Терскола в Кабардино-Балкарии.	Скалы у подножия горы Чегем.	43
То же.	Перевал Псеашхо в Краснодарском крае.	Выходы скал и отдельные каменные глыбы в горной степи.	39
<i>L. mixta.</i>	Южные склоны Месхетского хребта в Грузии.	Выходы скал у верхней опушки леса.	47
<i>L. rudis rudis</i>	Окр. Местиа в Сванетии (Грузия).	Выходы сухих скал у дороги.	17
То же.	Ущелье р. Ингури в Грузии.	Скалы в лесу на берегу реки.	23
<i>L. r. obscura.</i>	Окр. Боржоми в Грузии.	Осыпи сухих скал на берегу реки.	29
<i>L. r. macromaculata.</i>	Окр. Ахалкалаки в Грузии.	Скалы на берегу реки в горной степи.	27
<i>L. armeniaca.</i>	Северный спуск с Семёновского перевала в Армении.	Скальная стенка у дороги.	84
То же.	Южные склоны горы Лальвар в Армении.	Скалы на берегу реки.	203
<i>L. dahli</i>	Окр. сел. Шагали в северной Армении.	Выходы скал у дороги в лесу.	87
<i>L. rostombekovi.</i>	Окр. г. Спитака в Армении.	Сухие осыпающиеся скалы на берегу реки.	53
<i>L. unisexualis.</i>	Окр. сел. Шорджи в Армении.	Скалы на берегу оз. Севан.	59
То же.	Окр. г. Артика в Армении.	Выходы туфа в горной степи.	51

Большой интерес представляют резкие колебания численности скальных ящериц, наблюдающиеся, в частности, у *L. s. saxicola*. Как известно, эта форма была описана из окр. Кисловодска, где впервые ее обнаружил Э. Эверсманн (1834). Спустя столетие Г. Ф. Сухов, пытавшийся, по просьбе Лантца и Цирена (Lantz et Cyrén, 1936), отловить серию топотипов, не смог обнаружить здесь буквально ни одного экземпляра. В настоящее же время *L. s. saxicola* в окр. Кисловодска вполне обычна и неоднократно добывалась А. М. Андрушко (Андрушко и Марков, 1960), Н. Н. Щербачком (1962а) и автором этих строк. Аналогичное явление наблюдается и в некоторых других районах на юге Ставропольского края. Так, С. К. Даль (1959) в большом количестве видел и добывал *L. s. saxicola* на известковых скалах и окр. сел. Александровского в одноименном районе, однако мною в 1964 г., несмотря на неоднократные тщательные поиски, ящерица эта не была здесь обнаружена вовсе. Отсутствует она ныне и в других местах Ставропольского плато, откуда ее указывали старые авторы. В коллекции ЗИН АН СССР имеются экземпляры *L. dahli*, добытые Зелинским еще в 1880 г. в окр. Нор-Баязета на южном берегу оз. Севан в Армении, где в настоящее время указанный вид не встречается вовсе. Менее резкие колебания численности по годам констатированы нами и у некоторых других форм, в частности у *L. s. nairensis* в окр. Еревана. Можно отметить, что аналогичное исчезновение ранее многочисленных ственных ящериц *L. sicula* наблюдалось Мертенсом (Mertens, 1965) на о. Сан-Стефано у западных берегов Италии. Причины описанных выше резких колебаний численности *L. saxicola* неясны, хотя не исключено, что явление это связано с часто повторяющимися холодными, бесснежными зимами, во время которых происходит массовая гибель ящериц на зимовках.

Территориальное поведение

Наблюдающаяся у скальных ящериц высокая плотность популяций неизбежно приводит к тому, что отдельные особи в течение суток постоянно соприкасаются друг с другом и пользуются общими убежищами. В то же время территория обитания каждой отдельной ящерицы на протяжении большей части сезона активности остается неизменной или меняется лишь в незначительной мере. Как показали наши наблюдения, это объясняется существованием у половозрелых ящериц постоянных маршрутных участков, связывающих между собой несколько регулярно посещаемых убежищ и временных укрытий. Как правило, такой маршрут проходит по замкнутой ломаной линии, слагающие отрезки которой между убежищами достигают 2—5 м в длину при общей длине маршрута до 20 м.

Нередко отдельные отрезки маршрута, особенно у самцов, связывают не убежища, а облюбованные животным наблюдательные пункты в виде выступов скал или камней. Маршруты отдельных особей многократно пересекают друг друга, напоминая собой сеть с расположенными в ее узлах убежищами или наблюдательными пунктами.

По данным А. М. Сергеева (1939), у распространенной в Крыму *L. saxicola lindholmi* имеются небольшие индивидуальные участки обитания размером 20×30 м. Однако, по-видимому, скорее всего им указывается не площадь индивидуальных участков, а территория, охватываемая маршрутами отдельных особей.

Более или менее постоянные небольшие индивидуальные участки, охраняемые от вторжения других особей, наблюдались нами лишь у наиболее крупных кавказских представителей группы — *L. r. rudis* и *L. r. macromaculata*.

Как правило, в течение дня ящерица проходит по своему маршруту несколько раз, более или менее длительное время задерживаясь у каждого

укрытия. Наличие отдельных маршрутов, заменяющих свойственные другим видам индивидуальные участки, следует рассматривать как приспособление к обитанию одновременно нескольких половозрелых особей на ограниченной территории в условиях повышенной плотности популяции. Интересно, что взрослые самцы, вполне терпимо относящиеся друг к другу в совместных убежищах, при встрече на маршрутах обычно вступают в ожесточенные драки, завершающиеся преследованием более слабого противника. Эти постоянные стычки и беготня дерущихся самцов создают царящую в поселениях скальных ящериц характерную нервозность и суету, в которую часто вовлекается одновременно много особей. Вследствие отсутствия самцов такая суета никогда не возникает лишь в отличающихся высокой плотностью популяциях партеногенетических видов, где многочисленные самки всегда мирно соседствуют друг с другом.

Можно отметить, что подобное же территориальное поведение, связанное с существованием индивидуальных маршрутов, отмечено у стенной ящерицы (*Lacerta muralis*) и существует, видимо, и у других представителей подродов *Podarcis* и *Archaeolacerta*, обладающих высокой плотностью популяций (Steward, 1965).

Как показывают наши наблюдения, не достигшие половозрелости молодые особи, особенно в первый год жизни, держатся обычно отдельно от взрослых и не на скалах, а среди травянистой растительности у их подножия.

Активность и миграции

Сроки пробуждения скальных ящериц после зимовки в значительной мере определяются высотой их обитания над уровнем моря и климатическими условиями года. Например, в южной Армении, на высоте около 1000 м в окр. Еревана, пробуждение *L. s. nairensis* происходит уже в конце февраля или начале марта, тогда как на высоте около 2000 м на берегах оз. Севан — только в апреле или начале мая. Еще выше в горах, в частности в горно-луговой зоне Большого хребта, *L. caucasica* в массе появляется лишь в последнюю декаду мая. Поскольку ранней весной крутые склоны южной экспозиции быстро нагреваются солнцем и освобождаются от снега, обитающие здесь ящерицы выходят из зимних убежищ при температуре окружающего воздуха всего 7—10° тепла и, разогревшись, могут совершать небольшие перебежки по снегу. Соответственно одновременно происходит и уход ящериц осенью на зимовку: в южных районах Закавказья, в предгорном Дагестане и на Черноморском побережье — обычно не ранее середины ноября, а выше в горах, в зависимости от погоды — уже в конце сентября—октября. В связи с этим сезон активности у разных видов и подвидов длится 9—10 месяцев в долинах и на берегу моря и не превышает 6—7 месяцев в горах. При особенно благоприятных погодных условиях ящерицы могут оставаться активными круглый год, как это наблюдается на Черноморском побережье у *L. s. darevskii* и в предгорном Дагестане у *L. s. daghestanica*. Как и у большинства других ящериц нашей фауны, сеголетки и молодые первого года жизни исчезают осенью значительно позднее взрослых, оставаясь активными практически до последних солнечных дней в году. Как показывают наши наблюдения, сроки ухода взрослых ящериц на зимовку определяются не только климатическими факторами, но и физиологическим состоянием организма, выражающимся, в частности, в степени накопления жировых тел. По этой причине половозрелые особи исчезают обычно задолго до наступления осенних похолоданий, причем формы, раньше окончившие размножение, соответственно раньше уходят и на зимовку. Например, в смешанной популяции *L. s. valentini* и *L. s. nairensis* на юго-западных отрогах Гегамского хребта в Армении первая исчезает осенью примерно на 3 недели раньше

второй. Отметим, что подобная же разновременность сроков ухода на зимовку была установлена и подробно изучена нами ранее у ряда других ящериц Закавказья (Даревский, 1960а). С уходом скальных ящериц на зимовку в значительной мере связаны существующие у них сезонные миграции, наблюдавшиеся нами на юго-западном берегу оз. Севан, в частности у широко распространенной здесь *L. s. nairensis*. Начиная приблизительно с конца сентября эти ящерицы в большом количестве сосредотачиваются на местах зимовок, представляющих собой богатые трещинами и глубокими щелями базальтовые скалы в 300—400 м от берега озера. Если в июле—августе на этих скалах попадаются лишь единичные особи, то в сентябре—октябре они встречаются здесь массами, причем столь высокая численность сохраняется в весной следующего года, приблизительно до конца мая—начала июня. В дальнейшем ящерицы начинают откочевывать на прибрежные скалы и все лето держатся в непосредственной близости от воды. Интересно, что первыми к озеру уходят взрослые самцы, а за ними через 1—2 недели начинают мигрировать и самки. Подобная же картина наблюдалась нами в северной Армении у *L. armeniaca* и *L. dahli*, которые осенью в массе сосредотачиваются у зимних убежищ, где численность их достигает иногда 10—15 особей на 1 м². У этих же видов существуют четко выраженные летние миграции со скал к берегам рек или к местам выхода родниковых вод. Мы уже говорили, что так называемый экологический ареал большинства форм скальных ящериц складывается обычно из ряда территориально не связанных популяций, размеры которых определяются границами отдельных скальных местообитаний, расположенных подчас на довольно значительном расстоянии друг от друга. Такая картина распространения наиболее характерна для высокогорных форм *L. caucasica*, *L. mixta* и *L. s. valentini*, обитающих главным образом в горно-луговой и субальпийской зонах. У перечисленных ящериц существуют регулярные весенние миграции с мест зимовок к изолированным выходам скал и отдельным каменным глыбам; при этом они преодолевают расстояние до 300—500 м открытой степи, как наблюдалось нами, в частности, у *L. mixta* на высоте около 2000 м в западной Грузии на перевале Зекари. Сходный тип миграций наблюдался нами и у высокогорной формы *L. s. alpina* на Северном Кавказе у подножия Эльбруса. В мае—начале июня эти ящерицы оставляют места зимовок на выходах скал возле реки и далеко проникают на прилежащие участки луго-степи и в кустарниковые заросли. В дальнейшем, в середине лета, когда травы значительно выгорают, происходит обратная миграция к прибрежным скалам, где ящерицы остаются до времени ухода на зимовку в октябре.

С повышением летних температур в июле—августе при длительном отсутствии осадков у скальных ящериц нередко наблюдается явление так называемой летней спячки, особенно характерное для популяций, обитающих вдали от воды. В этот период ящерицы длительное время не показываются на поверхности скал, выходят из убежищ лишь после обильно выпавшего дождя. Именно благодаря летней спячке нередко создается обманчивое впечатление полного отсутствия этих ящериц в местах, где весной и осенью они не представляют никакой редкости. Подобное явление отмечалось нами, в частности, у *L. s. portschinskii* в ущелье среднего течения Куры в окр. г. Тбилиси, у *L. s. daghestanica* — в предгорном Дагестане и у *L. s. valentini* — в некоторых районах Армении.

Если сезонные миграции скальных ящериц связаны прежде всего с изменениями режима влажности, то наблюдающиеся у них локальные суточные перемещения определяются главным образом суточным ходом температур. Как показывают наблюдения, по утрам в ясную погоду ящерицы оставляют свои убежища сразу после того, как скалы освещаются солнцем.

В зависимости от экспозиции местообитаний это происходит или рано утром, с первыми солнечными лучами, или значительно позднее, к 11—12 часам дня. Такое различие в сроках утреннего пробуждения особенно заметно в глубоких ущельях и каньонах, где солнцем последовательно освещаются сначала отдельные участки западных склонов, затем дно ущелья и лишь спустя несколько часов — его восточные склоны. Утром, до того как открытые участки скал сильно нагреются солнцем, ящерицы держатся на их поверхности. Позднее, с повышением дневных температур, они спускаются к основанию скал, где охотятся за добычей в условиях

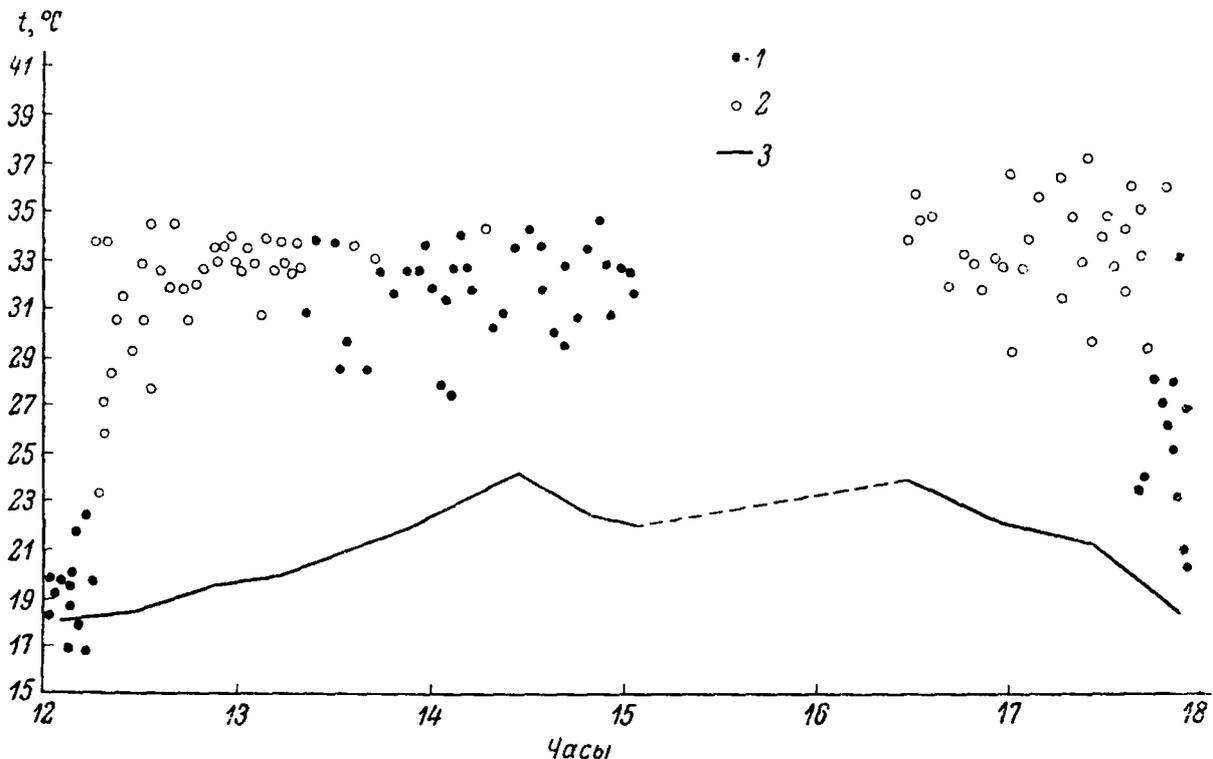


Рис. 74. Суточная активность и температура тела *L. armeniaca* в конце августа на Семеновском перевале в Армении.

1 — животное в тени; 2 — животное на солнце; 3 — температура воздуха.

полутени среди травянистой растительности. Лесные формы, в частности *L. armeniaca* и *L. dahli*, обычно удаляются в это время в прилегающие участки леса и кустарниковых зарослей. Ведущая полудревесный образ жизни *L. s. darevskii* по утрам держится обычно в кронах деревьев, а днем — в нижней части стволов и у их подножия. Во вторую половину дня, когда жара заметно спадает, ящерицы снова выходят на солнцепек, причем в связи с медленным остыванием камня нередко остаются на поверхности скал и после захода солнца, несмотря на быстрое понижение температуры окружающего воздуха.

Представление о связи суточной активности ящериц с температурой среды дают некоторые наблюдения, проведенные нами совместно с Б. П. Ушаковым в ряде мест северной Армении.

Как видно на рис. 74, наблюдающиеся в августе у *L. armeniaca* два пика активности расположены в пределах температурного оптимума этой формы, лежащего у 30°. Аналогичные два подъема активности были установлены Г. П. Лукиной в окр. Анапы у *L. s. szczerbaki*, где температурный оптимум не превышает 25°.

По наблюдениям Н. Н. Щербака (1966), у крымского подвида *L. s. lindholmi* в мае наблюдается только один пик активности, соответствующий оптимальной температуре воздуха 25° и температуре грунта 21—30°.

Согласно А. В. Рюмину (1939), оптимальная температура тела в природе у этих же ящериц равна 30—35°, что согласуется с экспериментальными данными Н. Н. Щербака. По материалам З. П. Хонякиной (1964), в Дагестане на высоте около 2500 м *L. caucasica* появляются из убежищ при 13°, тогда как массовая активность этого вида наблюдается при температуре воздуха 28°.

В заключение отметим, что описанный выше характер суточной активности скальных ящериц проявляется лишь при сохранении в течение всего дня ясной и солнечной погоды. При более или менее значительной облачности животные не выходят из убежищ вовсе или появляются лишь на короткое время, когда проглядывает солнце.

Питание

Подобно всем остальным представителям своего семейства, скальные ящерицы преимущественно энтомофаги, состав пищи которых определяется прежде всего соотношением в биоценозе различных объектов добычи, в соответствии с чем заметно меняется по сезонам. Представление о питании некоторых закавказских форм дают таблицы 32, 33, основанные на анализах содержимого 350 желудков взрослых особей, отловленных нами совместно с Ф. Д. Даниеляном на протяжении всего сезона активности, с апреля по сентябрь.

Обращает на себя внимание сравнительно высокий процент содержания в пище исследованных ящериц двукрылых и перепончатокрылых насекомых, среди которых встречаются многие подвижныя и быстро летающие формы. Как показывают наблюдения в природе, ящерицы часто ловят их на лету, совершая стремительные и точные прыжки и безошибочно схватывая пролетающее насекомое. Кроме того, по утрам после дождливых и холодных ночей они выходят на освещенные камни и быстро нагреваются солнцем. Затем, спускаясь в траву, схватывают скованную холодом, неподвижную добычу. Из других поедаемых животных заметное место занимают саранчовые, мелкие жуки (долгоносики, жужелицы, чернотелки и листоеды), а также небольшие бабочки, гусеницы и пауки. Размеры добычи варьируют при этом от сравнительно крупных, длиной до 4 см, голых гусениц до муравьев и тлей.

Наличие в желудках взрослых ящериц очень мелких пищевых объектов объясняется своеобразной манерой поведения: поедая какое-либо крупное насекомое, ящерица неожиданно его оставляет и начинает методически схватывать и поедать находящихся в поле ее зрения мелких животных, например тлей, после чего снова принимается за оставленную крупную добычу. Подобное явление, называемое «сместительными реакциями», известно также у ряда других видов ящериц и у птиц. Интересно, что в некоторых исследованных нами желудках находились отдельные части довольно больших бабочек, жуков и дождевых червей, что, видимо, является следствием одновременного схватывания крупной добычи сразу несколькими особями. Подобные факты неоднократно удается наблюдать и в природе, причем нередко добыча оказывается настолько крупной, что насыщает 2—3 ящериц. Хотя широкая избирательность в отношении добычи у скальных ящериц отсутствует, на характере их питания в известной мере сказывается постепенно вырабатывающаяся привычка к поеданию определенного сорта добычи в период ее повышенной численности. Так, по окончании массового лета крылатых муравьев эти насекомые еще некоторое время продолжают занимать определенное место в пищевом рационе ящериц, «по инерции» предпочитающих их остальной добыче.

Имеющиеся в литературе сведения о пище ряда других форм скальных ящериц содержатся в табл. 34. Сравнение их с нашими данными указы-

Таблица 32

Питание *L. armeniaca* и *L. s. valentini* в апреле—сентябре в условиях Армении

Основные виды добычи	<i>L. armeniaca</i> (окр. Мисханы)				<i>L. s. valentini</i> (Гегамский хребет)			
	число желудков с данной добычей	% ко всему числу исследованных желудков	число съеденных экземпляров	% ко всему числу съеденных животных	число желудков с данной добычей	% ко всему числу исследованных желудков	число съеденных экземпляров	% ко всему числу съеденных животных
Насекомые:								
<i>Orthoptera</i>	21	25.9	28	15.6	10	7.35	14	3.3
<i>Coleoptera</i> (преимуществ. <i>Carabidae</i> , <i>Curculionidae</i>)	24	26.9	30	16.7	94	68.0	133	32.1
<i>Homoptera</i>	2	2.4	4	2.2	—	—	—	—
<i>Diptera</i> (imago).	27	33.2	28	15.6	59	43.4	68	16.4
<i>Hymenoptera</i>	37	45.7	59	33.0	53	38.9	66	15.9
<i>Formicidae</i>	18	22.2	30	16.7	22	13.2	28	6.7
<i>Lepidoptera</i>	14	19.26	25	13.9	24	17.7	26	6.2
<i>Trichoptera</i>	—	—	—	—	15	11.0	16	3.8
<i>Dermaptera</i> (в основном <i>Anechura bipunctata</i>)	—	—	—	—	22	16.1	28	6.7
<i>Mecoptera</i>	—	—	—	—	5	3.0	7	16.9
Прочие животные:								
<i>Arachnoidea</i>	9	11.1	10	5.6	27	9.8	29	7.0
<i>Mollusca</i>	1	1.27	1	0.56	11	8.0	13	3.1
<i>Isopoda</i>	—	—	—	—	5	3.0	3	0.72
<i>Vermes</i> (<i>Lumbricidae</i>)	2	2.47	2	1.52	—	—	—	—
Растительные остатки	—	—	—	—	5	3.0	5	—

Таблица 33

Питание *L. unisexualis* и *L. s. nairensis* в апреле—сентябре в условиях Армении

Основные виды добычи	<i>L. unisexualis</i> (окр. сел. Тагарлу)				<i>L. s. nairensis</i> (юго-западный берег оз. Севан в окр. сел. Лчащена)			
	число желудков с данной добычей	% ко всему числу исследованных желудков	число съеденных экземпляров	% ко всему числу съеденных животных	число желудков с данной добычей	% ко всему числу исследованных желудков	число съеденных экземпляров	% ко всему числу съеденных животных
Насекомые:								
<i>Orthoptera</i>	13	14.9	16	9.8	14	11.1	15	5.7
<i>Homoptera</i>	—	—	—	—	16	12.6	16	7.8
<i>Hemiptera</i>	3	3.4	3	1.8	1	0.8	2	0.7
<i>Coleoptera</i> (в основном <i>Carabidae</i>)	60	69.0	49	30.2	47	37.3	58	22.1
<i>Diptera</i> (imago).	24	27.6	25	15.4	41	32.6	45	17.1
<i>Hymenoptera</i>	28	32.2	30	18.1	44	34.9	53	20.2
<i>Formicidae</i>	—	—	—	—	16	12.6	16	7.87
<i>Lepidoptera</i>	5	5.75	5	3.1	30	23.8	30	11.4
<i>Dermaptera</i>	—	—	—	—	9	7.1	9	3.4
<i>Mecoptera</i>	—	—	—	—	7	5.5	7	2.6

Таблица 33 (продолжение)

Основные виды добычи	<i>L. unisexualis</i> (окр. сел. Такярлу)				<i>L. s. nairensis</i> (юго-западный берег оз. Севан в окр. сел. Лчашена)			
	число желудков с дан- ной добычей	% ко всему числу ис- следованных желудков	число съеденных экзем- пляров	% ко всему числу съеденных животных	число желудков с дан- ной добычей	% ко всему числу ис- следованных животных	число съеденных экзем- пляров	% ко всему числу съеденных животных
Прочие животные:								
<i>Arachnoidea</i>	4	4.6	4	2.4	14	11.1	15	5.7
<i>Myriopoda</i>	4	4.6	5	3.1	4	4.7	7	2.6
<i>Mollusca</i>	1	1.1	1	0.6	4	3.1	6	2.2
<i>Vermes (Lumbricidae)</i>	4	1.1	1	0.6	—	—	—	—

вает прежде всего на значительную однородность в питании отдельных видов и подвидов, причем наблюдающиеся количественные различия определяются, видимо, неодинаковым соотношением различных сортов добычи в разных биоценозах и в разное время года.

Вместе с тем, помимо общих компонентов питания, для отдельных популяций ящериц характерны также присущие им свои виды добычи, определяемые спецификой местообитания или особенностями биологии данной формы. Например, *L. s. nairensis*, обитающие вблизи водоемов, в определенное время года в значительной мере переключаются на появляющиеся в массе имагинальные стадии развивающихся в воде насекомых, в частности ручейников и комаров-хирономусов. Хорошим примером такого рода служит обитающая на берегу моря, в непосредственной близости от воды, *L. s. szczerbaki*, пища которой, по данным Г. П. Лукиной

Таблица 34

Сравнительная встречаемость различных видов добычи в рационе некоторых форм скальных ящериц, %

Виды добычи	<i>L. s. raddei</i> , Нахичеван- ская АССР (Алекперов, 1957)	<i>L. s. lindhol- mi</i> , Крым (Щербак, 1962б)	<i>L. s. szczerba- ki</i> , окр. Ана- пы (Лукина, 1963)	<i>L. s. caucasica</i> , Дагестан (Хонякина, 1964)	
				1959 г.	1960 г.
Насекомые:					
<i>Diptera</i>	20.0	65.0	30.3	35.0	40.0
<i>Hymenoptera</i> (без муравьев)	12.5	59.0	19.0	55.6	43.6
<i>Formicidae</i>	32.5	—	—	—	—
<i>Coleoptera</i>	10.0	40.5	7.6	37.0	27.2
<i>Homoptera</i>	5.0	17.4	—	22.0	18.8
<i>Orthoptera</i>	17.5	12.7	7.6	10.8	5.4
<i>Lepidoptera</i>	7.5	26.0	7.6	14.8	27.0
<i>Hemiptera</i>	5.0	18.0	—	38.8	23.3
Прочие животные:					
<i>Arachnoidea</i>	10.0	29.4	—	13.0	20.0
<i>Oniscoidea</i>	—	—	46.0	—	—
<i>Orchestia</i>	—	1.3	58.0	—	—
Остатки растений	—	2.0	100	—	—

(1963), в значительной мере слагается из живущих в зоне приобья бокоплавов рода *Orchestia*. Аналогичным образом в пище высокогорной *L. s. valentini* большое место занимают многочисленные здесь саранчовые и уховертки.

Интересно, что во всех исследованных Лукиной (1963) желудках *L. s. szczerbaki* были обнаружены трудно определяемые растительные остатки, что едва ли можно объяснить случайным заглатыванием их вместе с насекомыми. Отметим, что нормальное поедание растений обнаружено Радовановичем (Radovanovič, 1959) и у встречающейся на морских побережьях европейской стенной ящерицы *L. melisellensis*.

По имеющимся данным, интенсивность питания скальных ящериц, определяемая по количеству съеданной за сутки добычи, заметно меняется по сезонам. Как показала З. П. Хонякина (1964), изучившая на большом материале питание *L. caucasica* в Дагестане, максимальное количество пустых желудков у половозрелых особей приходится на апрель (29.75%), май (33.3%), сентябрь (52.0%) и октябрь (42.8%), тогда как наименьшее наблюдается в июле (8.6%) и августе (14.2%). Таким образом, у исследованного вида максимальная интенсивность питания имеет место сразу после размножения, что биологически вполне оправдано, если учесть необходимость быстрого восполнения энергетических затрат, связанных с репродуктивной функцией.

По нашим данным, среднее за июль—август наполнение желудков у половозрелых особей *L. armeniaca* и *L. s. valentini* составляло соответственно 10.9% к весу тела для первых и 12.3% для вторых при максимальном весе съеденной за сутки добычи 600—850 мг.

Наблюдающееся у половозрелых самок низкое в сравнении с самцами наполнение желудков объясняется резко пониженной интенсивностью питания в период размножения. Так, у большинства исследованных особей с яйцами в яйцеводах желудки были совершенно пустыми.

О повышенной интенсивности питания скальных ящериц в конце лета косвенно можно судить по ходу сезонной динамики развития жировых тел, вес которых резко возрастает сразу по окончании периода размножения, что в значительной мере связано также с прекращением функции гонад.

Энергетическая сторона питания скальных ящериц практически не изучена. В данной связи представляют интерес полученные нами при вольерном содержании некоторые данные о скорости переваривания и прохождения пищи через желудочный тракт. В частности, было установлено, что съеданные отдельными особями в 9—10 часов утра мучные черви и кузнечики полностью перевариваются в течение суток и к утру следующего дня желудок оказывается пустым. Используя некоторые приведенные выше данные учетов численности, можно, например, подсчитать, что обитающие на площади 1 га 15,83 особи *L. s. saxicola* съедают за сутки биомассу, равную примерно 12 800 мг, принимая средний вес поедаемой за сутки добычи 800 мг.

Размножение

Спаривание скальных ящериц начинается спустя 3—5 недель после выхода из зимовки, по окончании первой весенней линьки.

При наблюдениях в природе о начале брачного периода можно судить по увеличивающейся агрессивности самцов, которые начинают преследовать самок и при встречах ожесточенно драться друг с другом. Обычно противники еще издали узнают друг друга, видимо, по хорошо заметным на расстоянии ярким голубым или синим пятнам на боках тела. Более агрессивный из них стремительно подбегает к сопернику и, с ходу схватив его челюстями поперек тела, резким движением опрокидывает на спину.

причем на секунду становится видно яркое брюхо побежденного. В следующее мгновение перевернутый самец снова оказывается на ногах и обращается в бегство, преследуемый некоторое время победителем. Подобные, длящиеся лишь несколько секунд стычки характерны прежде всего для самцов сравнительно мелких подвидов, как *L. s. parvula*, *L. s. portschinskii*, *L. s. raddei* и *L. s. daghestanica*. У крупных форм — *L. s. szczyrbaki*, *L. s. darevskii*, *L. s. valentini* и *L. s. nairensis* — между самцами происходят более длительные столкновения, во время которых они, вцепившись друг в друга, иступленно катаются по земле, кончая обычно тем, что теряют равновесие и, скатившись со скалы, разбегаются в стороны.

Особого рода турниры, напоминающие таковые у зеленых ящериц подрода собственно *Lacerta*, существуют, по нашим наблюдениям, у самых крупных из кавказских представителей рассматриваемой группы — *L. rudis*. Заметив на некотором расстоянии один другого, самцы этого вида сейчас же останавливаются, сильно сжимают с боков тело и на вытянутых передних конечностях, несколько боком друг к другу, начинают сближаться, временами останавливаясь и поскребывая землю одной из передних ног. Более слабый соперник при этом обычно не выдерживает и обращается в бегство, тогда как победитель остается на месте, но успокаивается далеко не сразу, сохраняя некоторое время боевую позу.

Поведение самцов во время спаривания бывает различным. Как правило, стараясь удержать убегающую самку, самец вначале хватает ее в каком-нибудь месте

за хвост, а затем уже, резко изгибаясь, перехватывает челюстями за бок или бедро одной из задних ног. Эта манера удерживания характеризуется значительным постоянством у разных форм ящериц, о чем, помимо визуальных наблюдений, можно судить также по четким следам, оставляемым челюстями самца в зависимости от манеры схватывания на нижней стороне бедер или на брюхе удерживаемых самок. Такие следы, образующиеся в результате продавливания зубами подстилающего чешую пигментного слоя, сохраняются длительное время и могут служить свидетельством имевшего место спаривания. Наличие нескольких следов с каждой стороны тела размножающихся самок указывает на то, что спаривание происходило неоднократно (рис. 75).

Проведенное нами специальное изучение этого вопроса показало, что, основываясь на манере спаривания, всех скальных ящериц можно разделить на три хорошо различающиеся группы. Первая из них характеризуется наиболее обычной манерой, когда самка удерживается за бока тела и следы остаются только на брюхе (фот. 26, А). Для ящериц второй группы свойственно спаривание с удерживанием самки исключительно за бедра (фот. 26, Б), и, наконец, третья группа объединяет формы, для которых

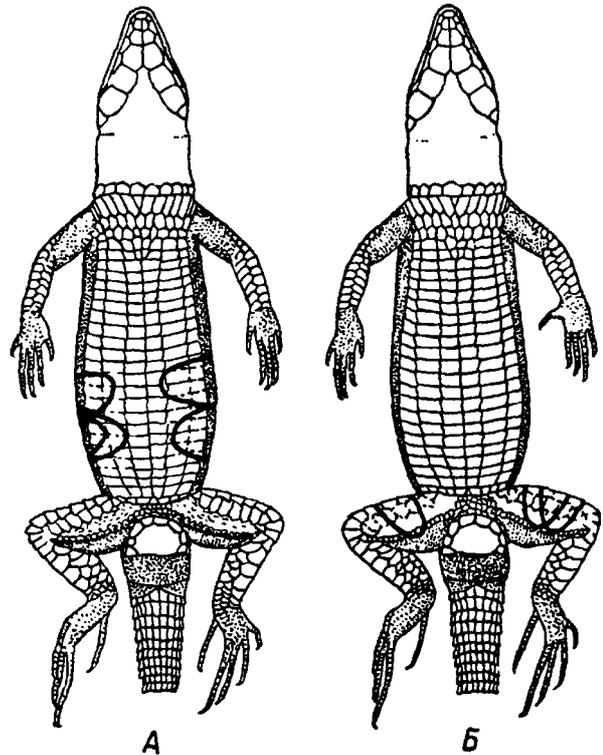


Рис. 75. Следы, оставляемые челюстями самцов при удержании самки во время спаривания.

А — при типе спаривания с захватыванием за края тела; Б — при спаривании с удержанием самки за ногу.

характерна смешанная манера удерживания самок как за бока, так и за бедра, причем второй случай, как правило, преобладает.

Как видно из табл. 35, все изученные нами формы ящериц по манере спаривания делятся примерно поровну между первой и третьей группами, тогда как спаривание второго типа, с удержанием самок исключительно за бедра, свойственно лишь одному закавказскому подвиду *L. s. nairensis*.

Таблица 35

Различные манеры спаривания,
наблюдаемые у скальных ящериц

Виды и подвиды	Манеры спаривания		
	удерживание самки за бок (I)	удерживание самки за бедро (II)	удерживание самки за бедро или за бок (III)
<i>Lacerta saxicola saxicola</i>	—	—	+
<i>L. s. bythinica</i>	+	—	—
<i>L. s. brauneri</i>	—	—	+
<i>L. s. darevskii</i>	—	—	+
<i>L. s. daghestanica</i>	—	—	+
<i>L. s. lantziyreni</i>	+	—	—
<i>L. s. lindholmi</i>	—	—	+
<i>L. s. nairensis</i>	—	+	—
<i>L. s. parvula</i>	+	—	—
<i>L. s. portschinskii</i>	+	—	—
<i>L. s. raddei</i>	—	—	+
<i>L. s. szczerbaki</i>	—	—	+
<i>L. s. tristis</i>	+	—	—
<i>L. s. valentini</i>	+	—	—
<i>L. caucasica caucasica</i>	—	—	+
<i>L. c. alpina</i>	—	—	+
<i>L. mixta</i>	+	—	—
<i>L. rudis rudis</i>	+	—	—
<i>L. r. macromaculata</i>	+	—	—
<i>L. r. obscura</i>	+	—	—

Было бы интересным выяснить, какова биологическая роль каждого из рассмотренных выше различных типов удерживания самок.

Судя по имеющимся литературным данным, тип захватывания за бока тела свойствен очень многим современным ящерицам и служит именно для фиксации при спаривании вырывающейся самки. Просмотр большого коллекционного материала ЗИН АН СССР также показывает, что у самок подавляющего большинства видов сем. *Lacertidae* следы челюстей имеются лишь на брюхе, что свидетельствует о преобладании первого типа спаривания. Спаривание с удержанием самки за ногу, помимо *L. saxicola*, мы обнаружили только у распространенной в юго-восточном Азербайджане лесной ящерицы *Lacerta chlorogaster*, тогда как третий, смешанный, тип обнаружен у широко распространенной на Кавказе также лесной формы *Lacerta praticola*. Можно предположить, что наблюдающееся у некоторых ящериц спаривание с захватыванием самки за ногу обеспечивает большую надежность ее фиксации в необходимом положении, что может иметь значение в условиях недостаточной плотности популяции, снижающей потенциальную возможность встречи полов. Этот интересный вопрос требует дальнейшего изучения.

Как мы увидим дальше, наблюдающиеся у скальных ящериц различия в манере спаривания могут представить известный интерес и при изучении филогенетических связей внутри рассматриваемой группы в целом.

О степени половой активности отдельных форм скальных ящериц в разное время года можно судить по состоянию периодически исследуемых гонад. Как показали выполненные под нашим руководством специальные исследования Ф. Д. Даниеляна (1965), у самцов армянских подвигов *L. s. valentini* и *L. s. nairensis* вскоре после выхода из зимовки в середине апреля семенники развиты уже довольно сильно, хотя зрелые спермии в их придатках еще отсутствуют. В дальнейшем вес гонад у самцов начинает быстро увеличиваться, достигая максимума у первого подвида в середине мая, а у второго — спустя месяц, в июне.

Как видно, однако, из рис. 76, зрелые спермии появляются в придатках семенников еще накануне отмеченных выше пиков, и, следовательно, продуктивное спаривание становится возможным уже в начале мая у *L. s. valentini* и не ранее середины июня у *L. s. nairensis*. На этом имеющем важное значение различии в сроках созревания гонад мы подробнее остановимся ниже. По окончании периода спаривания вес семенников начинает быстро снижаться, достигая минимума в середине лета и снова заметно возрастая осенью, ко времени ухода на зимовку.

Что касается самок, то у них объем яичников непрерывно возрастает до времени выхода яиц в яйцеводы, причем у *L. s. nairensis* это происходит почти на два месяца позднее, чем у *L. s. valentini* (рис. 77). Важно подчеркнуть, что в течение всего периода, предшествующего появлению яиц в яйцеводах, в придатках семенников сохраняются зрелые спермии, вследствие чего самцы способны продуктивно спариваться на протяжении всего мая и начала июня у *L. s. valentini* и большей части июня и начала июля у *L. s. nairensis*.

Столь длительная половая активность самцов приводит к тому, что практически все половозрелые самки в популяции оказываются неоднократно оплодотворенными и процент яловости ничтожен.

Откладка яиц скальных ящериц начинается со второй половины июня и длится до середины июля — начала августа, причем у высокогорных видов и подвигов откладка происходит значительно раньше, чем у обитающих в предгорьях. У всех изученных нами форм наблюдается одна кладка за сезон, и лишь единичные крупные особи способны откладывать яйца повторно. В этом отношении скальные ящерицы существенно отличаются от некоторых европейских видов подрода *Podarcis*, в частности от *Lacerta muralis*, у которой наблюдаются 2—3 повторные кладки с интервалами до 30 дней (Cooper, 1965a).

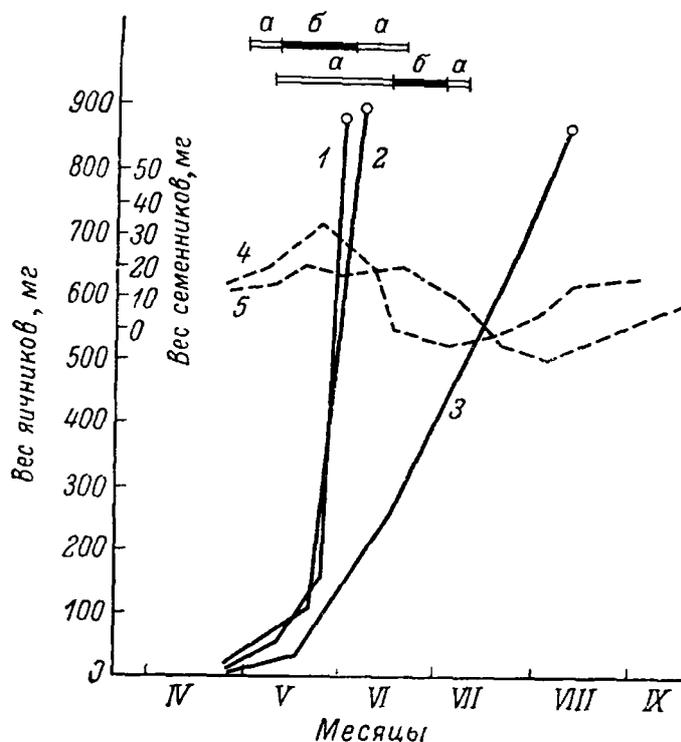


Рис. 76. Сезонные изменения веса гонад у трех закавказских форм скальных ящериц в зоне совмещения ареалов. (По Даниеляну, 1965).

1—3 — яичники; 4, 5 — семенники: 1, 4 — *L. s. valentini*, 2 — *L. armeniaca*, 3, 5 — *L. s. nairensis*. Нахождение зрелых спермиев: а — в канальцах семенников; б — в придатках семенников. Кружками отмечено время выхода яиц в яйцеводы.

Яйца откладываются в щелях разрушающихся горных пород, под камнями или закапываются в рыхлый грунт. Судя по наличию скапливающихся в таких местах многочисленных сухих оболочек, яйца из года в год могут откладываться несколькими самками в одно и то же подходящее место. Сведения о размножении различных форм скальных ящериц, полученные путем вскрытия самок и многолетних наблюдений в природе, даны в табл. 36.

Можно видеть, что у всех рассматриваемых ящериц сроки размножения значительно растянуты, что связано главным образом с вертикальным

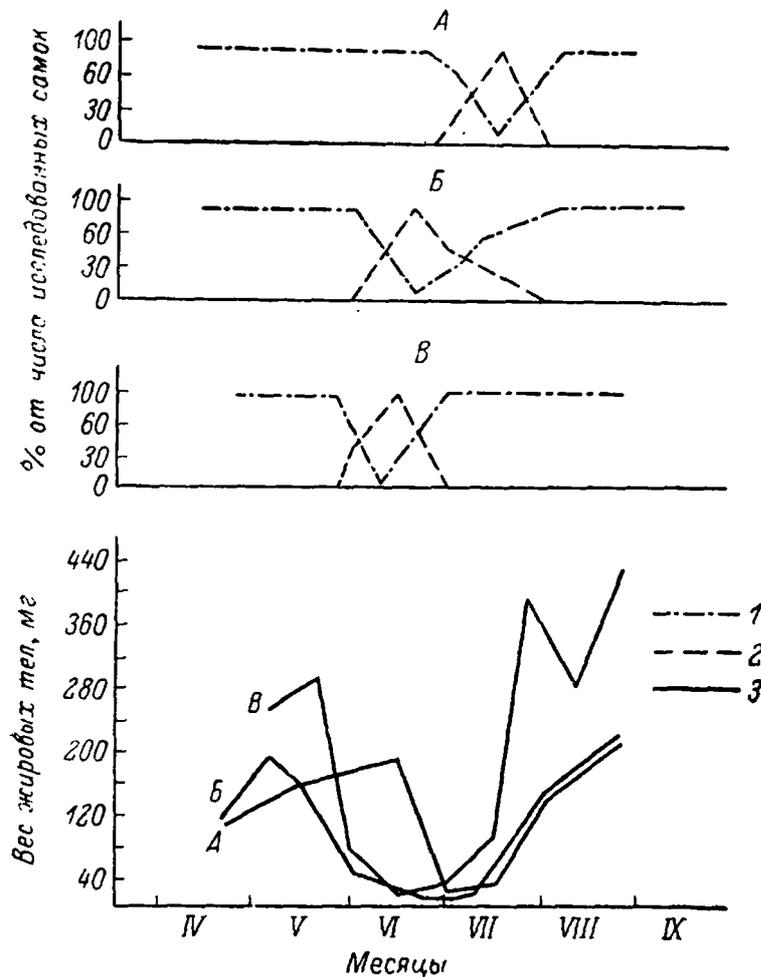


Рис. 77. Сезонные изменения веса жировых тел и степень развития яичников у самок различных форм скальных ящериц.

А — *L. s. valentini*; Б — *L. s. nairensis*; В — *L. armeniaca*.
1 — ооциты в яичниках; 2 — яйца в яйцеводах; 3 — жировые тела.

распространением отдельных популяций, обитающих на разной высоте над уровнем моря. Кроме того, впервые участвующие в размножении молодые особи откладывают яйца несколько позднее неоднократно размножавшихся взрослых самок.

Интересно отметить, что обитающие в сравнительно суровых климатических условиях высокогорные формы *L. s. valentini*, *L. caucasica* и *L. r. macromaculata* приступают к откладке яиц заметно раньше многих видов и подвидов, распространенных в условиях жаркого климата предгорий. Благодаря этому их молодняк успевает развиваться и окрепнуть задолго до рано наступающего в горах периода осенних похолоданий.

Проводимая нами на протяжении ряда лет инкубация яиц скальных ящериц показывает, что в естественных условиях продолжительность инку-

бационного периода у разных видов и подвидов более или менее сходна и варьирует в пределах 55—65 дней. Отклонение в сроках в ту или иную сторону определяется прежде всего температурными условиями года.

Что касается количества и размеров яиц в кладках, то эти показатели максимальны у габитуально более крупных форм *L. s. szczerbaki*, *L. s. valentini* и *L. rudis*. Как показывают наблюдения в террариуме, впервые размножающиеся молодые самки откладывают обычно не более 2 яиц, причем чаще всего оба они развиваются в одном яйцеводе.

Как уже говорилось, у отдельных самок наблюдаются иногда повторные кладки, что наиболее характерно для партеногенетических форм. По нашим наблюдениям, такие кладки обычно состоят из 1—3 яиц, что было установлено при вскрытиях по наличию одновременно крупных

Сроки размножения и количество яиц в кладках у различных форм скальных ящериц Кавказа и Крыма

Виды и подвиды	Сроки откладки яиц в природе	Количество яиц в кладках	Максимальные размеры яиц после откладки	Сроки появления молодых в природе
<i>Lacerta saxicola saxicola.</i>	Конец VI—начало VII.	2—5, чаще 4	—	Конец VIII—середина IX.
<i>L. s. brauneri.</i>	Начало—середина VII.	2—5, чаще 4	12.5×6.0	Середина VIII—конец IX.
<i>L. s. darevskii.</i>	Начало—середина VII.	2—6, чаще 5	13.0×8.0	Конец VIII—конец IX.
<i>L. s. daghestanica.</i>	То же.	2—4	12.0×6.0	Середина VIII—середина IX.
<i>L. s. lindholmi.</i>	Конец VI—начало VII.	2—6, чаще 4	12.0×7.0	Середина VII—конец VIII.
<i>L. s. nairensis.</i>	Середина VII—начало VIII	2—5, чаще 4	12.5×7.0	Конец VII—конец VIII.
<i>L. s. parvula.</i>	Середина VI—середина VII.	2—4	16.5×7.3	Конец VIII—начало IX.
<i>L. s. portschinskii.</i>	Начало VI—середина VII.	2—5, реже 4	14.5×8.5	То же.
<i>L. s. raddei.</i>	Середина VI—середина VII.	2—5, чаще 4	11.5×6.5	Начало—конец VIII.
<i>L. s. szzerbaki.</i>	Конец VI—середина VII.	2—6	—	То же.
<i>L. s. valentini.</i>	Середина VI—начало VII.	3—8, чаще 5	16.0×8.5	Середина VIII—начало IX.
<i>L. caucasica caucasica.</i>	Начало—конец VI.	2—5, чаще 4	12.5×7.5	Начало—конец VIII.
<i>L. c. alpina.</i>	То же.	2—6, чаще 5	—	То же.
<i>L. rudis rudis.</i>	Середина VI—середина VII.	2—8, чаще 4—5	12.0×6.0	Середина VIII—начало IX.
<i>L. r. macromaculata.</i>	Середина VI—начало VII.	3—8, чаще 5—6	12.5×8.0	То же.
<i>L. r. obscura.</i>	Конец VI—конец VII.	2—5, чаще 4	12.0×6.0	Начало—конец VIII.
<i>L. mixta.</i>	Начало—конец VI.	2—4	12.5×8.0	Конец VII—начало VIII.
<i>L. armeniasa.</i>	Середина VI—начало VII.	2—5, чаще 3—5	12.0×7.0	Середина VIII—конец IX.
<i>L. dahli.</i>	Конец VI—середина VII.	2—5, чаще 4	11.0×6.5	Середина VIII—начало IX.
<i>L. rostombekovi.</i>	Середина—конец VI, начало VII.	2—4	13.0×8.0	Конец VIII—начало IX.
<i>L. unisexualis.</i>	Конец VI—начало VII.	2—7, чаще 5	—	—

яйцеклеток в яичниках и полного комплекта готовых к откладке яиц в яйцеводах. В частности, у *L. armeniaca* повторные кладки были установлены у 7 из 68 исследованных с этой целью самок.

Биологические механизмы репродуктивной изоляции

Известно, что независимое существование в общем ареале двух или нескольких близких видов становится возможным лишь при наличии соответствующих изолирующих механизмов, препятствующих смешиванию их путем гибридизации. У рассматриваемых здесь симпатрических форм скальных ящериц действие таких механизмов основано прежде всего на несовпадении сроков созревания гонад, т. е. мы встречаемся здесь с так называемой сезонной изоляцией, хорошо известной у многих беспозвоночных, а также у ряда рыб, земноводных и птиц (Майр, 1947). В частности, у обладающих частично перекрывающимися ареалами армянских форм *L. s. nairensis* и *L. s. valentini* наличие такого механизма было установлено выполненными под нашим руководством специальными исследованиями Ф. Д. Даниеляна (1965). Работа, проводившаяся на северо-западных склонах Гегамского хребта в Армении, заключалась в периодическом отлавливании с апреля по сентябрь из существующей здесь смешанной популяции (в среднем раз в две недели) 10—15 половозрелых особей каждого из подвидов с последующим вскрытием, промером и взвешиванием жировых тел и гонад по методике, предложенной нами ранее (Даревский, 1960в). Наличие зрелых спермиев в семенниках и их придатках устанавливалось при микроскопическом исследовании мазков. По аналогичной методике исследовались самки встречающегося здесь же партеногенетического вида *L. armeniaca*. Полученные результаты изображены графически на рис. 76 и 77. Хотя закономерности созревания гонад у самцов в общих чертах сходны, у *valentini* семенники достигают максимума развития уже во второй половине мая, тогда как у *nairensis* этот максимум наблюдается приблизительно на месяц позднее — во второй половине июня. Указанные различия выглядят особенно наглядно при сопоставлении периода нахождения зрелых спермиев в придатках семенников. Как видно на рис. 76, у *valentini* спермии появляются в придатках уже в начале мая, сохраняясь здесь до начала июня, в то время как у *nairensis* они обнаруживаются с середины июня до начала июля.

Важное значение этих различий становится очевидным при сравнении их со сроками появления яиц в яйцеводах самок (рис. 77). Можно видеть, что у первой формы яйца выходят в яйцеводы приблизительно на месяц раньше, чем у второй, т. е. здесь наблюдается примерно такой же разрыв во времени, как и в случае с нахождением спермиев в придатках семенников. Поскольку оплодотворение происходит при поступлении созревших яиц в яйцеводы, продуктивное спаривание оказывается возможным лишь в период нахождения их в яичниках. С другой стороны, самцы становятся способны к оплодотворению только при наличии зрелых спермиев в придатках семенников. Отсюда следует, что при существующих сроках созревания гонад перекрестное спаривание между *L. s. valentini* и *L. s. nairensis* невозможно, чем объясняется и отсутствие в смешанных популяциях их гибридов. Однако такие гибриды свободно образуются между *L. s. valentini* и встречающимися здесь же партеногенетическими самками *L. armeniaca*, у которых выход яиц в яйцеводы происходит практически в те же сроки, что и у самок отцовской формы.

В полном соответствии с описанными выше различиями в сроках созревания гонад находятся и наблюдаемые у рассматриваемых ящериц особенности накопления жировых тел, за счет которых в значительной мере происходит образование у ящериц половых продуктов (рис. 77). Действие

рассмотренного выше механизма репродуктивной изоляции, основанного на несовпадении сроков созревания гонад, обеспечивает также несмешиваемость ряда других симпатрических форм скальных ящериц, в частности обитающих совместно *L. rudis* и *L. s. parvula*, *L. rudis* и *L. caucasica*, *L. caucasica* и *L. saxicola*. Перекрестному оплодотворению ящериц в смешанных популяциях в известной мере препятствуют также некоторые этологические изолирующие факторы, в частности особенности демонстрируемой брачной окраски. Мы уже отмечали, что большинству форм рассматриваемой группы свойственна очень яркая окраска нижней стороны тела, варьирующая от кирпично-красной и оранжево-желтой до голубой и матово-белой. Как показывают наши наблюдения в природе и при содержании ящериц в вольерах, во время спаривания самцы преследуют самок в первую очередь своего вида или подвида, различая их, видимо, по хорошо заметным особенностям окраски брюха. Например, самцы *L. r. obscura* совершенно не обращают внимания в смешанных популяциях на обладающих кирпично-красной окраской брюха многочисленных самок *L. s. parvula*, тогда как имеющие желтую окраску сравнительно более редкие самки своего вида подвергаются их постоянному преследованию. Аналогичное явление наблюдалось нами и в зоне перекрывания ареалов *L. s. portschinskii* и *L. dahli*. Отметим, что значение окраски нижней стороны тела ящериц как сигнального фактора при спаривании у европейских стенных ящериц ранее уже отмечалось Крамером (Kramer, 1937). Перекрестному спариванию различных форм ящериц может препятствовать также существенная разница в размерах тела самцов и самок, как это наблюдается, например, в зонах совмещения ареалов очень крупных *L. r. rudis* с мелкими формами *L. s. parvula* и *L. s. daghestanica*.

Динамика популяций

При исследовании выборок из популяций различных форм скальных ящериц обращает на себя внимание значительная неоднородность размеров отдельных особей, отлавливаемых одновременно в пределах сравнительно небольших территорий. Как показали наши исследования, изначальная причина

этого явления в большой мере кроется в различиях длины тела у только что появившихся на свет молодых ящериц. Представление об этом дает рис. 78, на котором графически представлена длина тела (*L*) сеголеток некоторых видов и подвигов, промеренных в течение первых нескольких часов после вылупления из яиц. Интересно, что в ряде случаев весьма различными по длине оказывались даже молодые особи из одной кладки, выведшиеся из почти не различающихся по размерам яиц. Важно также подчеркнуть, что указанные различия никоим образом

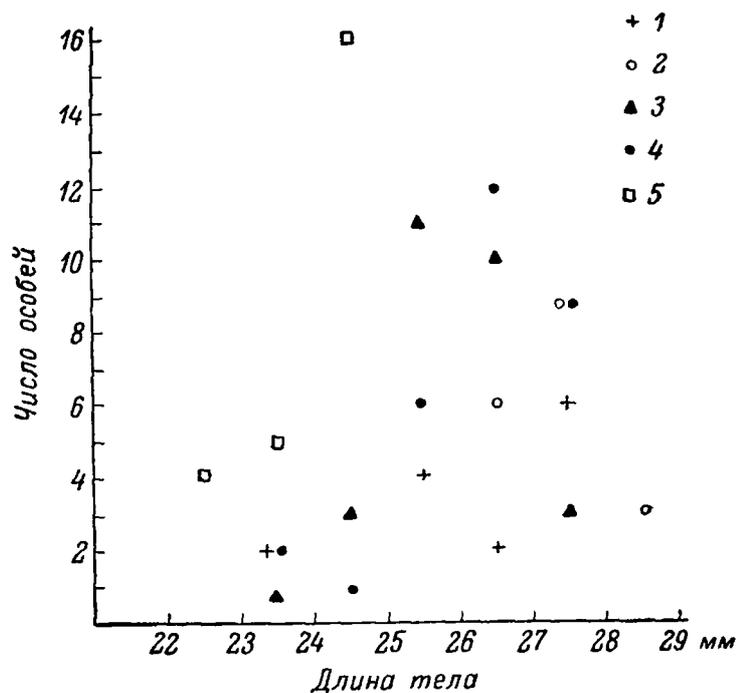


Рис. 78. Размеры тела молодых скальных ящериц спустя сутки после вылупления из яиц в лабораторных условиях.

1 — *L. s. nairensis*; 2 — *L. s. valentini*; 3 — *L. armeniaca*; 4 — *L. dahli*; 5 — *L. rostombekovi*.

не связаны с полом, поскольку они наблюдаются и у представленных одними самками партеногенетических форм.

Изучение постэмбрионального роста скальных ящериц проводилось нами у партеногенетического вида *L. armeniaca* и бисексуальной формы *L. s. valentini* путем периодических промеров по возможности всех особей различного пола и возраста, отлавливаемых весной, летом и осенью на специально выбранных для этого стационарах в виде изолированных скальных местообитаний в северной Армении.

Как видно на рис. 79, в середине мая в популяции *L. armeniaca* отчетливо различаются, с одной стороны, молодые неполовозрелые особи, не превышающие в длину 31—46 мм, и половозрелые самки длиной 50—70 мм и более. В свою очередь группа молодых представлена перезимовав-

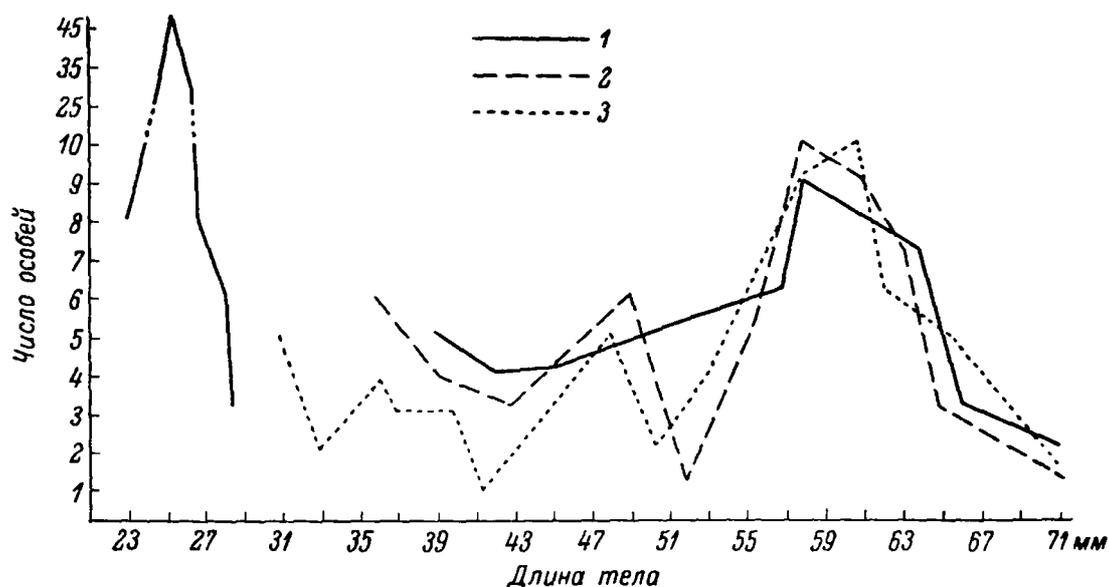


Рис. 79. Возрастной состав популяции *L. armeniaca* на Семеновском перевале в Армении.

1 — середина сентября; 2 — середина июля; 3 — середина мая.

шими одну зиму особями вывода прошлого года длиной 32—36 мм и дважды перезимовавшими, ни разу не размножавшимися самками с длиной тела 47—49 мм. В середине июля картина несколько меняется. К этому времени молодые прошлого года вырастают до 36—43 мм, тогда как дважды перезимовавшие переходят в группу половозрелых, достигая в длину уже 48—51 мм. Наконец, в середине сентября значительную часть популяции образуют сеголетки, тогда как прошлогодки вырастают до 45—47 мм.

Что же касается группы взрослых самок, то в середине лета среди них наряду с полнорослыми особями длиной 60—70 мм и более имеются и впервые размножающиеся двухлетки длиной 48—51 мм, т. е. на нашем материале вполне подтверждается вывод А. М. Сергеева (1937), что половая зрелость у скальных ящериц наступает раньше достижения полного роста. Таким образом, ящерицы рассматриваемого вида, имея сразу после вылупления длину тела 23—28 мм, к весне следующего года вырастают до 32—36 мм, к концу лета — до 45—48 мм и на следующую (вторую) весну при длине 47—49 мм переходят в группу половозрелых. В дальнейшем темп роста заметно снижается, однако животные продолжают расти и дальше, достигая к концу четвертого-пятого года жизни 65—70 мм. Видимо, к этому времени рост приостанавливается, чем объясняется большая однородность в длине тела у старых особей.

Сходная картина постэмбрионального роста наблюдается и у более крупной бисексуальной формы *L. saxicola valentini* с той лишь разли-

цей, что здесь выявляются некоторые различия в абсолютной длине тела взрослых самцов и самок, соотношение между которыми составляет 1.2 : 1.

Попутно отметим, что, по Н. Н. Щербак (1962а), количество самцов в популяции достигает 60.7% у *L. lindholmi*, 75,3% — у *L. s. darevskii* и 65.6% — у *L. s. saxicola*. В целом же ни у одной из бисексуальных форм скальных ящериц количество самцов, по нашим подсчетам, не опускается ниже 55—56%.

По данным А. М. Сергеева (1939), у крымского подвида *L. s. lindholmi* вылупившиеся сеголетки имеют в длину около 25 мм, на следующую весну — около 31 мм, к концу лета — около 48 мм, на следующую (вторую) весну — около 51 мм и к концу второго года жизни переходят в группу половозрелых и полнорослых. В отношении *L. s. caucasica* имеются соответствующие данные З. П. Хонякиной (1964), согласно которым в Дагестане размеры сеголеток составляют 22—27 мм. В августе часть из них достигает 31 мм, в возрасте одного года — 39—45 мм и в возрасте двух лет — 51 мм.

Таким образом, у всех рассмотренных выше форм характер постэмбрионального роста на протяжении первых лет жизни значительно сходен.

По А. М. Сергееву (1939), общая картина состава популяции у крымского подвида *L. s. lindholmi* выглядит следующим образом (принимая количество самок за единицу): в середине лета на одну самку в популяции приходится 7.32 отложенных яиц, 3.0 прошлогодних молодых, 1.2 половозрелых самцов, 0.54 двугодовалых особей и 1.8 более старых.

Исходя из этих данных, им была рассчитана приблизительная смертность по отдельным возрастам. При этом разность между количеством молодых и числом отложенных яиц принималась за отход яиц и сеголеток в период от их вылупления до следующего лета, а разность между количеством молодых и половозрелых — за минимальный отход молодых в период от первого до второго лета их жизни.

Численность переживающей популяции, %		Отмирание, %	
Яиц	100	Гибель молодых за первую зимовку	58
Перезимовавших молодых	≈42	Гибель за первое лето и вторую зимовку	35
Дважды перезимовавших половозрелых	≈6.8	Гибель от первого лета и до половой зрелости	12
Всего половозрелых	≈30		

Применяя методику А. М. Сергеева, на основе приведенных выше данных мы получим следующую общую картину состава популяции у *L. armeniaca* и *L. s. valentini* в середине лета (табл. 37). Напомним, что у первой из этих форм количество яиц в кладке колеблется от 2 до 5, а у второй — от 3 до 8.

Таблица 37

Состав популяции *L. armeniaca* и *L. s. valentini* в середине июня

Показатель (на одну половозрелую самку, принимая количество их за единицу)	<i>L. armeniaca</i>	<i>L. s. valentini</i>
Количество яиц за сезон	3.8	5.2
Молодых, перезимовавших одну зиму	0.46	1.06
Половозрелых, перезимовавших две зимы	0.14	0.5
Половозрелых старше двух лет	0.85	1.7
Половозрелых самцов	—	1.25

Пользуясь тем же методом, можно рассчитать приблизительный отход яиц и смертность молодых на протяжении первой зимовки. Как видно из рис. 79, в изолированной популяции *L. armeniaca* в середине июля была сосчитана 41 половозрелая самка, в том числе 6 молодых, впервые участвующих в размножении. Следовательно, в размножении предшествующего года принимали участие 35 взрослых самок, отложивших в общей сложности около 133 яиц (100%). Учитывая, что в июне в исследованной популяции сохранилось только 19 молодых особей, нетрудно вычислить, что отход яиц и молодых за первую зиму составил около 86%.

Аналогичные расчеты для бисексуальной формы *L. s. valentini* показывают, что соответствующий отход яиц и молодых достигает приблизительно 73%, тогда как, по А. М. Сергееву (1939), у *L. s. lindholmi* в Крыму он составляет лишь 58%.

Допуская, что смертность молодых в первую зиму мало изменяется по годам, можно рассчитать, что у *L. armeniaca* до второй весны доживает лишь около 5% особей от числа отложенных яиц, а у *L. s. valentini* — приблизительно 12%. Как видно из расчетов А. М. Сергеева, у *L. s. lindholmi* эта же величина составляет около 6.8%.

Вопрос о продолжительности жизни и, следовательно, о сроках полного обновления популяций скальных ящериц практически не исследован. На основе отдельных наблюдений следует полагать, что продолжительность жизни у *L. s. nairensis* и *L. s. valentini* составляет не менее 6—7 календарных лет, о чем можно судить по трехлетнему выживанию в террариуме взрослых особей, отловленных в возрасте минимум 3—4 лет.

Враги и паразиты

Наиболее обычными врагами скальных ящериц являются различные змеи и прежде всего такие типичные и широко распространенные на Кавказе заурофаги, как медянка (*Coronella austriaca*) и оливковый полоз (*Coluber najadum*). Первая из них сопутствует скальным ящерицам практически в пределах всего их ареала, переходя зачастую на питание исключительно ящерицами рассматриваемой группы. Так, существование этой змеи в ряде районов горно-степной и субальпийской зон Большого хребта и Закавказья оказывается возможным лишь благодаря широкому распространению здесь *Lacerta caucasica*, *L. s. valentini* и отчасти *L. armeniaca*. Поскольку рождение медянок совпадает осенью с периодом массового выхода из яиц скальных ящериц, молодые змеи становятся заурофагами уже с первых дней своего появления на свет. По нашим подсчетам, в северной Армении одна взрослая медянка уничтожает за сезон до 300 особей *L. armeniaca* или *L. dahli*, поедая их иногда по несколько за день. Помимо медянки и оливкового полоза, скальными ящерицами нередко питаются кошачья змея, закавказский и разноцветный полозы, а также все встречающиеся на Кавказе виды гадюк. В Закавказье молодые ящерицы довольно часто становятся жертвами кавказских агам (*Agama caucasica*), что является, видимо, одной из причин редкой совместимости этих занимающих сходные местообитания видов. Несомненно, что ящерицы рассматриваемой группы истребляются также некоторыми пернатыми хищниками и млекопитающими, хотя конкретными сведениями на этот счет мы не располагаем. По нашим наблюдениям, при нападении медянки или оливкового полоза взрослая скальная ящерица сейчас же резко изгибается и схватывает себя челюстями за одну из задних ног, образуя всем телом упругое замкнутое кольцо, не вмещающееся даже в широко раскрытую пасть хищника. В дальнейшем змея со свойственной ей манерой начинает перемещать добычу во рту, пытаясь оты-

скать удобный для заглатывания конец, но, поскольку такового не оказывается, в конце концов часто вынуждена бывает отпустить окровавленную, но сохранившую себе жизнь добычу. Интересно, что подобную же защитную позу ящерица нередко принимает, если неожиданно схватить ее длинным пинцетом или используемой для отлова тонкой капроновой петлей. По всей видимости, этот своеобразный акт самозащиты — конвульсивное изгибание и схватывание себя за ногу — производится животным при определенном раздражении чисто рефлекторно.

Весьма действенной защитой ящериц от всевозможных врагов является также отбрасывание хвоста. Во всяком случае об этом можно судить по тому факту, что в некоторых популяциях от 50 до 75% всех особей имеют восстановленные хвосты, находящиеся на разной степени отрастания.

Сведения о многочисленных экто- и эндопаразитах различных форм скальных ящериц имеются в работах Н. А. Золотарева (1949), А. М. Алекперова (1957), А. М. Андрушко и Г. С. Маркова (1960), Г. С. Маркова и др. (1964) и В. П. Шарпило (1962). Специально кровепаразитам ряда закавказских форм посвящена работа Е. Н. Красильникова (1965).

Некоторые эколого-морфологические особенности скальных ящериц как обитателей скал

Все рассматриваемые здесь виды ящериц подрода *Archaeolacerta* характеризуются рядом общих эколого-морфологических адаптаций, выработавшихся у них в процессе приспособления к обитанию на различного рода скалах.

Прежде всего обращает на себя внимание ярко выраженная способность этих ящериц легко передвигаться по сравнительно гладкой поверхности крутых, зачастую совершенно отвесных скал. Отсутствие каких-либо специальных приспособлений вроде прикрепительных пластинок гекконов, говорит за то, что они пользуются при этом лишь острыми, круто изогнутыми когтями, развитыми значительно сильнее, чем у не связанных со скалами близких видов. Путем прямых наблюдений нетрудно убедиться, что указанная способность возрастает прямо пропорционально скорости движения животного и наиболее велика во время быстрого бега. Нередко можно наблюдать, как ящерица срывается и скользит, стараясь медленно подняться по отвесной скальной стене, а затем без малейшего затруднения преодолевает тот же отрезок пути на бегу. Это достигается, видимо, за счет обычного в таких случаях эффекта, когда непрочность каждого отдельного упора конечностью компенсируется кратковременностью ее прикосновения к субстрату.

Указанные наблюдения давали основание полагать, что один из путей специализации скальных ящериц как обитателей скал заключался в приспособлении их к повышенной скорости бега за счет увеличения длины шага, связанного с общим удлинением конечностей. Что это действительно так, можно видеть из табл. 38, где показано отношение длины ног к длине туловища с головой у экологически различных форм скальных ящериц в сравнении с некоторыми не связанными со скалами лесными видами.

Оказалось, что максимальная длина передних и особенно задних конечностей существует именно у таких постоянно обитающих на скалах ящериц, как *L. rudis* и *L. s. nairensis*, тогда как у слабо привязанных к скальным местообитаниям высокогорных форм *L. caucasica*, *L. mixta* и *L. s. valentini* конечности развиты заметно слабее. Как и следовало ожидать, наиболее короткими, мало приспособленными к бегу ногами обладают не связанные со скалами лесные ящерицы *L. derjugini* и *L. praticola*.

Отношение длины конечностей к длине тела у разных ящериц

Виды и подвиды	Отношение длины передней конечности к длине туловища и головы			Отношение длины задней конечности к длине туловища и головы		
	пределы вариации	$M \pm m$	σ	пределы вариации	$M \pm m$	σ
Формы, совершенно не связанные со скалами:						
<i>Lacerta praticola</i>	0.22—0.29	0.26 ± 0.00	0.02	0.37—0.50	0.43 ± 0.00	0.03
<i>L. derjugini</i> . . .	0.26—0.44	0.30 ± 0.00	0.04	0.36—0.56	0.45 ± 0.01	0.05
Формы, умеренно связанные со скалами:						
<i>L. caucasica</i> . . .	0.28—0.35	0.30 ± 0.00	0.02	0.39—0.52	0.45 ± 0.00	0.04
<i>L. mixta caucasica</i> .	0.28—0.36	0.31 ± 0.00	0.02	0.41—0.58	0.49 ± 0.01	0.07
<i>L. saxicola valentini</i>	0.25—0.39	0.30 ± 0.00	0.03	0.38—0.52	0.46 ± 0.01	0.04
Формы, тесно связанные со скалами:						
<i>L. s. nairensis</i> . .	0.28—0.36	0.32 ± 0.00	0.02	0.41—0.58	0.50 ± 0.01	0.04
<i>L. rudis rudis</i> . .	0.29—0.35	0.32 ± 0.00	0.02	0.46—0.54	0.49 ± 0.00	0.03
Форма, тесно связанная со скалами и деревьями:						
<i>L. saxicola darevskii</i>	0.27—0.38	0.32 ± 0.00	0.02	0.45—0.60	0.52 ± 0.01	0.05

Отметим, что указанные выше различия в относительной длине ног у исследованных нами взрослых ящериц статистически вполне достоверны и в ряде случаев могут быть использованы в качестве стойких таксономических признаков.

Помимо увеличения длины шага, удлинение конечностей, особенно пальцев, обеспечивает ящерицам также необходимую им повышенную способность к лазанью, причем скольжению ног по камню немало препятствуют и особые мозолевидные утолщения, развивающиеся на пальцах и нижней стороне стопы.

Выше мы уже говорили, что, основываясь на форме головы, всех скальных ящериц можно разделить на имеющих сильно уплощенный череп — «платицефальных» и обладающих сравнительно высоким черепом — «пирамидоцефальных». Как показывают наши исследования, обе эти группы ящериц существенно различаются также некоторыми особенностями своей экологии и, в частности, спецификой местообитаний. Эта взаимосвязь отражена в табл. 1, где показано отношение ширины черепа к его высоте у различных форм скальных ящериц, различающихся характером своих биотопов. Для сравнения тот же индекс вычислен у некоторых не связанных со скалами лесных видов. Из табл. 1 видно, что наиболее плоскими черепами обладают формы, постоянно обитающие на скалах, тогда как у сравнительно мало связанных с ними высокогорных видов *L. caucasica* и *L. mixta* этот показатель близок к таковому у «пирамидоцефальных» лесных ящериц *L. praticola* и *L. derjugini*.

Следовательно, мы сталкиваемся здесь с той же закономерностью, что и в случае с зависимостью между характером местообитаний и относительной длиной ног (табл. 38). Это можно объяснить тем, что специализация скальных ящериц как обитателей скал в значительной мере развивалась в связи с постоянной необходимостью использования ими в качестве убежищ различного рода узких отверстий и щелей, образовавшихся на поверхности камня в результате растрескивания и выветри-

вания. Сплошь и рядом эти трещины бывают настолько узки, что не превышают высоту головы самой ящерицы, которая тем не менее легко и быстро протискивается внутрь, причем нередко происходит даже некоторая, заметная на глаз деформация головы. В результате такого постоянного протискивания в узкие трещины нижнечелюстные щитки взрослых ящериц бывают в той или иной мере сточены и оцарапаны вследствие трения о камень.

Особый интерес представляет вопрос о морфологических преобразованиях черепа скальных ящериц в связи с их адаптацией к передвижению в узких щелях. Произведенное нами сравнение черепов некоторых «платицефальных» и «пирамидоцефальных» форм показывает, что наблюдающееся в первом случае сильное уплощение основания черепа происходит прежде всего за счет изменения формы самой черепной коробки и заметного увеличения угла между *supraoccipitale* и *parietale*. При этом происходит также некоторое удлинение в стороны обоих *processus paroticus* и заметное укорочение и уменьшение крутизны направленных назад отростков теменной кости (*processus parietalis*). В результате череп оказывается сжатым в дорзо-вентральном направлении и заметно расширенным в стороны, что находит свое отражение в величине вычисленных в табл. 1 индексов ширины—высоты. Важно подчеркнуть, что «платицефальные» формы скальных ящериц обладают также значительным кинетизмом черепа, связанным, в частности, с подвижностью шва между *parietale* и *frontale* и большей подвижностью системы *p. paroticus—quadratum—pterygoideum*. В связи с этим живые ящерицы могут безболезненно переносить некоторое механическое сдавливание головы, происходящее при протискивании их в узкие щели. Направленные назад и в стороны длинные отростки *processus parietalis* и вытянутые назад и также фиксирующиеся на квадратных костях обе *squamosum* играют при этом роль упругих рессор, причем сильному сжатию противопостоят также оба *epipterygoideum*, соединяющие крышу черепа с его основанием. В данной связи можно отметить, что на боковых гребнях по краям нижней стороны теменной кости обычно имеются более или менее развитые выступы, упирающиеся в верхний конец черепных столбиков при сплющивании черепа выше допустимых пределов.

Как адаптацию к передвижению в ограниченных сближенными плоскостями узких пространствах внутри щелей следует рассматривать также наблюдающееся у скальных ящериц значительное уплощение тазовой области и основания хвоста. Можно отметить, что, помимо рассмотренных нами представителей подрода *Archaeolacerta*, аналогичные приспособления к обитанию в узких каменных щелях независимо друг от друга развиваются также у некоторых других ящериц, занимающих сходные местообитания. В частности, широко известны в этом отношении африканские представители рода *Platysaurus* из семейства поясохвостов и североамериканские ночные ящерицы из рода *Xantusia*.

ГИБРИДИЗАЦИЯ ЯЩЕРИЦ ПОДРОДА *ARCHAEOLACERTA* И ЕЕ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Гибридизация ящериц, в том числе и представителей рода *Lacerta*, наблюдается в природе довольно часто. Сведения об этом имеются в сводках Мертенса (Mertens, 1950, 1956, 1964), а также в более поздних работах Цвейфеля (Zweifel, 1962), Купера (Cooper, 1965a) и др. Естественные межвидовые и внутривидовые гибриды обычны и у ящериц рассматриваемой нами группы, причем наиболее подробно изучены случаи гибридизации между некоторыми обоеполыми и партеногенетическими видами в полосе соприкосновения их ареалов. Как правило, такие зоны гибридизации образуются в ущельях горных рек, по которым обоеполые формы как бы вклиниваются в область распространения партеногенетических видов. В результате возникающей здесь спонтанной гибридизации появляются гибриды, составляющие местами от 5 до 8% особей смешанной популяции. Более других нами были изучены гибриды между партеногенетическими самками *L. armeniaca* и самцами *L. s. valentini*, встречающиеся в узкой гибридной зоне на юго-западном берегу оз. Севан в Армении. Гибридные особи выводились также в лаборатории при инкубации яиц оплодотворенных самок *L. armeniaca*, отлавливаемых в природе приблизительно за 1—2 недели до наступления кладки или спаривавшихся при содержании их совместно с самцами в вольере. Свидетельством имевшего место спаривания в каждом отдельном случае служили остающиеся на брюхе самки четкие следы челюстей удерживавшего ее самца (рис. 75). Если отдельные партеногенетические самки, судя по наличию с каждой стороны ряда таких следов, спаривались неоднократно, то у других следы эти были единичны или же отсутствовали вовсе. Последнее обстоятельство можно объяснить тем, что при спаривании самцы реагируют прежде всего на самок, окраска которых соответствует определенному стереотипу, характерному для данной формы. Так, у кавказских скальных ящериц окраска брюха варьирует от матово-белой до розовой, оранжево-красной, оранжевой, желтой и зеленой (табл. I, II). Что же касается *L. armeniaca* и *L. s. valentini*, то у первой брюхо обычно яично-желтое, а у второй зеленовато-желтое или бледно-лимонно-желтое. Вместе с тем встречаются отдельные самки *armeniaca*, окраска которых по яркости приближается к таковой у отцовского вида. При содержании в вольере выяснилось, что чаще других спаривались самки, обладающие именно такой, относительно яркой окраской брюха. В этой связи следует отметить, что в смешанных популяциях скальных ящериц самцы при спаривании всегда интенсивно разыскивают именно «своих» самок. Например, в исследованной нами в северной Армении (окр. Степанавана) гибридной зоне самки бисексуальной формы *L. s. portschinskii* встречаются очень редко, примерно одна на 50 самок *L. armeniaca*. Тем не менее

в июне каждая из них имела на брюхе оставшиеся после спаривания многочисленные следы челюстей, тогда как у обитающих здесь же партеногенетических самок следы эти обнаруживались крайне редко.

По своему внешнему виду рассматриваемые гибриды четко отличаются от каждой из родительских форм, и их гибридная природа легко устанавливается по совокупности ряда морфологических признаков. Ранее нами было показано, что по характеру окраски и основным показателям фоллидоза они ближе стоят к партеногенетической материнской форме, нежели к бисексуальной отцовской. Вместе с тем некоторые гибридные признаки сложились у них явно под отцовским влиянием (Даревский и Куликова, 1962).

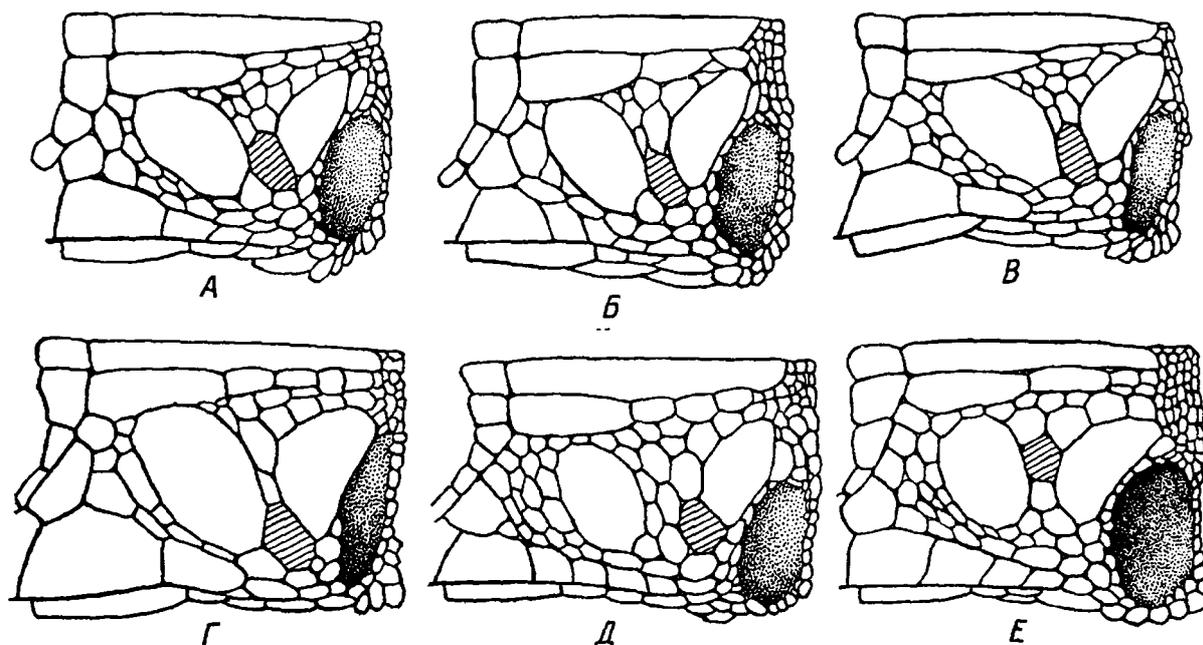


Рис. 80. Характерные особенности фоллидоза височной области у гибридов между партеногенетическими и бисексуальными ящерицами.

А, Б — *L. armeniaca* × *L. s. valentini*; В — *L. armeniaca* × *L. r. macromaculata*; Г — *L. armeniaca* × *L. r. obscura*; Д — *L. unisexualis* × *L. s. valentini*; Е — *L. s. parvula* × *L. derjugini*.

Крупный промежуточный щиток заштрихован.

Подобную же картину дают морфологические признаки исследованных нами гибридов между партеногенетическими самками *L. dahli* и самцами *L. s. portschinskii* (Даревский и Куликова, 1961). Среди прочих гибридных признаков особенно обращают на себя внимание некоторые специфические особенности фоллидоза, в частности сближение центрально-височного и барабанного, между которыми появляется обычно один сравнительно крупный промежуточный щиток (рис. 80).

Ранее нами было показано, что рассматриваемые гибриды во всех случаях являются стерильными триплоидными самками ($3n=57$), бесплодие которых обусловлено глубокими аномалиями в развитии и строении гонад (Даревский и Куликова, 1964; Даревский, 1966б). Появление их всегда наблюдается в случаях (табл. 39), когда в результате частичного перекрытия ареалов партеногенетические самки получают возможность спариваться с обитающими совместно самцами соседних бисексуальных форм.

Обусловленные полиплоидией крупные размеры тела таких гибридов, так же как наблюдающиеся у них четкие морфологические отличия, дают формальное право систематику, оперирующему с мертвым коллекционным материалом, рассматривать их на правах хорошо отличающихся видов (фот. 27).

Родительские пары партеногенетических и бисексуальных ящериц, между которыми известны естественные триплоидные гибриды

Диплоидные партеногенетические самки	Самцы диплоидных бисексуальных форм	Местонахождение гибридных зон
<i>Lacerta armeniaca.</i>	<i>L. saxicola valentini.</i>	Северо-западные склоны Гегамского хребта и ущелье р. Мармарика (Армения).
То же.	<i>L. s. portschinskii.</i>	Ущелье р. Дзорагета в окр. Степанавана (Армения).
» »	<i>L. s. nairensis.</i>	Ущелье р. Раздана в окр. сел. Раздана (Армения).
» »	<i>L. rudis macromaculata.</i>	Окр. Ахалкалаки (южная Грузия).
» »	<i>L. r. obscura.</i>	Окр. Бакуриани (Грузия).
<i>L. dahli.</i>	<i>L. saxicola portschinskii.</i>	Окр. Степанавана (Армения) и Манглиси (Грузия).
<i>L. unisexualis.</i>	<i>L. s. nairensis.</i>	Ущелье р. Кассаха (Армения).
<i>L. unisexualis.</i>	<i>L. s. valentini.</i>	Северо-западные склоны горы Арагац (Армения).

Интересно, что подобная ошибка была допущена в свое время при описании североамериканского вида ящерицы *Spemidophorus perplexus* Baird, являющегося, как теперь выясняется, лишь триплоидным гибридом между партеногенетическим видом *S. neomexicanus* и обоеполым *S. inornatus* (Lowe a. Wright, 1966). Однако полная стерильность гибридных особей превращает их в своеобразный эволюционный тупик, не имеющий значения для процесса формообразования в группе скальных ящериц.

Как показывают наши исследования, частые случаи гибридизации скальных ящериц имеют место также и в зонах совмещения ареалов соседних обоеполых форм. Хорошо выраженные гибридные зоны такого рода существуют на Северном Кавказе между *L. s. saxicola* и *L. s. darevskii*, а также между *L. s. darevskii* и *L. s. brauneri* (рис. 1). В Закавказье аналогичное положение наблюдается на стыках ареалов между *L. s. portschinskii* и *L. s. raddei* и между *L. r. obscura* и *L. r. macromaculata*.

Например, состоящая из 13 особей выборка из ущелья нижнего течения р. Гетика в северной Армении (ЗИН, № 17841) содержит 5 ящериц, являющихся чистыми *L. s. portschinskii*, 4 ящерицы *L. s. raddei*, а остальные — гибриды, сочетающие признаки обеих родительских форм. Образующиеся в таких случаях межподвидовые гибриды вполне плодовиты и узнаются обычно по характерным смешанным признакам фоллидоза и окраски. Именно характеризующий их широкий размах фенотипической изменчивости позволяет отличать гибридов от так называемых промежуточных особей, существование которых в смешанных популяциях обусловлено процессом первичной интерградации.

Выше (стр. 179) мы уже говорили, что между таким полусимпатрическими видами, как *L. rudis* и *L. caucasica* или *L. rudis* и *L. saxicola*, межвидовая гибридизация практически не происходит благодаря действию биологических изолирующих механизмов. Можно полагать, что именно их существованием объясняется и малая результативность опытов по скрещиванию разных видов скальных ящериц, поставленных в свое время Лантцем (Lantz, 1926).

Однако, с другой стороны, известны случаи, когда между пограничными видами скальных ящериц существует широкая зона вторичной интерградации, обусловленная практически неограниченной гибридизацией. Подобное явление очень ярко выражено, например, в зоне контакта высокогорной формы *L. s. caucasica* и обитающим в предгорьях подвидом *L. s. daghestanica*, ареалы которых отчасти перекрываются в горном Дагестане и северо-восточном Азербайджане (рис. 64). Наряду с хорошо выраженными особями каждого из симпатриантов в пограничной зоне всегда многочисленны образующиеся в разных сочетаниях гибриды, и фактически вся смешанная популяция нечистокровна. Так, например, среди 52 экземпляров ящериц из окр. Рутула в Дагестане (ЗИН, № 17732) 16 особей, или 30.7%, определяются как более или менее чистые *L. s. daghestanica*, 11 особей, 21.1%, — как *L. caucasica*, тогда как остальные обладают в той или иной мере выраженными гибридными признаками и точному определению не поддаются. Неоднородность указанной выборки хорошо видна также на графике (рис. 49). Подобная же картина обнаруживается и в выборках из других точек сопряженного ареала этих видов на территории Дагестана, горной Чечено-Ингушетии и южной Осетии. Аналогичная зона вторичной интерградации наблюдается в смешанной гибридной популяции *L. r. rudis* и *L. s. lantzicyreni* на Черноморском побережье северо-восточной Турции (стр. 103). В каждом из этих случаев мы сталкиваемся с положением, хорошо охарактеризованным Н. И. Лариной (1961), когда гибридизация симпатрических видов приводит к тому, что на значительном участке ареала морфологические границы симпатриантов становятся неясными и определение видовой принадлежности членов гибридной популяции весьма затруднительно. Особый интерес представляет случай, когда такая спонтанная гибридизация происходит между каким-либо из подвидов *L. saxicola* и экологически отличным лесным видом — артвинской ящерицей (*L. derjugini* Nik.). Хотя оба эти симпатрических вида обладают совершенно различными биотопами (лесная *L. derjugini* никогда не заходит на скалы), у подножия скальных местообитаний в лесах между ними нередко возникают контакты, приводящие к перекрестному спариванию и возникновению более или менее обширных гибридных зон. В результате происходящей затем вторичной гибридизации между гибридами и родительскими формами ящерицы из смешанных популяций отличаются необычайно высокой изменчивостью, проявляющейся в непостоянстве окраски и рисунка, а также основных признаков фolidоза. В ряде случаев при этом происходит почти полное растворение одной или обеих родительских форм в массе гибридных особей, как это наблюдается, например, в Боржомском ущелье и в окр. Абастумани в зоне гибридизации между *L. derjugini* и *L. s. parvula*. Одна из таких гибридных зон в окр. Бакуриани в Грузии была изучена недавно В. Ф. Положихиной (1965). Возможность естественной гибридизации между *L. s. parvula* и *L. derjugini* была проверена нами также путем их реципрокного скрещивания в эксперименте. Постановка этого опыта определялась тем обстоятельством, что одна из форм скальной ящерицы, именно *L. mixta*, как уже говорилось выше (стр. 140), была описана в качестве вероятного гибрида между *L. saxicola* и *L. derjugini* (Méhely, 1909).

В результате ряда экспериментов, поставленных на базе Зоологического института АН АрмССР в Ереване, нами было получено 7 межвидовых гибридов от самок *L. derjugini*, оплодотворенных при вольерном содержании самцами *L. s. parvula*, и 2 гибрида от обратного скрещивания в природных условиях. В последнем случае отловленные ранней весной в окр. Абастумани неоплодотворенные самки *L. s. parvula* были выпущены в окр. Бакуриани на изолированные посреди леса вдали от скал

каменные развалины, заселенные исключительно *L. derjugini*. Изучение полученных гибридов показало, что по ряду признаков фolidоза, в частности расположению височной области, большинство из них мало отличается от типичных *L. mixta* из окр. Абастумани. Отметим, что характерное для последней формы и наблюдающееся также у гибридов укрупнение промежуточного щитка между центральновисочным и барабанным свойственно также и другим гибридам ящериц рассматриваемой группы (рис. 80, E).

Таким образом, гибридная природа *L. mixta* действительно очень вероятна, хотя скорее всего эта форма представляет собой не первое поколение гибридов, а выкристаллизовывается постепенно в результате неоднократных последующих скрещиваний «в себе». В данной связи можно отметить, что в популяциях *L. mixta* часто встречаются особи, по окраске и рисунку тела практически не отличимые от типичных *L. derjugini* (фот. 20, Б, Ж). Интересно также, что наблюдаемые в природе гибриды сравнительно редко встречаются на скалах, а держатся больше у их подножия в лесу, т. е. обнаруживают биотопические требования, сходные с таковыми у *L. derjugini*.

Известно, что мнение о положительной роли гибридизации как факторе формообразования у животных имеет своих противников и сторонников и неоднократно обсуждалось в литературе. Критическое рассмотрение этого вопроса позволило С. С. Шварцу (1959) аргументировать точку зрения, что межвидовая гибридизация даже в случае, если она представляет собой закономерное явление, не может играть важной роли в эволюционном процессе. Вместе с тем им не отрицаются и отдельные, приводимые в литературе случаи гибридного происхождения некоторых видов позвоночных. К последним можно добавить также интересную работу Сандерса (Sanders, 1961), указывающего на возможность гибридного происхождения североамериканской жабы *Bufo terrestris*. Положительная формообразующая роль гибридизации была обстоятельно аргументирована недавно Н. П. Лариной (1961), по мнению которой существование стабилизировавшихся гибридных популяций у позвоночных животных позволяет считать межвидовую гибридизацию одной из вероятных причин и одним из источников формообразований. Рассмотренные нами случаи спонтанной гибридизации у ящериц подрода *Archaeolacerta* также свидетельствуют в пользу такой точки зрения.

Особый интерес представляет рассмотренный нами ранее вопрос о положительной роли гибридизации в становлении партеногенетических видов скальных ящериц (Даревский, 1962; Darevsky, 1966b). Отметим, что, по данным Лоу и Райта (Lowe a. Wright, 1966a, 1966b), гибридным происхождением обладают также некоторые партеногенетические виды ящериц рода *Cnemidophorus*.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНИЯ КАВКАЗСКИХ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ ПОДРОДА *ARCHAEOLACERTA*

Едва ли следует сомневаться в том, что первичным центром происхождения политипической группы ящериц подродов *Podarcis* и *Archaeolacerta* служила территория Южной и Юго-восточной Европы, объединяемая обычно под общим названием восточноевропейского Средиземноморья. Это доказывается, в частности, тем, что в настоящее время в пределах указанной территории обитают 19 из 27 известных видов обоих подродов, многие из которых в свою очередь распадаются на значительное число подвидов. Так, согласно последнему каталогу европейской герпетофауны (Mertens u. Wermuth, 1960), такие широко распространенные виды, как *Lacerta erhardii*, *L. pityusensis*, *L. sicula* и *L. muralis*, образуют здесь соответственно 31, 32, 39 и 18 четко различающихся подвидовых форм, причем такой же полиморфизм свойствен и большинству других европейских представителей рассматриваемой группы. Хотя многие из этих подвидов имеют сравнительно недавнее — четвертичное происхождение (Kramer u. Mertens, 1938; Eisentraut, 1849; Wettstein, 1953; Radovanović, 1959), представляется вероятным, что их исходные формы образовались здесь гораздо раньше — еще в третичное время, учитывая, в частности, тот факт, что представители собственно рода *Lacerta* известны из Южной Европы (Франция) уже с эоцена. Можно отметить, что к аналогичному выводу в отношении группы собственно *L. muralis* уже пришли ранее Дехо и Ландон (Dehaut et Landon, 1950), по мнению которых центром происхождения этого полиморфного вида является южное Средиземноморье, в частности территория современной Италии и Сицилии.

Попытаемся представить себе, в каких условиях должно было протекать формирование исходного экологического типа ящериц, от которых произошли затем современные представители подродов *Podarcis* и *Archaeolacerta*. Согласно имеющимся палеогеографическим данным, еще в миоцене Южная Европа выглядела не сплошной материковой сушей, а представляла собой архипелаги более или менее сближенных островов. Гористые острова располагались, в частности, на месте современной Италии, в то время как Корсика, Сардиния и некоторые другие острова Тирренского моря образовывали единую сушу. Что касается Балканского полуострова, то в миоцене он представлял собой уже довольно обширную сушу, окружавшую древнее Родопское поднятие, причем в этот период Балканы являлись полуостровом Западной Азии, а не Европы (Вульф, 1944). Западная часть Греции, так же как юг Малой Азии, и нижний Египет в это время были покрыты морем, тогда как восточная часть Пелопонесского полуострова образовывала единое целое с Малой Азией, будучи связана с ней сушей, располагавшейся на месте современного

Эгейского моря. Лишь в плиоцене произошло опускание эгейской суши, на месте которой образовались современные Мраморное и Эгейское моря с их многочисленными островами. При этом долины древних рек Геллеспонта и Босфора превратились в проливы, соединяющие Черное и Средиземное моря, и балканская суша, потеряв свою связь с Азией, на всем протяжении соединилась с Европой, превратившись в полуостров последней.

По данным Е. Н. Вульфа (1944), в начале третичного периода лесная флора Южной Европы носила ярко выраженный тропический характер, хотя здесь в ограниченном количестве имелись и древесные виды с опадающей листвой, представляющие собой зачатки будущей флоры умеренного типа. Важно отметить, что в составе ее уже тогда существовали отдельные роды и виды, входящие в комплекс современных средиземноморских растительных группировок, что «не оставляет никакого сомнения в преемственности этих флор и дифференциации средиземноморской флоры из состава тропической флоры» (Вульф, 1944, стр. 137). Можно, таким образом, полагать, что формирование исходных форм интересующей нас группы ящериц протекало в условиях тропического леса, покрывавшего в третичное время склоны отдельных хребтов и гор, причем наличие на рассматриваемой территории многочисленных изолированных морем участков суши с самого начала должно было обусловить возникновение характерного для подрода *Podarcis* полиморфизма.

По всей видимости, первоначально ящерицы рассматриваемой группы эволюционировали по пути приспособления к полудревесному образу жизни, в частности к обитанию на стволах деревьев, как это имеет место у некоторых современных лесных видов, например у распространенной в юго-восточном Азербайджане *Lacerta chlorogaster*. Переход же их к жизни на поверхности открытых скал, т. е. превращение из древесных в «стенных» и «скальных», произошел уже вторично и не потребовал выработки каких-либо особых дополнительных экологических адаптаций. Благодаря неоднократно устанавливавшейся в третичное и четвертичное время сухопутной связи Юго-восточной Европы с Малой Азией стенные ящерицы получили возможность расселения на восток до Кавказа включительно, где, как мы покажем дальше, образовался вторичный очаг формообразования, приведший к возникновению многочисленных кавказских представителей подрода *Archaeolacerta*.

Таким образом, мы полагаем, что группа скальных ящериц этого подрода филогенетически более молода, нежели группа собственно стенных ящериц подрода *Podarcis*, разделяя в этом отношении точку зрения, ранее уже высказанную К. Клеммером (Klemmer, 1957). Отметим, что этот исследователь пришел к аналогичному выводу на основании анализа ряда краниологических признаков, справедливо считая, в частности, что характерное для большинства *Podarcis* наличие птеригойдных зубов в сочетании с большим окостенением надглазничной области крыши черепа является свидетельством их значительной древности. Косвенным свидетельством сравнительной молодости кавказских скальных ящериц может служить наблюдающееся у гибридных форм внутри этой группы проявление некоторых анцестральных признаков, в норме характерных для европейских представителей подродов *Podarcis* и *Archaeolacerta*.

Мы уже говорили (стр. 190), что спорадически встречающаяся в западной Грузии высокогорная ящерица *Lacerta mixta* исходно возникла благодаря естественной гибридизации между *L. saxicola* и лесным видом *L. derjugini*. Хотя обе эти родительских формы характеризуются одноцветными, без пятен, брюхом и нижней стороной головы, в популяциях *L. mixta* изредка встречаются особи с явственной пятнистостью брюха, в норме свойственной таким южноевропейским видам, как *L. muralis*,

L. bedriagae, *L. danfordi* и др. Точно так же обычное у гибридов между бисексуальными и партеногенетическими видами скальных ящериц укрупнение щитков височной области нормально наблюдается у балканской *L. horvathi*, причем последний вид характеризуется также типом окраски и рисунка, характерным для упоминавшейся выше *L. mixta*.

Как анцестральные признаки могут рассматриваться и некоторые своеобразные особенности фolidоза, наблюдающиеся у всех партеногенетических видов, возникновение которых, как мы полагаем, исходно связано с гибридизацией. Так, характерное для *L. dahli* частое удвоение задненосового щитка обычно у южноевропейских видов *L. oxycephala*, *L. danfordi* и др., а свойственное армянской *L. unisexualis* разделение межчелюстного и лобноносового щитков (рис. 59, А) служит характерным отличительным признаком балканского вида *L. horvathi*. Отметим, что проявление в гибридном потомстве предковых признаков неоднократно описывалось также у ряда птиц, млекопитающих, рыб и беспозвоночных, причем такая атавизация наблюдается и при скрещивании подвидов и пород в пределах одного вида (Шварц, 1959).

Обращает на себя внимание значительное сходство отдельных форм скальных ящериц с некоторыми европейскими представителями того же подрода. Например, распространенная в южном Закавказье *L. s. valentini* по внешнему виду чрезвычайно напоминает пиренейскую *L. monticola*, а живущая на Большом хребте *L. caucasica* обладает значительным сходством с балканской *L. horvathi*. Интересно, что аналогичные примеры известны и энтомологам, выдвинувшим для их объяснения некоторые зоогеографические соображения. Так, Жаннель (цит. по: Яблоков-Хнзорян, 1961), отмечая значительное габитуальное сходство кавказского и пиренейского подродов жужелиц (*Cechenus* Zish и *Iniorachys* Sol.), склонен рассматривать их как реликты палеогеновой фауны, изолировавшиеся во время морской трансгрессии олигоцена на крайних точках их первоначального ареала. Подобная гипотеза действительно выглядит подкупательной, однако, как справедливо замечает по этому поводу С. М. Яблоков-Хнзорян (1961), геологами не было обнаружено никаких намеков на существование олигоценовой континентальной связи между Пиренеями и Кавказом. Что же касается рассмотренного выше примера с ящерицами, то можно полагать, что здесь мы имеем дело со случаями конвергентного сходства, обусловленного параллельной эволюцией в сходных условиях существования. Подобное предположение хорошо согласуется с точкой зрения К. Клеммера (Klemmer, 1957), высказавшегося в пользу полифилитического происхождения ящериц группы *Archaeolacerta*. В свете такого допущения может быть понято и своеобразие современного ареала этого подрода (рис. 81), отдельные виды которого встречаются вне связи друг с другом на Пиренейском полуострове (*L. monticola*), в Сардинии и Корсике (*L. bedriagae*), северо-западной Югославии (*L. horvathi*, *L. oxycephala*), южной Греции (*L. danfordi*), Малой Азии, в Крыму и на Кавказе (*L. saxicola*). Для решения вопроса, каким образом протекала эволюция рассматриваемых нами ящериц именно в пределах Кавказа, необходимо хотя бы в первом приближении выяснить, какие из многочисленных современных форм этой группы филогенетически более древние. Рассуждая теоретически, такие древние формы следует искать прежде всего в убежищах третичных реликтов флоры и фауны, не пострадавших в эпоху четвертичных оледенений. Как мы уже отмечали, по данным ботаников (Буш, 1935; Гроссгейм, 1948), в пределах Кавказа существовало несколько подобных убежищ, наиболее значительные из которых располагались на территории современной Колхиды и в Талыше (убежища мезофильной растительности) и в южной Армении и Дагестане (убежища ксерофильных растительных

группировок). Более мелкие рефугиумы теплолюбивой фауны существовали и в некоторых других районах Кавказского перешейка, в частности в долине Куры. Отбирая по данному принципу предположительно наиболее древних ящериц интересующей нас группы, мы получим следующий ряд форм, основные современные ареалы которых располагаются в границах названных выше реликтовых территорий.

- Lacerta saxicola daghestanica* — Внутренний Дагестан.
L. s. szczerbaki — Черноморское побережье между Анапой и Новороссийском.
L. s. darevskii — Черноморское побережье Краснодарского края.
L. s. brauneri — Абхазия.
L. s. parvula — Аджария.
L. s. portschinskii — долина среднего течения Куры.
L. s. raddei — южная Армения, Нахичеванская АССР, Талыш.
L. rudis obscura — долина среднего течения Куры.



Рис. 81. Современное распространение в Европе и Малой Азии скальных ящериц подродов *Podarcis* и *Archaeolacerta*. (По К. Клеммеру, 1957, с дополнениями).

1, 2 — общий ареал видов подрода *Podarcis*; 2 — ареал *L. muralis*; 3 — общий ареал подрода *Archaeolacerta*.

Можно видеть, что отобранные таким образом в качестве предположительно наиболее древних формы ящериц габитуально весьма отличаются друг от друга, однако легко показать, что все они обладают рядом общих морфологических признаков, касающихся прежде всего некоторых меристических особенностей чешуйчатого покрова. Указанное обстоятельство является особенно важным и на нем необходимо остановиться подробнее. Дело в том, что некоторыми систематиками уже давно было показано, что уменьшение количества элементов чешуйчатого покрова, сопровождающееся, как правило, увеличением размеров отдельных щитков и чешуй, является эволютивным признаком, довольно четко прослеживаемым в филогенезе отдельных форм. В частности, у ящериц подобная зависимость была установлена Вермутом (Wermuth, 1955) и Стугреном и Ванча (Stugren si Vancea, 1961) для *L. vivipara* и Стугреном (Stugren, 1962) — для *L. agilis*. Отмеченная этими авторами закономерность является лишь частным случаем универсального явления, известного под названием «закона олигомеризации гомологичных органов», впервые сформулированного В. А. Догелем (1954). Одно из основ-

ных положений этого закона заключается, по В. А. Догелю, в том, что эволюция различных групп *Metazoa* сопровождается постепенным уменьшением числа гомологичных органов, чему очень часто сопутствует увеличение их размеров и интенсификация функций. Среди многочисленных примеров, иллюстрирующих этот закон применительно к различным группам животных, В. А. Догель приводит и пресмыкающихся, отмечая в первую очередь четко прослеживающуюся в их эволюции олигомеризацию первичного рогового покрова из мелких роговых зер-

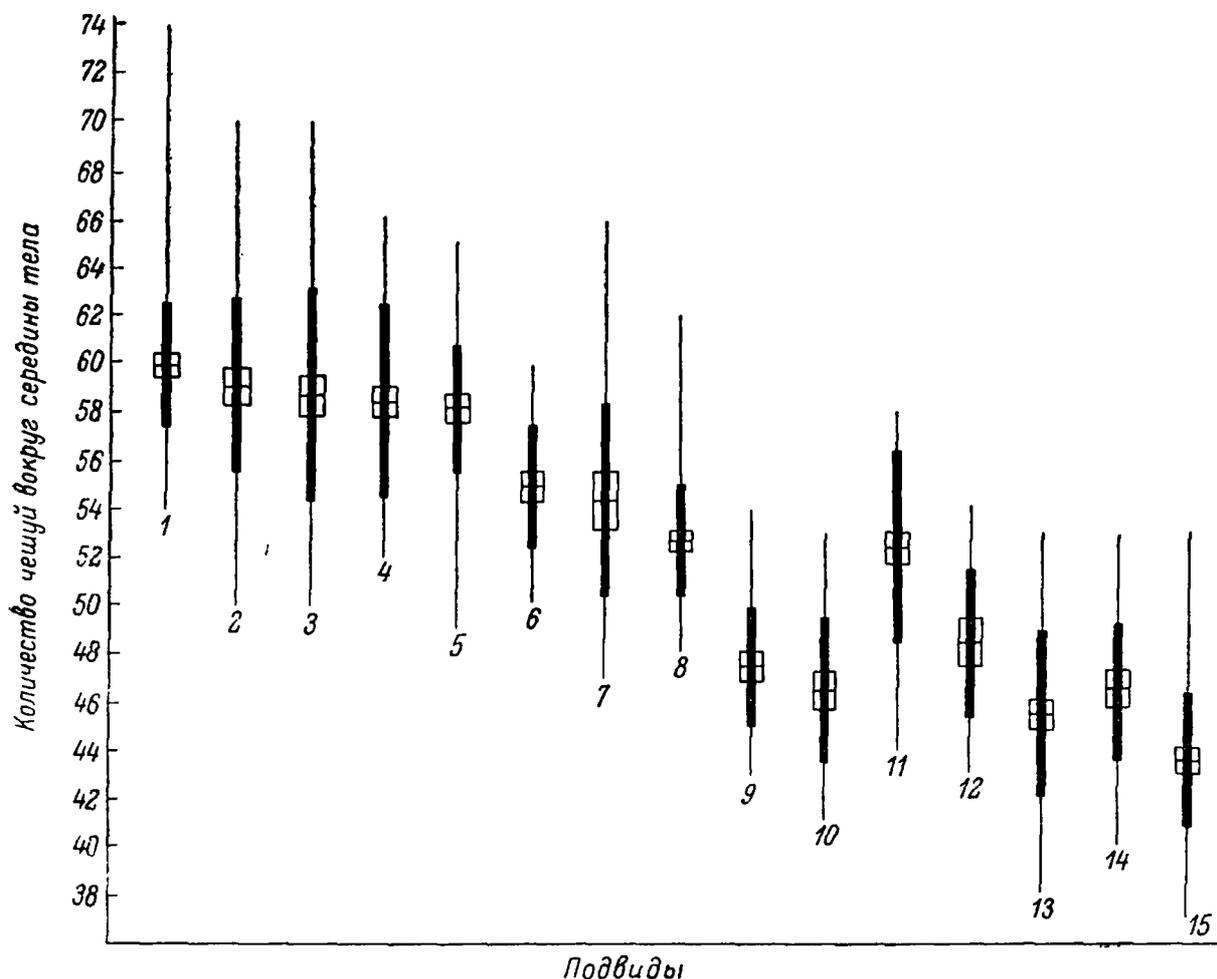


Рис. 82. Сравнительное количество чешуй вокруг середины тела у различных кавказских форм скальных ящериц.

1 — *L. s. szczerbaki*; 2 — *L. s. darevskii*; 3 — *L. s. lindholmi*; 4 — *L. s. brauneri*; 5 — *L. s. parvula*; 6 — *L. s. nairensis*; 7 — *L. s. saxicola*; 8 — *L. s. raddei*; 9 — *L. s. daghestanica*; 10 — *L. s. valentini*; 11 — *L. r. obscura*; 12 — *L. r. macromaculata*; 13 — *L. r. rudis*; 14 — *L. c. alpina*; 15 — *L. c. caucasica*.

нышек в более крупные метамерные образования. Рассматривая в свете этой закономерности эволюцию кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*, мы имеем все основания считать, что она сопровождалась увеличением размеров и, следовательно, сокращением числа отдельных элементов чешуйчатого покрова, характеристика которого имеет решающее значение для систематики. Иными словами, формы с максимальным числом таких элементов должны рассматриваться как филогенетически более древние.

Указанная закономерность хорошо подтверждается прежде всего на таких важных диагностических признаках, как число туловищных чешуй в одном ряду вокруг середины тела и размеры щитков височной области. Располагая по этим признакам всех кавказских представителей подрода *Archaeolacerta*, их можно разделить на две хорошо различающиеся группы, объединяющие «многочешуйные» формы, с одной стороны, и

«малочешуйные» — с другой. Как видно на рис. 82 и 83, первую из них составляют именно перечисленные выше подвиды *L. saxicola*, сохранившиеся в убежищах третичных реликтов. Другой важный вывод, вытекающий из сделанного сопоставления, заключается в том, что интенсивная эволюция скальных ящериц, приведшая к возникновению ряда «малочешуйных» форм, протекала в пределах Кавказа уже в послеледниковое время. Один из путей такого формообразования связан, по нашему мнению, с процессом расселения ящериц в горы вслед за отступающим ледником. Выше мы уже говорили, что в смешанных популяциях скальных ящериц в полосе соприкосновения ареалов пограничных форм

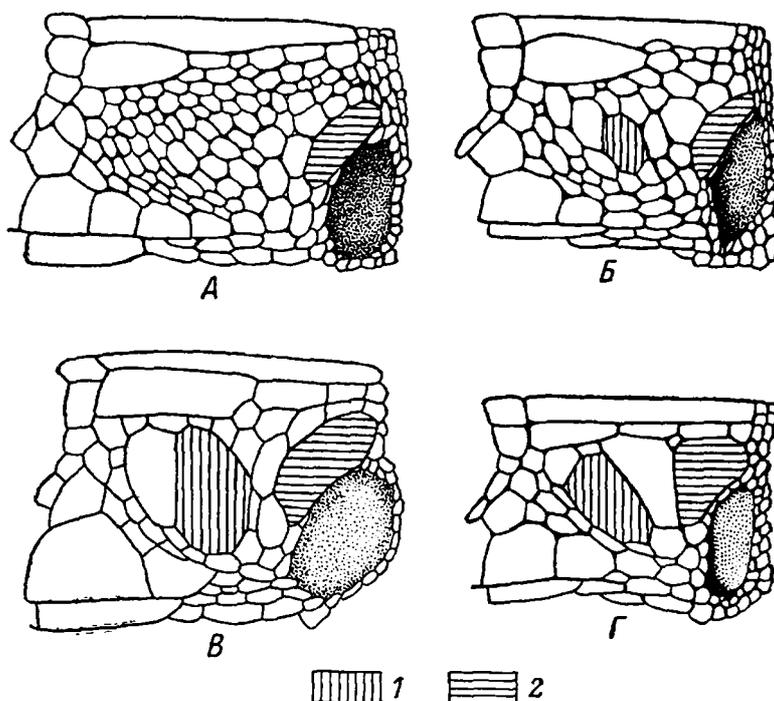


Рис. 83. Последовательное укрупнение элементов чешуйчатого покрова височной области.

А — *L. s. szcerbakii*; Б — *L. s. alpina*; В — *L. armeniaca*; Г — *L. mixta*. Щитки: 1 — центральновисочный, 2 — барабанный.

осуществляется механизм репродуктивной изоляции, основанный на разновременности сроков созревания гонад. Высокогорные формы при этом приступают к размножению, как правило, значительно раньше распространенных в предгорьях, что биологически вполне оправдано. Легко допустить, что подобное ускорение сроков размножения могло выработаться у расселяющейся в горы популяции внутри одного вида, как это наблюдается у некоторых широко распространенных современных форм, например у *L. s. portschinskii* в Армении и Грузии. В таком случае вновь образовавшаяся горная часть популяции окажется вскоре репродуктивно изолированной на периферии ареала со всеми вытекающими отсюда последствиями. Именно подобным дивергентным путем образовался, по нашему мнению, высокогорный вид *L. caucasica*, отделившийся в послеледниковое время от *L. s. daghestanica*, что подтверждается явной преимуществом их морфологических признаков. При возможном вторичном смешении популяций исходной и вновь образовавшейся формы возникшее расхождение в сроках созревания гонад может остаться и обе они сохранят свою самостоятельность, несмотря на наличие полусимпатрических ареалов.

Между прочим, хорошим доказательством послеледникового происхождения этого вида является отсутствие его в западном Закавказье

(Месхетский хребет), где сохранился другой ледниковый реликт — прометеева полевка (*Prometheomys schaposchnikovi*), расселившаяся сюда с Главного Кавказского хребта в плейстоцене (Верещагин, 1959).

О формообразующей роли естественной гибридизации в группе *Archaeolacerta* мы уже говорили выше. Ранее было также показано, что возникновение партеногенетических видов скальных ящериц от исходных бисексуальных форм произошло в сохранившихся лесных рефугиумах, видимо, в эпоху четвертичных оледенений Кавказа (Даревский и Куликова, 1961; Даревский, 1962, 1966а).

Учитывая все вышеизложенное, мы с достаточной долей вероятности можем следующим образом представить себе пути эволюции и расселения скальных ящериц в пределах Кавказа.

По всей видимости, в миоцене из Малой Азии на Кавказ впервые проникают, скорее всего сразу несколько, исходные лесные формы ящериц группы *Podarcis—Archaeolacerta*. Одним из таких древних вселенцев является сохранившийся в лесах Талыша до наших дней лесной реликтовый вид — *Lacerta chlorogaster*. Дальнейшее расселение их на Кавказе проходило вдоль Черноморского побережья, с одной стороны, и в обход Малого Кавказа через долины Аракса и Куры — с другой. Не исключен также и дальнейший путь в обход Главного хребта с востока, что подтверждается существованием в Дагестане многих закавказских фаунистических элементов, в частности ящериц и змей. Расселяющаяся вдоль побережья западная ветвь малоазиатских вселенцев достигла северо-западной оконечности Большого хребта в районе современной Анапы, где до настоящего времени сохранилась изолированная реликтовая популяция древней «многочешуйной» формы *L. s. szczerbaki*. К последней близко примыкает отделившаяся от нее более молодая (судя по уменьшению числа элементов чешуйчатого покрова) и более влаголюбивая *L. s. darevskii*, давшая затем два близких подвида — *L. s. brauneri* и *L. s. saxicola*. Вероятно, в начале плейстоцена от этой группы отделилась и крымская форма *L. s. lindholmi*, что произошло в период существования кратковременной перемычки суши между Крымским полуостровом и Кавказом. Интересно отметить, что крымская форма обнаруживает значительное сходство не с территориально более близкой *L. s. szczerbaki*, а с распространенной южнее по побережью *L. s. darevskii*. Это обстоятельство позволило Н. Н. Щербаку (1962а) высказать в свое время справедливое мнение, что сухопутная связь между Кавказом и Крымом существовала где-то в районе современных ареалов этих подвигов, а не по кратчайшей линии между Таманским и Керченским полуостровами.

Вероятно, независимо от рассмотренных выше форм в западное Закавказье проникла позднее современная *L. s. parvula*. Что касается восточной ветви малоазиатских вселенцев, то дальнейшая эволюция их в пределах Кавказа представляется нам следующим образом. Одной из первых в древнюю долину Куры проникает адаптировавшаяся к сухим местобитаниям *L. s. portschinskii*, от которой путем перехода к партеногенезу в ледниковое время произошла морфологически очень близкая к ней, также сухолюбивая *L. rostombekovi*.

Группу тесно связанных в морфологическом отношении форм образуют в восточном Закавказье и северном Иране *L. s. nairensis*, *L. s. raddei* и *L. s. defilippii*, от первой из которых отделилась позднее партеногенетическая *L. unisexualis*, тогда как от второй аналогичным образом произошла очень близкая к ней *L. dahli*. Наконец, уже в послеледниковое время из северо-восточной Турции, возможно, вторично расселяется в Закавказье высокогорная *L. s. valentini*, по некоторым признакам близкая к партеногенетическому виду *L. armeniaca*.

Особый интерес представляет вопрос о происхождении дагестанского подвида *L. s. daghestanica*. Имеются основания полагать, что эта ящерица проникла в Предкавказье вместе с другими закавказскими фаунистическими элементами, расселяясь с юга вдоль берегов древнего Куринского залива, существовавшего еще в конце миоцена (Хаин и Шарданов, 1952). Свидетельством такого миграционного пути являются, в частности, реликтовые популяции этого подвида, сохранившиеся на юго-восточных склонах Главного хребта в Нухинском и Варташенском районах Азербайджана (рис. 64). Лишь в послеледниковое время от *L. s. daghestanica* отделилась высокогорная форма *L. caucasica*, разделившаяся затем на два отдельных подвида. Можно, таким образом, видеть, что вид *Lacerta saxicola* распадается в пределах Кавказа на широко разобщенные географические группы подвидов — восточную и западную, общность происхождения которых подтверждается также присущей тем и другим сходной манерой спаривания, подробно рассмотренной нами выше. В частности, обращает на себя внимание сходный тип удерживания самок за ногу, наблюдающийся у восточнокавказских подвидов *L. s. nairensis* и *L. s. raddei*, с одной стороны, и у предкавказских *L. s. saxicola*, *L. s. brauneri*, *L. s. szczerbaki* — с другой.

Это обстоятельство хорошо увязывается с нашими представлениями о путях проникновения на Кавказ ящериц подрода *Archaeolacerta*, расселявшихся двумя независимыми путями по черноморскому побережью на западе и в обход Малого Кавказа с юго-востока. По всей видимости, исходные лесные формы этой группы обладали общей для них манерой спаривания с удержанием самки за ногу, о чем свидетельствует сохранение ее у современного реликтового лесного вида *L. chlorogaster*. В настоящее время этот исходный тип поведения без изменения сохранился также у восточнокавказской *L. s. nairensis*, тогда как остальные формы, в частности вся группа западнокавказских вселенцев, вторично приобрела манеру удержания самки за края тела, о чем свидетельствует и поныне наблюдающийся у них смешанный тип спаривания. Таким образом, значительная морфологическая близость у географически разобщенных восточных и западных подвидов *Lacerta saxicola* находит свое объяснение в общности их происхождения, доказываемой на основании сходного поведения при спаривании. Морфологически хорошо выраженную группу форм образуют на Кавказе все три подвида *Lacerta rudis*, родственные связи которых с другими скальными ящерицами, однако, не вполне ясны. Наиболее примитивной из них несомненно является обитающая в долине Куры *L. r. obscura*, характеризующаяся максимальным количеством туловищных и височных чешуй. От нее произошли позднее подвиды *macromaculata* и *rudis*, последний из которых расселился затем на обширной территории Большого Кавказа и Закавказья. Не исключено, что *L. s. obscura* проникла в долину среднего течения Куры еще в миоцене с запада, в период существования пролива, соединявшего Куринский и Рионский бассейны. При этом допущении становится понятным и некоторое морфологическое сходство *L. r. obscura* с малоазиатскими формами *L. s. tristis* и *L. s. lantziyreni* — обстоятельство, на которое в свое время уже обратили внимание Ланц и Цирен (Lantz et Cugén, 1936).

Изложенные выше соображения о филогенетических связях скальных ящериц в пределах Кавказа наглядно представлены на рис. 84.

Отметим, что предложенная здесь филогенетическая схема основана именно на предположительно родственных связях отдельных форм, т. е. отражает, по нашему мнению, относительную их близость к общему ближайшему предку в том смысле, как это понимает, в частности, И. И. Соколов (1965).

его выражались лишь в снижении годовой амплитуды за счет уменьшения главным образом летнего тепла.

Хотя пояса растительности в этих условиях должны были заметно сместиться книзу, климат предгорий оставался все же достаточно мягким, что позволило местами пережить похолодание таким теплолюбивым растениям, как тис, дзельква, лавровишня, самшит, лавр и некоторые другие. Особенно показателен в этом отношении тис, реликтовые рощи и отдельные деревья которого сохранились во многих местах Большого Кавказа и Закавказья. Очевидно, что, помимо двух наиболее известных в этом отношении убежищ теплолюбивых видов — Колхидской низменности и Талыша, о которых писал в свое время А. А. Гроссгейм (1948), в различных местах Кавказа имелись и другие, хотя и менее обширные, рефугиумы. В частности, в Армении наличие подобных убежищ было показано И. С. Даревским (1959) для пресмыкающихся и С. М. Яблоковым-Хизоряном (1961) для насекомых. В свете всего вышеизложенного мы с довольно значительной долей вероятности можем представить себе общую картину распространения скальных ящериц в период максимальной фазы последнего оледенения Кавказа. Очевидно, что на покрытых в значительной своей части льдом и снегом склонах Большого хребта интересующие нас ящерицы, как и вообще всякие другие пресмыкающиеся, отсутствовали. Учитывая, однако, что на южных склонах снеговая линия не опускалась ниже 2000 м, т. е. проходила примерно на 1000 м ниже, чем в настоящее время, вполне вероятно, что на обращенных к морю склонах Гагринского, Бзыбского и некоторых других хребтов, так же как и на самом побережье, существовали условия, благоприятствующие сохранению здесь отдельных популяций *Lacerta saxicola*. Это относится прежде всего к *L. s. brauneri* и *L. s. darevskii*, а также к распространенной в районе Анапы реликтовой форме *L. s. szczerbaki*. Что касается северных склонов Большого хребта, то обитавшие здесь в теплую межледниковую эпоху пресмыкающиеся, в том числе и скальные ящерицы, были оттеснены, видимо, далеко в предгорья. В данной связи можно сослаться на мнение А. А. Гроссгейма (1948), считавшего, что «развитие ледниковых явлений у северного подножия Большого Кавказа послужило причиной массового вымирания здесь средиземноморцев и современной бедности этого района средиземноморскими элементами». Видимо, замечает по этому поводу Н. А. Гвоздецкий (1954), дело здесь не только в непосредственном влиянии ледников, но и в том, что к северу от горного барьера Большого Кавказа климат в ледниковые эпохи становился чрезмерно суровым. Вероятно, к этому периоду следует относить и проникновение скальных ящериц на Ставропольское плато, где они до самого последнего времени существовали в соответствующих местообитаниях среди реликтовых островных лесов. С другой стороны, вызывает удивление тот факт, что ящерицы данной группы отсутствуют в очень подходящих для них условиях на склонах пятигорских локкалитов, образовавшихся, как полагают, еще в неогене. В то же время здесь обнаружен такой реликтовый вид, как снежная полевка (*Microtus nivalis*), несомненно расселившаяся с Большого Кавказа в ледниковый период (Верещагин, 1959). Не исключено, однако, что *L. saxicola* исчезла в этих местах уже в более позднее время, как произошло это уже на наших глазах в некоторых местах Ставрополья.

Значительное смещение ареалов скальных ящериц под влиянием оледенения происходило также и в Закавказье. Отдельные популяции *L. s. parvula* и *L. rudis* могли сохраниться в западном Закавказье, в частности в районе Колхидской низменности, являвшейся, как уже говорилось, одним из главных убежищ теплолюбивой флоры и фауны. По всей видимости, ящерицы этой группы обитали и на Черноморском побережье в современной Аджарии и северо-восточной Турции, поскольку на южных

склонах Месхетского хребта снеговая линия не спускалась ниже 2000—2200 м. Как и в настоящее время, скальные ящерицы были, видимо, широко распространены на территории современного Талыша и Ленкоранской низменности, где влияние ледника проявилось лишь в незначительном похолодании и увлажнении климата. Развитие ледникового покрова на южных склонах Большого хребта, с одной стороны, и на северных склонах хребтов Малого Кавказа — с другой, должно было привести к оттеснению обитающих здесь животных, в том числе и пресмыкающихся, в долину Куры, также сыгравшую, видимо, немаловажную роль в качестве убежища теплолюбивой фауны. О том, что скальные ящерицы действительно были распространены здесь в тот период, свидетельствует, в частности, реликтовая популяция *L. dahli*, сохранившаяся благодаря выходу на поверхность холодных подземных вод в окр. сел. Карели на левом берегу Куры. Вероятно, как и в настоящее время, в долине среднего течения Куры была довольно широко распространена и *L. s. portschinskii*.

Глубокие изменения в распространении пресмыкающихся, как и многих других животных, несомненно имели место также на территории центрального Закавказья и, в частности, Армянского нагорья. Похолодания климата, сопровождавшиеся значительным снижением снеговой линии на южных склонах Малого Кавказа и северных склонах горы Арарат в Турции, должны были привести к отступлению теплолюбивой фауны в долину Аракса и далее к югу — на территорию современного Ирана. Что же касается обширной территории Северной Армении и южной Грузии, то имеются все основания полагать, что некоторые обитающие здесь формы скальных ящериц, в частности *L. armeniaca*, *L. dahli* и *L. rostombekovi*, могли пережить ледниковую эпоху в сохранившихся лесных убежищах, о которых уже говорилось выше. О наличии таких убежищ, в частности в лесной зоне северной Армении, свидетельствуют сохранившиеся здесь реликтовые рощи тиса.

Наступившее в голоцене общее потепление климата, сопровождавшееся повсеместным отступанием ледников, ознаменовало собой новый этап перестройки ареалов ящериц рассматриваемой группы. Постепенно освобождавшиеся от льда речные долины являлись, по всей видимости, наиболее удобным и естественным путем проникновения теплолюбивой фауны в горы, что в полной мере относится и к пресмыкающимся. Именно такое расселение по речным долинам обусловило в конечном счете чрезвычайно сложную и запутанную картину современных ареалов ящериц подрода *Archaeolacerta* в пределах Кавказа. В голоценовую эпоху на Большой Кавказ по Сурамскому хребту проникает, видимо, *L. rudis*, широко расселившаяся затем к востоку и западу по его южным склонам. К этому времени следует относить и возникновение эндемичных высокогорных форм.

Значительную роль в распространении ряда видов и подвидов ящериц сыграла также позднечетвертичная вулканическая деятельность, в результате которой огромные территории были залиты лавой. Применительно к некоторым закавказским формам этот вопрос рассматривался уже нами ранее (Даревский, 1959, 1960а).

ЛИТЕРАТУРА

- Алекперов А. М. 1951. Пресмыкающиеся Нахичеванской АССР. Тр. Азерб. гос. унив., сер. биол., вып. IV : 115—142.
- Алекперов А. М. 1954а. Материалы к изучению герпетофауны северо-восточной части Азербайджана. Тр. Азерб. гос. унив., сер. биол., вып. VI : 141—150.
- Алекперов А. М. 1954б. Материалы к познанию фауны амфибий и рептилий Нахичеванской АССР. Тр. Азерб. гос. унив., сер. биол., вып. VI : 151—157.
- Алекперов А. М. 1957. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджанской ССР. Автореф. дисс. Баку : 1—26.
- Андрушко А. М. и Г. С. Марков. 1960. Материалы о гельминтах ящериц Кавказа и некоторые экологические особенности гельминтофауны представителей сем. *Lacertidae*. Вестн. ЛГУ, № 3 : 135—142.
- Бартенев А. и М. Резникова. 1935. Материалы по фауне амфибий и рептилий западной и центральной части Кавказского государственного заповедника. Бюлл. Музея Грузии, т. VIII : 11—41.
- Богачев В. В. 1938. Вопросы зоогеографии Кавказа и его геологическая история. Изв. Азерб. фил. АН СССР, № 4—5 : 29—47.
- Богданов О. П. 1962. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад : 5—233.
- Большаков В. Н. и С. С. Шварц. 1962. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала. Тр. Инст. биологии Уральск. фил. АН СССР, вып. 29 : 29—44.
- Бондарцев А. С. 1954. Шкала цветов. Пособие для биологов. М.—Л. : 1—27.
- Браунер А. А. 1903. Заметки об экскурсиях между Новороссийском и Красной Поляной. Одесса : 3—39.
- Буш Н. А. 1935. Ботанико-географический очерк Кавказа. М.—Л. : 3—107.
- Верещагин Н. К. 1958. Пресмыкающиеся — *Reptilia*. Животный мир СССР, т. 5, Изд. АН СССР, М.—Л. : 261—280.
- Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа, М.—Л. : 1—703.
- Вернер Ф. 1914. Земноводные и пресмыкающиеся. В кн.: А. Брем. Жизнь животных, т. 5. СПб : 1—762.
- Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л. : 1—545.
- Гвоздецкий Н. А. 1954. Физическая география Кавказа. Курс лекций, вып. I и II (1958). Изд. МГУ.
- Гроссгейм А. А. 1948. Растительный покров Кавказа. М. : 1—287.
- Гулисахвили В. З. 1964. Природные зоны и естественнoисторические области Кавказа. М. : 1—327.
- Даль С. К. 1944. Позвоночные животные Сарайбулагского хребта. Зоол. сб. АН АрмССР, вып. 3 : 5—46.
- Даль С. К. 1948. Позвоночные животные Памбакского хребта. Зоол. сб. АН АрмССР, вып. 5, № 5 : 65.
- Даль С. К. 1949. Очерк позвоночных животных Айодзорского хребта. Зоол. сб. АН АрмССР, вып. VI : 5—96.
- Даль С. К. 1953. Очерки позвоночных животных Баргушатского и Мегринского горных массивов. Зоол. сб. АН АрмССР, вып. VIII : 5—65.
- Даль С. К. 1954. Животный мир Армянской ССР, т. I. Ереван : 1—415.
- Даль С. К. 1959. Ландшафтно-экологический очерк позвоночных животных — мест возможной природной очаговости бруцеллеза в Ставропольском крае. Тр. н.-иссл. противочумного инст. Кавказа и Закавказья, вып. 2 : 93—144.
- Даниелян Ф. Д. 1965. Механизм репродуктивной изоляции у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann). Изв. АН АрмССР, т. XVIII, № 10 : 75—80.

- Д а н и е л я н Ф. Д. 1967. Новые данные о распространении некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann) в пределах Армении. Биологич. журн. Армении, т. XX, № 6 : 99—102.
- Д а р е в с к и й И. С. 1957. Систематика и экология скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann, распространенных в Армении. Зоол. сб. АН АрмССР, вып. X : 27—57.
- Д а р е в с к и й И. С. 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann), распространенных в Армении. ДАН СССР, т. 122, № 4 : 730—732.
- Д а р е в с к и й И. С. 1959. Зоогеографические особенности герпетофауны бассейна оз. Севан и вероятные причины их возникновения. Изв. АН АрмССР, т. XII, № 10 : 15—22.
- Д а р е в с к и й И. С. 1960а. Эмбриональные уродства при партеногенетическом размножении у скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann, ДАН СССР, т. 132, № 1 : 234—237.
- Д а р е в с к и й И. С. 1960б. О влиянии вулканической деятельности и четвертичных оледенений на распространение фауны в горах. Материалы к конференции по вопросам зоогеографии суши. Алма-Ата : 43—44.
- Д а р е в с к и й И. С. 1960в. Сезонные изменения жировых тел и гонад у некоторых ящериц долины р. Аракса в Армении. Зоол. журн., т. XXXIX, вып. 8 : 1209—1216.
- Д а р е в с к и й И. С. 1962. О происхождении и биологической роли естественного партеногенеза в полиморфной группе кавказских скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann. Зоол. журн., т. XLI, вып. 3 : 397—408.
- Д а р е в с к и й И. С. 1963. Некоторые особенности герпетофауны Кавказского перешейка в связи с вопросом о путях ее формирования. Тез. докл. III совещ. по зоогеографии суши, Ташкент : 83—84.
- (Д а р е в с к и й И. С.) D a r e v s k i i I. S. 1965а. Was ist *Lacerta saxicola valentini* Boettger ? (*Reptilia, Sauria*). Senckenbergiana biologica, Bd. 46, № 4 : 461—466.
- (Д а р е в с к и й И. С.) D a r e v s k y I. S. 1965б. Bemerkungen zu einigen von Herrn H. Steiner in der nordöstlichen Türkei gesammelten Felseidechsen (*Lacerta saxicola* Eversmann). Ann. Naturhist. Mus. Wien, Bd. 68 : 383—386.
- Д а р е в с к и й И. С. 1966а. Разрывы ареалов некоторых горных ящериц Кавказа и вероятные причины их образования в свете современных палеогеографических данных. Тез. докл. IV межвузовской зоогеогр. конфер., Одесса : 72—74.
- (Д а р е в с к и й И. С.) D a r e v s k y I. S. 1966б. Natural Parthenogenesis in a Polymorphic group of Caucasian Rock Lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann. J. Ohio Herpet. Soc., vol. 5, № 4 : 115—152.
- Д а р е в с к и й И. С. и Е. Н. К р а с и л ь н и к о в. 1965. Некоторые особенности клеток крови триплоидных гибридов скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann). ДАН СССР, т. 164, № 3 : 709—711.
- (Д а р е в с к и й И. С. и В. Н. К у л и к о в а) D a r e v s k y I. S. und V. N. K u l i k o v a. 1961. Naturalische Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann), Zool. Jb. Abt. Syst., Bd. 89 : 119—176.
- Д а р е в с к и й И. С. и В. Н. К у л и к о в а. 1962. Систематические признаки и некоторые особенности оогенеза гибридов между обоеполой и партеногенетическими формами скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann. Цитология, т. 4, № 2 : 160—170.
- Д а р е в с к и й И. С. и В. Н. К у л и к о в а. 1964. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) как следствие гибридизации между двуполоыми и партеногенетическими формами этого вида. ДАН СССР, т. 158, № 1 : 202—205.
- Д а р е в с к и й И. С. и Т. А. М у с х е л и ш в и л и. 1966. Ареалы подвидовых форм скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann) в восточной и южной Грузии. Сообщ. АН ГрузССР, т. 43, № 2 : 473—480.
- Д е р ю г и н К. М. 1899. Отчет о путешествии и зоологических исследованиях в Чорохском крае (юго-западное Закавказье) и окрестностях Трапезонда. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., т. XXX, вып. 2 : 49—116.
- Д е р ю г и н К. М. 1901. Материалы по герпетологии Юго-Западного Закавказья и окрестностей Трапезонда. Ежегодн. зоол. музея Акад. наук, т. VI : 84—111.
- Д ж а ф а р о в Р. Д. 1949. Пресмыкающиеся Азербайджанской ССР. Тр. Естественно-ист. музея АН АзССР, вып. III : 1—85.
- Д и н н и к Н. Я. 1902. Верховья Малой Лябы и Мзымты. Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. общ., т. XXII, вып. 5 : 9—10.
- Д о б р о в о л ь с к а я Г. 1964. Биометрический анализ подвидов скальных ящериц Армении. Применение математических методов в биологии, вып. III, Изд. ЛГУ : 70—74.

- Д о г е л ь В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных, Л. : 1—368.
- З о л о т а р е в Н. А. 1949. Значение пресмыкающихся и земноводных в развитии клещей в Дагестане. Тр. сектора зоологии и животноводства Дагестанск. н.-иссл. базы АН СССР, вып. 2 : 67—78.
- К е с с л е р К. Ф. 1878. Путешествие по Закавказскому краю в 1875 году с зоологической целью. Приложение к трудам. СПб. общ. естествозн., т. VIII : 1—200.
- К р а с и л ь н и к о в Е. Н. 1965. О малоизвестных паразитах крови пресмыкающихся. Герпетология, Ташкент : 72—78.
- К р а с о в с к и й Д. 1932. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Рутульского кантона Дагестанской АССР. Изв. 2-го Сев.-Кавк. пед. инст., т. IX : 185—218.
- К р а с о в с к и й Д. 1933. Материалы к познанию фауны рептилий и амфибий Кавказского государственного заповедника. Изв. 2-го Сев.-Кавк. пед. инст., т. VI : 89—95.
- К у т у б и д з е Л. Е. 1950. К изучению *Lacertilia* Горийского района. Тр. Тбилисск. гос. унив., т. XXXVIII : 135—147.
- К э й н А. 1958. Вид и его эволюция. М. : 1—243.
- Л а р и н а Н. И. 1961. О постоянстве видовых границ и эволюционном значении межвидовых отношений. Автореф. дисс. Саратов : 3—33.
- Л а р и н а Н. И. и В. П. Д е н и с о в. 1966. Взаимоотношение подвидов и проблема симпатрического видообразования. Тез. докл. IV межвузовск. зоогеогр. конфер., Одесса : 148—149.
- Л у к и н а Г. П. 1963. Систематическое положение и биология скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Evermann на северо-западной границе ареала вида в пределах Кавказа. Изв. АН АзССР, № 6 : 53—61.
- (М а й р Э.) М а у г Е. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М. : 1—502.
- М а р к о в Г. С., Г. П. Л у к и н а и др. 1964. К паразитофауне пресмыкающихся Северного Кавказа. Уч. зап. Волгоградск. гос. пед. инст., вып. 16 : 99—104.
- М а р к о в К. К. 1965. Кавказ. Четвертичный период, т. I. Изд. МГУ : 306—319.
- М а р у а ш в и л и Л. И. 1956. Целесообразность пересмотра существующих представлений о палеогеографических условиях ледникового времени на Кавказе. Тбилиси : 1—113.
- М а х а т а д з е Л. Б. 1960. Об одной «вымирающей» древесной породе в Армении. Изв. АН АрмССР, т. XIII, № 3 : 3—12.
- М о р и ц Л. 1929. Пресмыкающиеся Туркменистана и сопредельной Персии. Туркмено-ведение, № 6—7 : 30—35.
- М у с х е л и ш в и л и Т. А. 1959. К батрахо-герпетологической фауне Сванетии. Сообщ. АН ГрузССР, т. XXII, № 6 : 729—731.
- М у с х е л и ш в и л и Т. А. 1961. Материалы к изучению герпетофауны Мта-Тушети. Сообщ. АН ГрузССР, т. XXVI, № 3 : 305—307.
- М у с х е л и ш в и л и Т. А. 1964. О фауне ящериц (*Sauria, Reptilia*) окрестностей Тбилиси. Сообщ. АН ГрузССР, т. XXXV, № 1 : 199—205.
- М у с х е л и ш в и л и Т. А. 1964. Ландшафтно-зональное распределение пресмыкающихся в Восточной Грузии. Сообщ. АН ГрузССР, т. XXXVI, № 2 : 463—468.
- Н е е м ч е н к о М. и А. К. Т е м б о т о в. 1959. К герпетофауне Кабардино-Балкарии. Уч. зап. Кабардино-Балкарского гос. унив., вып. 6 : 199—210.
- Н е с т е р о в П. В. 1911а. Материалы по герпетологии юго-западного Закавказья (Чорохский край). Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. XVI : 1—18.
- Н е с т е р о в П. В. 1911б. Отчет о зоологических исследованиях в юго-западном Закавказье (1909 и 1910 гг.) и Эрзерумском вилайете (1910 г.). Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. XVI, № 3 : 0137—0184.
- Н е с т е р о в П. В. 1912. К герпетологии юго-западного Закавказья и пограничной части Малой Азии. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. XVII : 61—85.
- Н и к о л ь с к и й А. М. 1905. Пресмыкающиеся и земноводные Российской империи (*Herpetologia Rossica*). СПб : 1—517.
- Н и к о л ь с к и й А. М. 1910. *Lacerta muralis* и близкие к ней виды в России. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. XV : 490—498.
- Н и к о л ь с к и й А. М. 1913. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа. Тифлис : 1—272.
- Н и к о л ь с к и й А. М. 1915. Пресмыкающиеся. Т. I. *Chelonia* и *Sauria*. Фауна России и сопредельных стран. Пгр. : 1—532.
- О л е н о в Ю. М. 1959. О роли пространственной изоляции в видообразовании. Усп. совр. биологии, т. 48, вып. 3/6 : 329—342.
- П а г и р е в Л. Д. 1913. Алфавитный указатель к пятиверстной карте Кавказского края. Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. общ., кн. XXX.
- П е р е л е ш и н С. Д. 1928. Опыт биометрического анализа понятия «подвид» (*subspecies*). К вопросу о взаимоотношении *Lacerta agilis* Wolf. и *L. a. exigua* Eichw. Русск. зоол. журн., т. VIII, вып. 1 : 37—70.

- Петров В. В. 1964. О самостоятельности двух закавказских подвидов скальной ящерицы. *Вопр. герпетологии*, Изд. ЛГУ : 52—53.
- Пидопличко И. Г. 1951. О ледниковом периоде. Изд. АН УССР, Киев : 1—264.
- Положихина В. Ф. 1965. Морфологические особенности арвинской ящерицы. *Реф. науч. сообщ.* Изд. МГУ : 95—96.
- Ростомбеков В. Н. 1930. Материалы по герпетофауне окрестностей г. Тифлиса. *Закавказский краеведч. сб.*, т. 1 : 1—13.
- Ростомбеков В. Н. 1939. К герпетофауне Абхазии. *Изв. Груз. фил. АН ГрузССР*, I : 117—217.
- Рюмин А. В. 1939. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм. *Сб. научн. студ. работ МГУ, биол.*, вып. 6 : 55—83.
- Сатунин К. А. 1910. Некоторые соображения о происхождении фауны Кавказского края. *Изв. Кавк. отд. Русск. геогр. общ.*, т. XX, вып. 2 : 1—12.
- Сатунин К. А. 1916. Обзор фаунистических исследований Кавказского края за пятилетие 1910—1914 гг. *Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. общ.*, т. XXIX, вып. 3 : 1—81.
- Сергеев А. М. 1937. Материалы к вопросу о постэмбриональном росте рептилий. *Зоол. журн.*, т. XVI, вып. 4 : 723—735.
- Сергеев А. М. 1939. Материалы к познанию динамики популяций рептилий. *Вопр. экологии и биоценол.*, вып. 4 : 276—280.
- Сикмашвили Н. М. 1967. Материалы к изучению герпетофауны Мегрелии (Гегечкорский район). *Сообщ. АН ГрузССР*, т. XLVII, № 2 : 435—438.
- Соболевский Н. И. 1929. Герпетофауна Талыша и Ленкоранской низменности (опыт зоогеографической монографии). *Мемуары Зоол. отд. Общ. любит. естествозн., антропол. и этногр.*, вып. 5 : 1—141.
- Соколов И. И. 1965. О некоторых принципах и методах систематики. *Тр. Зоол. инст. АН СССР*, т. XXXV : 16—42.
- Стугрен Б. и Н. Попович. 1961. Анализ изменчивости внешних признаков жерлянок Румынии. *Зоол. журн.*, т. XL, вып. 4 : 568—575.
- Сухов Г. Ф. 1948. Обзор ящериц подрода *Lacerta (Sauria)*, встречающихся в СССР. *Тр. Зоол. инст. АН СССР*, т. VII : 102—117.
- Тахтаджян А. Л. 1941. Ботанико-географический очерк Армении. *Тр. Бот. инст. Арм. фил. АН СССР*, т. 2 : 1—120.
- Тахтаджян А. Л. 1946. К истории развития растительности Армении. *Тр. Бот. инст. АН АрмССР*, т. IV : 51—107.
- Терентьев П. В. 1926. Список пресмыкающихся, собранных Л. Б. Беме и Д. Тарноградским в Терской области. *Уч. зап. Сев.-Кавк. инст. краеведения*, т. I : 307—309.
- Терентьев П. В. 1947. О применении правила Бергмана к животным с постоянной температурой тела. *Вестн. ЛГУ*, № 12 : 41—46.
- Терентьев П. В. 1951. Влияние климатической температуры на размеры змей и амфибий. *Бюлл. Московск. общ. испыт. природы*, т. 56 : 14—23.
- Терентьев П. В. 1957. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости. *Вестн. ЛГУ*, № 21 : 75—81.
- Терентьев П. В. 1961. Герпетология. Учение о земноводных и пресмыкающихся. М. : 1—336.
- Терентьев П. В. 1966. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости. *Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция*. Свердловск : 3—20.
- Терентьев П. В. и С. А. Чернов. 1940. Определитель пресмыкающихся и земноводных СССР, Изд. 2, Л. : 1—183.
- Терентьев П. В. и С. А. Чернов. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. Изд. 3, М. : 1—340.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. 1965. К теории вида. Радиационная цитогенетика и эволюция. Свердловск : 11—25.
- Топоркова Л. Я. 1964. Изучение закономерностей географической изменчивости остромордых лягушек. *Вопр. герпетологии*, Изд. ЛГУ : 69—70.
- Топоркова Л. Я. 1966а. Географическая изменчивость аллометрического роста у двух видов рода *Rana*. *Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция*. Свердловск : 361—366.
- Топоркова Л. Я. 1966б. Географическое распространение и внутривидовая изменчивость остромордых лягушек на Урале. *Тез. докл. IV межвузовской зоогеогр. конф.*, Одесса : 285—286.
- Хайн В. Е. и А. Н. Шарданов. 1952. Геологическая история и строение Куринской впадины. Баку : 1—263.
- Хонякина З. П. 1964. Ящерицы Дагестана. Автореф. дисс. Махачкала : 1—20.
- Царевский С. Ф. 1914. Каталог коллекций при Зоологическом кабинете Петроградского университета. *Пресмыкающиеся (Reptilia)*. *Тр. Петрогр. общ. естествоисп.*, т. 43, вып. 4 : 1—108.

- Чернов С. А. 1926. К познанию герпетофауны Армении и Нахичеванского края. Уч. зап. Сев.-Кавк. инст. краевед., т. I : 63—71.
- Чернов С. А. 1929. Материалы к познанию фауны *Amphibia et Reptilia* горной Ингушии. Изв. Ингушск. н.-иссл. инст. краевед., вып. 2 : 93—110.
- Чернов С. А. 1934. Пресмыкающиеся Туркмении. Тр. СОПС, сер. туркменск., вып. 6 : 255—289.
- Чернов С. А. 1937. Определитель змей, ящериц и черепах Армении. М.—Л. : 1—54.
- Чернов С. А. 1939. Герпетологическая фауна Армянской ССР и Нахичеванской АССР. Зоол. сб. Арм. фил. АН СССР, т. I : 79—194.
- Шарпило В. П. 1962. До вивчення гельмінтофауни плазунів Закавказзя. Зб. праць Зоол. муз. Инст. зоол. АН УРСР, № 31 : 63—68.
- Шварц С. С. 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Инст. биологии Уральск. фил. АН СССР, вып. 11 : 3—131.
- Шварц С. С. 1966а. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса. Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных. Свердловск : 21—32.
- Шварц С. С. 1966б. Географические факторы формо- и видообразования. Тез. докл. IV межвузовской зоогеогр. конфер., Одесса : 311—312.
- Шелковников А. Б. 1910. Заметки о гадах Арешского уезда Елисаветпольской губ. Изв. Кавк. музея, т. V : 217—242.
- Шугуров А. М. 1914. Заметки о гадах Кавказа. Зап. Новороссийск. общ. естествоиспыт., т. 39 : 177—190.
- Щербак Н. Н. 1962а. О систематике скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann Крыма и Северного Кавказа. Зоол. журн., т. XII, вып. 9 : 1374—1385.
- Щербак Н. Н. 1962б. Экология скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann) в Крыму, Зб. праць Зоол. муз. Акад. наук УРСР, № 31 : 92—96.
- Щербак Н. Н. 1965. Похождения герпетофауны Крыму. Наземні хребетні України. Київ : 107—121.
- Щербак Н. Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Киев : 1—239.
- (Эверсманн Э.) Eversmann E. 1834. Lacertae Imperii Rossici. Nouv. mem. Soc. Nat. Moscovi, III : 339—369.
- (Эйхвальд Э.) Eichwald E. 1831. Zoologia specialis. III. Vilnae : 1—404.
- (Эйхвальд Э.) Eichwald E. 1841. Fauna Caspio-Caucasia. Petropoli : 1—233.
- Яблоков-Хизорян С. М. 1961. Опыт восстановления генезиса фауны жесткокрылых Армении. Изд. АН АрмССР, Ереван : 1—264.
- Bedriaga J. 1886. Beiträge zur Kenntniss der Lacertiden-Familie (*Lacerta*, *Algiroides*, *Tropidosaura*, *Zerzunia* und *Bettaia*). Abh. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. 14 : 17—444.
- Bird C. 1936. The distribution of reptiles and amphibians in Asiatic Turkey. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 10, vol. 18 : 257—281.
- Blair A. P. 1941. Variation, isolating mechanisms and hybridisation in certain toads. Genetics, vol. 26, N 4 : 398—417.
- Blanford W. T. 1876. Eastern Persia, an account of the journeys of the Persian boundary commission, 1870—1872, vol. II. Zoology and Geology, London : 516.
- Bodenheimer F. S. 1944. Introduction into the Knowledge of the Amphibia and Reptilia of Turkey. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, ser. B, t. IX : 1—93.
- Boettger O. 1886. Die Reptilien und Amphibien des Talysh-Gebietes. In: Radde. Die Fauna und Flora des Südwestlichen Caspi-Gebiete. Leipzig : 31—82.
- Boettger O. 1888. Die Reptilien und Batrachier Transcaspiens. Zool. Jahrb., Syst., Bd. III : 871—972.
- Boettger O. 1892. Wissensch. Ergebn. der Reise Dr. Valentins im Sommer 1890. I. Kriechtiere der Kaukasusländer. Bericht über die Senckenberg naturforsch. Ges. : 131—150.
- Boettger O. 1893. Katalog der Reptilien-Sammlung im Museum der Senckenberg. naturforsch. Ges. I, Frankfurt-a-M. : 1—140.
- Boettger O. 1899. *Reptilia et Batrachia*. In: Radde, Museum Caucasicum, I, Tiflis : 571—594.
- Boulenger A. G. 1887. Catalogue of the lizards in the British Museum. III. London : 1—566.
- Boulenger A. G. 1904. On the *Lacerta depressa* of Camerano. Proc. Zool. Soc. London, VII : 332—339.
- Boulenger A. G. 1907. Remarks on Prof. L. von Mehely's paper «Zur Lösung der *Muralis*-Frage». Ann. Mag. nat. Hist., ser. 7, vol. 20 : 39—46.
- Boulenger A. G. 1910. Remarks on Prof. L. von Mehely's recent contribution to the knowledge of the lizards allied to *Lacerta muralis*. Ann. Mag. nat. hist., ser. 8, vol. 5 : 247—256.
- Boulenger A. G. 1913. Second contribution to our knowledge of the varieties of the Wall-Lizard (*Lacerta muralis*). Transact. Zool. Soc. London, vol. 20 : 135—230.

- Boulenger A. G. 1920. Monograph of the *Lacertidae*, vol. 1, London : 1—352.
- Camerano L. 1877. Considerazioni sul genere *Lacerta* Linné a descrizione di due nuove specie. Atti Academ. Torino, vol. 13 : 79—96.
- Camerano L. 1878. Descrizione di una nuova specie del Genere *Podarcis* Wagl. Atti Academ. Torino, vol. 13 : 538—541.
- Clark R. J., E. Clark and S. C. Anderson. 1966. Report on two small collections of Reptiles from Iran. Occas. pap. Calif. Acad. Sci., 55 : 1—9.
- Cooper J. S. 1965a. Notes on fertilisation, the incubation period and hybridisation in *Lacerta*. Brit. J. Herpetol., vol. 3, N 9 : 218—220.
- Cooper J. S. 1965b. Territorial behavior in the wall lizard *Lacerta muralis*. Brit. J. Herpetol., vol. 3, N 9 : 224—229.
- De Filippi F. 1863. Nuova a poco note specie di animali vertebrati, etc. Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia, Genova, II : 377—394.
- Dehaut E. G. et F. J. Landon. 1950. Sur le centre d'apparition d'une espèce reptilienne, *Lacerta muralis* (Laurenti). Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris (2), t. 22, N 2 : 212—213.
- Eisenraut D. R. 1949. Die Eidechsen der Spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. Mitt. Zool. Mus. Berlin, Bd. 26 : 3—225.
- Forcart L. 1950. Amphibien und Reptilien von Iran. Verhandl. Naturforsch. Ges. in Basel, Bd. 61 : 144—156.
- Hutchinson V. H. and I. L. Larimer. 1960. Reflectivity of the integument of some lizards from different habitats. Ecology, Bd. 41, N 1 : 199—209.
- Huxley J. S. 1939. Clines: an auxiliary method in taxonomy, Bijdr. Dierk., Bd. 27 : 491—520.
- Klemmer K. 1957. Untersuchungen zur Osteologie und Taxonomie der europäischen Mauereidechsen. Abh. Senck. Naturf. Ges. (496) : 1—56.
- Kramer G. 1937. Beobachtungen über Paarungsbiologie und Soziales Verhalten von Mauereidechsen. Z. Morphol. u. Ökol. Tiere, Bd. 32 : 752—783.
- Kramer G. 1941. Über das «Concolor» Merkmal (Fehlen der Zeichnung) bei Eidechsen und seine Vererbung. Biol. Zbl., Bd. 64 : 1—15.
- Kramer G. 1946. Veränderungen von Nachkommenziffer und Nachkommengröße sowie der Altersverteilung von Inseleidechsen. Z. Naturforsch., Bd. I, No. 11/12 : 700—710.
- Kramer G. und Mertens R. 1938. Rassenbildung bei westistrianischen Insel-eidechsen und Arealgröße. Arch. Naturgesch., N. F., Bd. 7 : 189—234.
- Lantz L. A. 1916. Quelques observations sur le mimetisme chez les reptiles caucasiens. Bull. Mus. Caucase, Tiflis, t. IX : 225—230.
- Lantz L. A. 1926. Essais d'hybridations entre différentes formes de lézards du sous-genre *Podarcis*. Rev. hist. nat. appl., pt. I, t. 7 : 205—212.
- Lantz L. A. und O. Cyrén. 1913. Eine neue Varietät der Felseneidechse *Lacerta saxicola* Eversmann, *parvula* nov. var. Bull. Mus. Caucase, t. 7 : 163—168.
- Lantz L. et O. Cyrén. 1936. Contribution à la connaissance de *Lacerta saxicola* Eversmann. Bull. Soc. Zool. France. t. LXI : 159—181.
- Lantz L. et O. Cyrén. 1947. Les lézards sylvicoles de la Caucase. Bull. Soc. Zool. France, t. LXXII : 169—191.
- Lowe C. H. and Wright J. W. 1964. Species of the *Cnemidophorus* *exsanguis* subgroup of whiptail lizards. J. Arizona Acad. Sci., vol. 3, N 2 : 77—80.
- Lowe C. H. and Wright J. W. 1966a. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (whiptail lizards) in Western North America. J. Arizona Acad. Sci., vol. 4, N 2 : 81—87.
- Lowe C. H. and Wright J. W. 1966b. Chromosomes and karyotypes of cnemidophorine teiid lizards. Mammalian chromosomes, Newsletter, No 22 : 199—200.
- Maslin T. P. 1962. All-female species of the lizard genus *Cnemidophorus*, *Teiidae*. Science, vol. 135, No 3499 : 212—213.
- Matthey R. 1949. Les chromosomes des vertebres. Lausanne : 1—356.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge : 1—797.
- Méhely L. 1907a. Zur Lösung der «*Muralis*-Frage». Ann. hist.-nat. Mus. nation. Hung., Bd. 5 : 84—88.
- Méhely L. 1907b. Archaeo- und Neolacerten (Erwiderung an die Herren G. A. Boulenger, F. R. S. und Dr. F. Werner). Ann. hist. nat. Mus. nation. Hung., Bd. 5 : 469—493.
- Méhely L. 1909. Materialien zu einer Systematik und Phylogenie der *Muralis*-ähnlichen Lacerten. Ann. hist.-nat. Mus. nation. Hung., Bd. 7 : 409—621.
- Méhely L. 1910. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Archaeo- und Neolacerten (Als Erwiderung an Herrn G. A. Boulenger). Ann. hist.-nat. Mus. nation. Hung., Bd. 8 : 217—230.
- Mertens R. 1921. Zur Kenntnis der Reptilienfauna von Malta. Zool. Anz., Bd. 53 : 240—263.

- Mertens R. 1922. Verzeichnis der Typen in der herpetologischen Sammlung des Senckenbergischen Museums. Senckenbergiana, Bd. IV : 162—183.
- Mertens R. 1950, 1956, 1964. Über Reptilienbastarde, Senckenbergiana Biologica, I, Bd. 31 : 127—144; II, Bd. 37 : 338—394; III, Bd. 45 : 33—49.
- Mertens R. 1952. Amphibien und Reptilien aus der Türkei. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, ser. B, t. XVII : 41—75.
- Mertens R. 1965. Das Rätsel der Eidechsen von Santo-Stefano. Zool. Jb. Syst., Bd. 92 : 91—102.
- Mertens R. und H. Wermuth. 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). Frankfurt-a-M. : 1—264.
- Pennock L. A. 1965. Triploidy in parthenogenetic species of the Teiid lizard, genus *Cnemidophorus*. Science, vol. 149, N 3683 : 539—540.
- Peters G. 1962. Die Zwerggeidechse (*Lacerta parva* Boulenger) und ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Lacertiden, insbesondere zur Libanon-Eidechse (*L. fraasii* Lehrs.). Zool. Jb. Syst., Bd. 89 : 407—478.
- Radde G. 1890. Karabagh. Bericht über die im Sommer 1890 im russischen Karabagh von Dr. Gustav Radde und Dr. Jean Valentin ausgeführte Reise. Petermann's Mitt., Ergänzungsband, Bd. 21, Ht. 100, Gotha.
- Radovanovič M. 1959. Zum Problem der Speziation bei Inseleidechsen. Zool. Jb. Syst., Bd. 86 : 395—436.
- Sanders O. 1961. Indication for the hybrid origin of *Bufo terrestris* Bonnat. Herpetologica, vol. 17, № 3 : 145—156.
- Sawada S. 1963. Studies on the Local Races of the Japanese Newt, *Triturus pyrrhogaster* Boie, I. Morphological Characters. J. Sci. Hiroshima Univ. (Zool.), vol. 21, ser. B, div. 1 : 136—166.
- Simpson G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. N. Y. : 1—247.
- Smith M. A. 1935. The fauna of British India, Ceylon and Burma. vol. II, Sauria, London : 1—440.
- Steward J. W. 1965. Territorial behaviour in the wall lizard, *Lacerta muralis*. Brit. J. Herpetol., vol. 3, № 9 : 224—229.
- Stugren B. 1962. Consideratii asupra variabilității amfibienilor și reptilelor. Studii și cercetari de biologie (Cluj), t. 13, № 1 : 167—173.
- Stugren B. si N. Popovici. 1962. Analiza unor caractere calitative la șopirla de cimp (*Lacerta agilis* L.) din Transilvania. Studii si Cercetari de biologie (Cluj), t. 13, № 2 : 309—314.
- Stugren B. si S. Vancea. 1961. Über die Variabilität der Bergeidenchsen (*Lacerta vivipara* Jacquin) in Rumänien. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. zu Berlin (N. F.), Bd. 1, № 1—3 : 124—134.
- Taylor H. L. 1965. Morphological variation in selected population of the teiid lizards *Cnemidophorus velox* and *Cnemidophorus inornatus*. Univ. Colorado Stud., ser. Biol., № 21 : 1—27.
- Thornton W. A. 1955. Interspecific hybridisation in *Bufo woodhousei* and *Bufo vallicers*. Evolution, vol. 9 : 455—468.
- Wermuth H. 1955. Biometrische Studien on *Lacerta vivipara* Jacquin. Abh. Ber. Mus. Natur. Magdeburg, № 6 : 221—235.
- Werner F. 1902. Die Reptilien- und Amphibienfauna von Kleinasien. SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat., Kl., 111, 1 : 1057—1121.
- Wettstein O. 1951. Ergebnisse der Osterreichischen Iran-Expedition 1949/1950. Amphibien und Reptilien. Versuch einer tiergeographischen Gliedening Irans auf Grund der Reptilienverbreitung. SB. Österr. Akad. Wiss. math.-naturw., Abt. 1, Bd. 160 : 427—448.
- Wettstein O. 1953. Herpetologia aegaea. SB. Osterr. Akad. Wiss. math.-naturw., Bd. 162 : 651—833.
- Wright J. W. 1966. Variation in two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus inornatus* and *C. velox*) in New Mexico. The Southwestern Naturalist, v. II, № 1 : 54—71.
- Zweifel R. G. 1962. Analysis of Hybridisation between two Subspecies of the desert Whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris*. Copeia, № 4 : 749—766.
- Zweifel R. G. 1965. Variation in and distribution of the unisexual lizard, *Cnemidophorus tessellatus*. Amer. Museum Novit., № 2235 : 1—49.

**АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ
ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ¹**

- Agama caucasica* 163, 182
agilis, *Lacerta* 147, 194
alpina, *Lacerta caucasica* 26, 27, 36, 42, 45, 113*, 118, 119*—121, 143*, 146, 151*, 154*, 156, 159*—162, 164, 167, 174, 177, 195*, 196*, 199*
Archaeolacerta, 3, 8, 10, 11, 14, 18, 19, 23*, 25*, 26, 31, 149, 150, 154, 160, 166, 183, 185, 186, 190—195, 197
armeniaca, *Lacerta* 14, 15*, 18, 26, 27, 32, 71, 107, 118, 122, 123*—126, 129, 135, 142*, 143*—146, 148, 154*, 156, 158*—164, 167, 168*, 170, 172, 175*—177, 179*—182, 186—188, 195*—197, 199*, 201
— *Lacerta saxicola* 8—10, 51, 94, 98, 122, 139

bedriagae, *Lacerta* 8, 193
bithynica, *Lacerta saxicola* 8, 9, 48, 49, 50*, 51, 174, 199
boettgeri, *Lacerta* 8
Bombina bombina 147
— *variegata* 147
brauneri, *Lacerta saxicola* 8, 9, 13*, 26, 27, 35, 42*, 43, 44*—46, 48, 55, 104, 117, 118, 143*—147, 152*, 156, 159*, 160, 163, 164, 174, 177, 188, 194, 195*, 197—200.
Bufo terrestris 190

Capra caucasica 154
— *cylindricornis* 154
caucasica, *Lacerta* 8, 9, 13, 32, 33, 36, 104, 111, 113, 118, 122, 141, 144, 145, 147, 150, 154, 156, 159, 161, 162, 167, 169, 172, 176, 179, 182—184, 188, 189, 193, 196.
— *Lacerta caucasica* 14*, 26, 27, 28*, 36, 42, 48, 57, 111*, 113*, 114, 117, 143*, 145, 146, 154*, 158*—162, 164, 174, 177, 195*, 199*
— *Lacerta muralis* 111
— *Lacerta saxicola* 55, 59, 68, 111, 118
chalybdea, *Lacerta* 7, 9
— *Lacerta muralis* 7, 48, 51, 122
— *Lacerta saxicola* 8, 49, 78, 83, 122

— *Zootoca* 83
chlorogaster, *Lacerta* 8, 11, 31, 63, 163, 174, 192, 197
Clethrionomys 154
Cnemidophorus 18
— *inornatus* 148, 188
— *neomexicanus* 188
— *perplexus* 188
— *tesselatus* 148
— *velox* 148
Coluber najadum 182
composita, *Lacerta* 109
Coronella autriaca 182

daghestanica, *Lacerta saxicola* 26, 27, 33, 55, 56*, 58, 59*, 104, 113*, 117, 118, 143*, 150, 152, 160—164, 166, 167, 173, 174, 177, 179, 189, 194—196, 198, 199*
dahli, *Lacerta* 14, 15*, 18, 26, 27, 33, 80, 85*, 125, 126, 128*—130, 132, 143*, 148, 149, 154, 156, 160, 162, 164, 165, 167, 168, 177, 179, 182, 193, 195*, 197, 199*, 201.
— *Lacerta saxicola* 10, 126
darevskii, *Lacerta saxicola* 10, 13*, 26—28*, 34, 42*, 45, 48, 51, 52*, 53, 55*, 68, 91, 143*—145, 152*, 156, 159*—161, 163, 164, 166, 168, 173, 174, 177, 181, 184, 188, 194, 195*, 197, 199*, 200.
defilippii, *Lacerta muralis* 7, 60, 83
— *Lacerta saxicola* 8, 9, 60*—63, 65, 68, 71, 83, 86, 126, 197, 199
— *Podarcis* 7, 60
depressa, *Lacerta* 7, 8, 65
— *Lacerta muralis* 78, 99
— *Podarcis* 104
derjugini, *Lacerta* 8, 9, 11, 14, 26, 27, 31, 136, 139, 140, 163, 183, 184, 187*, 189, 190, 192

erhardii, *Lacerta* 191
Eremias velox 59

fusca, *Lacerta muralis* 38, 60, 111, 122
gracilis, *Lacerta* 59
— *Lacerta saxicola* 8, 9, 55, 59, 78, 118
grammica, *Lacerta* 66

¹ Курсивом выделены синонимы; жирными цифрами указаны страницы с описаниями; звездочкой отмечены страницы с рисунками.

horvathi, Lacerta 8, 149, 193

Lacerta 3. 8, 19, 22, 29, 163, 173, 186, 191

- *agilis* 194
- *agilis agilis* 147
- *agilis exigua* 147
- *armeniaca* 14, 15*, 18, 26, 27, 32, 71, 107, 109, 118, 122, 123*—126, 129, 135, 142*, 143*—146, 148, 154*, 156, 158*—164, 167, 168*, 170, 172, 175*—177, 179*, 180*—182, 186—188, 195*—197, 199*, 201
- *bedriagae* 8, 193
- *boettgeri* 8
- *caucasica* 8, 9, 13, 32, 33, 36, 104, 111, 113, 118, 122, 141, 144, 145, 147, 150, 154, 156, 159, 161, 162, 167, 169, 172, 176, 179, 182—184, 188, 189, 193, 196.
- *caucasica alpina* 26, 27, 36, 42, 45, 113*, 118, 119*—121, 143*, 146, 151*, 154*, 159*—162, 164, 167, 174, 177, 195*, 196*, 199*
- *caucasica caucasica* 14*, 26, 27, 28*, 36, 42, 48, 57, 111*, 113*, 114, 117, 143*, 145, 146, 154*. 158*—162, 164, 174, 177, 195*, 199*
- *caucasica tenuis* 8, 84, 86
- *chalybdea* 7, 9
- *chlorogaster* 8, 11, 31, 63, 163, 174, 192, 197
- *composita* 109
- *dahli* 14, 15*, 18, 26, 27, 33, 80, 85*, 125, 126, 128*—130, 132, 143*, 148, 149, 154, 156, 160, 162, 164, 165, 167, 168, 177, 179, 182, 193, 195*, 197, 199*, 201
- *depressa* 7, 8, 65
- *depressa modesta* 7
- *depressa rudis* 7, 48, 99, 103
- *derjugini* 8, 9, 11, 14, 26, 27, 31, 136, 139, 140, 163, 183, 184, 187*, 189, 190, 192
- *erhardii* 191
- *fiumana mehelyi* 65
- *gracilis* 59
- *grammica* 66
- *horvathi* 8, 149, 193
- *melisellensis* 172
- *mixta* 8, 14, 21*, 26, 27, 28*, 32, 77, 104, 109, 118, 124*, 125, 136—140, 143*—146, 156, 159—162, 164, 167, 183, 184, 189—195*, 199*
- *monticola* 193
- *mosorensis* 8
- *muralis* 3, 7, 8, 9, 14, 60, 91, 136, 166, 175, 191, 193, 194*
- *muralis caucasica* 111
- *muralis chalybdea* 7, 48, 51, 122
- *muralis defilippii* 7, 60, 83
- *muralis depressa* 78, 99
- *muralis fusca* 38, 60, 111, 122
- *muralis portschinskii* 7, 78
- *muralis raddei* 3, 83, 86
- *muralis rudis* 7, 99
- *muralis saxicola* 38
- *muralis typica* 3, 7, 38, 66
- *muralis valentini* 7, 93, 98
- *oxycephala* 8, 193
- *parva* 24

- *pityusensis* 191
- *portschinskii* 7, 78, 83
- *praticola* 9, 26, 27, 174, 183, 184
- *rostombekovi* 14. 15*, 18, 21*, 26, 27, 32, 80*, 125, 129, 130, 131*—133, 135, 148, 149, 154, 156, 158*, 160—162, 164, 167, 179, 195, 199, 201
- *rudis* 7, 13, 31, 36, 77, 103, 144, 146, 150, 156, 159, 173, 176, 179, 188, 198, 200, 201
- *rudis macromaculata* 26, 27, 37, 71, 101*, 104—107, 125, 143*, 145, 153*, 159*—162, 164, 165, 174, 176. 177, 187*, 189, 195*, 198, 199*
- *rudis obscura* 14, 26, 27, 28*, 37, 77, 80, 101*, 107, 108*—110, 125, 139, 143*, 145, 153*, 159*, 160, 162, 164, 174, 177, 187*, 188, 194, 195*, 198, 199*
- *rudis rudis* 14*, 26, 27, 36, 45, 57, 77, 99, 100*—104*, 113, 118, 142*, 143*, 145, 146, 149, 153*, 158*—165, 174, 177, 179, 184, 189, 195*—199*
- *saxicola* 3, 7, 8—10. 12—16, 25, 33, 34, 38, 83, 111, 139, 163—165, 179, 189, 192, 193, 196, 198, 199*, 200
- *saxicola armeniaca* 8—10. 51, 94, 98, 122, 139
- *saxicola bithynica* 8, 9, 48, 49, 50*, 51, 174, 199
- *saxicola brauneri* 8, 9, 13*, 26, 27, 35, 42*, 43, 44*—46, 48, 55, 104, 117, 118, 143*—147, 152*, 156, 159*, 160, 163, 164, 174, 177, 188, 194, 195*, 197—200
- *saxicola caucasica* 55, 59, 68, 111, 118
- *saxicola chalybdea* 8, 49, 78, 83, 122
- *saxicola daghestanica* 26, 27, 33, 55, 56*, 58, 59*, 104, 113*, 117, 118, 143*, 150, 152*, 160—164, 166, 167, 173, 174, 177, 179, 189, 194—196, 198—199*
- *saxicola dahli* 10, 126
- *saxicola darevskii* 10, 13*, 26—28*, 34, 42*, 45, 48, 51, 52*, 53, 55*, 68, 91, 143*—145, 152*, 156, 159*—161, 163, 164, 166, 168, 173, 174, 177, 181, 184, 188, 194, 195*, 197, 199*, 200
- *saxicola defilippii* 8, 9, 60*—63, 65, 68, 71, 83, 86, 126, 197, 199
- *saxicola gracilis* 8, 9, 55, 59, 78, 118
- *saxicola lantzicyreni* 50*, 63*—65, 77, 99, 103, 174, 189, 198, 199
- *saxicola lindholmi* 10, 26, 27, 34, 66, 67*, 68*, 91, 152*, 161, 164, 165, 168, 171, 177, 181. 182, 195, 197, 199
- *saxicola mixta* 8, 136, 140
- *saxicola mehelyi* 9, 51, 63, 65, 93
- *saxicola nairensis* 14, 15, 18, 21*, 26, 27, 36, 68, 69*—72, 75, 125, 133, 135, 142*, 143*—146, 151*—153*, 158*, 159*, 160, 162, 164—167, 170, 171, 173—179, 182, 184, 186, 188, 195*, 197, 198, 199*
- *saxicola obscura* 9, 107
- *saxicola parvula* 9, 14, 26, 27, 28*, 35, 73, 74*—77*, 104, 109, 143*, 145, 147. 152, 153*, 159, 160, 162, 164, 173, 174, 177, 179, 187*—189, 194, 195*, 199*, 200

- *saxicola portschinskii* 8, 14, 21*, 26, 27, 35, 78, 79*, 80*, 80–83*, 125, 129, 132, 133, 142*, 143*, 145, 146, 150–153, 158*, 160–162, 164, 167, 173, 174, 177, 186, 188, 194, 195*, 196, 199*, 201
- *saxicola raddei* 14, 26, 27, 36, 65, 71, 80, 83, 84*–87, 130, 142*, 143*, 145, 146, 151*, 152, 153*, 158*, 160, 162, 164, 171, 173, 174, 177, 195*, 197–199*
- *saxicola rostombekovi* 10, 130
- *saxicola rudis* 99, 104, 109
- *saxicola saxicola* 9, 10, 13*, 26, 27, 35, 38, 39*, 40, 42*, 43*, 55, 66, 68, 73, 117, 122, 143*, 145, 147, 149, 152*, 159*, 160–165, 172, 174, 177, 181, 195*, 197, 199*
- *saxicola szczerbaki* 10, 26, 27, 34, 42*, 89, 90, 91*, 143*, 152*, 160–164, 168, 171–174, 176, 177, 194–199*, 200
- *saxicola tenuis* 86
- *saxicola terentjevi* 10, 94, 99
- *saxicola tristis* 9, 50*, 92*, 93, 174, 198, 199
- *saxicola typica* 38, 42, 48, 51, 55, 73, 75, 78
- *saxicola valentini* 10, 14, 26, 27, 35, 71, 75*, 93, 94*–99, 107, 125, 135, 141, 142*, 143*–146, 148, 151*–153, 158*–164, 166, 167, 172–174, 176*–184, 187*, 188, 195*, 199*
- *sicula* 165, 191
- *strigata* 163
- *taurica* 163
- *unisexualis* 15*, 26, 27, 33, 70*, 132, 133, 134*–136*, 143*, 146, 148, 149, 154, 156, 158*–161, 164, 170, 171, 174, 177, 187*, 188, 193, 195*, 197, 199*
- *vivipara* 194
- Lacertidae 14, 149, 174
- lantziyreni*, *Lacerta saxicola* 50*, 63*–65, 77, 99, 103, 174, 189, 198, 199*
- lindholmi*, *Lacerta saxicola* 10, 26, 27, 34, 66, 67*, 68*, 91, 152*, 161, 164, 165, 168, 171, 177, 181, 182, 195, 197, 199*
- Mabuja aurata* 163
- macromaculata*, *Lacerta rudis* 26, 27, 37, 71, 101*, 104–107, 125, 143*, 145, 153, 159*–162, 164, 165, 174, 176, 177, 187*, 189, 195*, 198, 199*
- mehelyi*, *Lacerta saxicola* 9, 51, 63, 65, 93
- *Lacerta fiumana* 65
- melisellensis*, *Lacerta* 172
- Microtus nivalis* 200
- mixta*, *Lacerta* 8, 14, 21*, 26, 27, 28*, 32, 77, 104, 109, 118, 124*, 125, 136–140, 143*–146, 156, 159–162, 164, 167, 183, 184, 189–195*, 199*
- *Lacerta saxicola* 8, 136, 140
- modesta*, *Lacerta depressa* 7
- *Lacerta muralis depressa* 99
- monticola*, *Lacerta* 193
- mosorensis*, *Lacerta* 8
- muralis*, *Lacerta* 3, 7, 8, 9, 14, 60, 91, 136, 166, 175, 191, 193, 194*
- nairensis*, *Lacerta saxicola* 14, 15, 18, 21*, 26, 27, 36, 68, 69*–72, 75, 125, 133, 135, 142*, 143*–146, 151*–153, 158*, 159*, 160, 162, 164–167, 170, 171, 173–179, 182, 184, 186, 188, 195*, 197, 198, 199*
- Neolacerta* 8
- obscura*, *Lacerta saxicola* 9, 107
- *Lacerta rudis* 14, 26, 27, 28*, 37, 77, 80, 101*, 107, 108*–110, 125, 139, 143*, 145, 153*, 159*, 160, 162, 164, 174, 177, 187*, 188, 194, 195*, 198, 199*
- oxycephala*, *Lacerta* 8, 193
- parva*, *Lacerta* 24
- parvula*, *Lacerta saxicola* 9, 14, 26, 27, 28*, 35, 73, 74*–77*, 104, 109, 143*–145, 147, 152*, 153, 159, 160, 162, 164, 173, 174, 177, 179, 187*–189, 194, 195*, 199*, 200
- persica*, *Lacerta muralis fusca* 60, 62
- Phrynocephalus* 3
- pityusensis*, *Lacerta* 191
- Podarcis* 25, 99, 166, 175, 191, 192, 194, 197
- *defilippii* 7, 60
- *depressa* 104
- portschinskii*, *Lacerta* 7, 78, 83
- *Lacerta muralis* 7, 78
- *Lacerta saxicola* 8, 14, 21*, 26, 27, 35, 78, 79*, 80*–83*, 125, 129, 132, 133, 142*, 143*, 145, 146, 150–153, 158*, 160–162, 164, 167, 173, 174, 177, 186, 188, 194, 195*, 196, 199*, 201
- praticola*, *Lacerta* 9, 26, 27, 174, 183, 184
- Prometheomys schaposchnikovi* 197
- raddei*, *Lacerta muralis* 3, 83, 86
- *Lacerta saxicola* 14, 26, 27, 36, 65, 71, 80, 83, 84*–87, 130, 142*, 143*, 145, 146, 151*, 152, 153*, 158*, 160, 162, 164, 171, 173, 174, 177, 195*, 197–199*
- rostombekovi*, *Lacerta* 14, 15*, 18, 21*, 26, 27, 32, 80*, 125, 129, 130, 131*–133, 135, 148, 149, 154, 156, 158*, 160–162, 164, 167, 179, 195, 199, 201
- *Lacerta saxicola* 10, 130
- rudis*, *Lacerta* 7, 13, 31, 36, 77, 103, 144, 146, 150, 156, 159, 173, 176, 179, 188, 198, 200, 201
- *Lacerta depressa* 7, 48, 99, 103
- *Lacerta muralis* 7, 99
- *Lacerta rudis* 14*, 26, 27, 36, 45, 57, 77, 99, 100*–104*, 113, 118, 142*, 143*, 145, 146, 149, 153*, 158*–165, 174, 177, 179, 184, 189, 195*–199*
- *Lacerta saxicola* 99, 104, 109
- saxicola*, *Lacerta* 3, 7, 8–10, 12–16, 25, 33, 34, 38, 83, 111, 139, 163–165, 179, 189, 192, 193, 196, 198, 199* 200
- *Lacerta muralis* 38
- *Lacerta saxicola* 9, 10, 13*, 26, 27, 35, 38, 39*, 40, 42*, 43*, 55, 66, 68, 73, 117, 122, 143*, 145, 147, 149, 152*, 159*, 160–165, 172, 174, 177, 181, 195*, 197, 199*

sicula, *Lacerta* 165, 191
szczyrbaki, *Lacerta saxicola* 10, 26, 27, 34, 42*, 89, 90, 91*, 143*, 152*, 160—164, 168, 171—174, 176, 177, 194—199*, 200
strigata, *Lacerta* 163
taurica, *Lacerta* 163
tenuis, *Lacerta caucasica* 8, 84, 86
— *Lacerta saxicola* 86
terentjevi, *Lacerta saxicola* 10, 94, 99
tristis, *Lacerta saxicola* 9, 50*, 92*, 93, 174, 198, 199*
Triturus pyrrogaster 144
typica, *Lacerta muralis* 3, 7, 38, 66
— *Lacerta saxicola* 38, 42, 48, 51, 55, 73, 75, 78
unisexualis, *Lacerta* 15*, 26, 27, 32, 70*, 132, 133, 134*—136*, 143*, 146, 148, 149, 154, 156, 158*—161, 164, 170, 171, 174, 177, 187*, 188, 193, 195*, 197, 199*
valentini, *Lacerta muralis* 7, 93, 98
— *Lacerta saxicola* 10, 14, 26, 27, 35, 71, 75*, 93, 94*—99, 107, 125, 135, 141, 142*, 143*—146, 148, 151*—153, 158*—164, 166, 167, 172—174, 176*—184, 187*, 188, 195*, 197, 199*
vivipara, *Lacerta* 194
Xantusia 184
Zootoca chalybdea 83

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Краткий очерк истории изучения кавказских скальных ящериц Кавказа, Крыма и Малой Азии	7
Таксономия бисексуальных и партеногенетических форм скальных ящериц и современные критерии вида	12
Систематические признаки и некоторые методические указания	19
Размеры тела и особенности чешуйчатого покрова	19
Окраска и рисунок	22
Краниологические признаки	25
Половой и возрастной диморфизм	29
Определительные таблицы	31
Таблица для определения кавказских видов подрода <i>Archaeolacerta</i>	31
Таблица для определения подвидов <i>Lacerta saxicola</i> Eversmann	34
Таблица для определения подвидов <i>Lacerta caucasica</i> Méhely	36
Таблица для определения кавказских подвидов <i>Lacerta rudis</i> Bedriaga	36
Систематический обзор видов и подвидов	38
Группа <i>saxicola</i>	38
<i>L. s. saxicola</i> Eversmann	38
<i>L. s. brauneri</i> Méhely	43
<i>L. s. bithynica</i> Méhely	48
<i>L. s. darevskii</i> Szczerbak	51
<i>L. s. daghestanica</i> nom. n.	55
<i>L. s. defilippii</i> Camerano	60
<i>L. s. lantzicyreni</i> nom. n.	63
<i>L. s. lindholmi</i> Lantz et Cyrén	66
<i>L. s. nairensis</i> ssp. n.	68
<i>L. s. parvula</i> Lantz et Cyrén	73
<i>L. s. portschinskii</i> Kessler	78
<i>L. s. raddei</i> Boettger	83
<i>L. s. szczerbaki</i> Lukina	89
<i>L. s. tristis</i> Lantz et Cyrén	92
<i>L. s. valentini</i> Boettger	93
Группа <i>rudis</i>	99
<i>L. r. rudis</i> Bedriaga	99
<i>L. r. macromaculata</i> ssp. n.	104
<i>L. r. obscura</i> Lantz et Cyrén	107
Группа <i>caucasica</i>	111
<i>L. c. caucasica</i> Méhely	111
<i>L. c. alpina</i> ssp. n.	118
Агамные виды	122
<i>L. armeniaca</i> Méhely	122
<i>L. dahli</i> Darevsky	126
<i>L. rostombekovi</i> Darevsky	130
<i>L. unisexualis</i> Darevsky	133
Виды вероятного гибридного происхождения	136
<i>L. mixta</i> Méhely	136
Некоторые общие закономерности географической изменчивости скальных ящериц	141
Особенности изменчивости размеров тела	141
Изменчивость в зонах совмещения ареалов	142

	Стр.
Специфика изменчивости партеногенетических видов	147
Клиальная изменчивость и вопрос о выделении подвидов	149
Экология	157
Некоторые особенности вертикального распространения скальных яще- риц в пределах Кавказа	157
Местообитания и убежища	160
Численность	163
Территориальное поведение	165
Активность и миграции	166
Питание	169
Размножение	172
Биологические механизмы репродуктивной изоляции	178
Динамика популяций	179
Враги и паразиты	182
Некоторые эколого-морфологические особенности скальных ящериц как обитателей скал	183
Гибридизация ящериц подрода <i>Archaeolacerta</i> и ее эволюционное значение . .	186
Происхождение и филогения кавказских скальных ящериц подрода <i>Archaeola- certa</i>	191
Литература	202
Алфавитный указатель латинских названий позвоночных животных	209

Илья Сергеевич Даревский

СКАЛЬНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ КАВКАЗА

Утверждено к печати Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *Н. А. Вельятога*

Художник *В. В. Грибакин*

Технический редактор *А. В. Смирнова*

Корректоры *Г. А. Мошкина* и *А. Х. Салтанаева*.

Сдано в набор 29 VI 1967 г.

Подписано к печати 27/XI 1967 г.

РИСО АН СССР № 57-78В.

Формат бумаги $70 \times 108^{1/16}$. Бум. л. $7^{5/16}$.

Печ. л. $14^{1/2} + 1$ вкл. ($1/8$ печ. л.) = 20.47 усл. печ. л.

Уч.-изд. л. 20.15.

Изд. № 3182. Тип. зак. № 396. М-61009.

Тираж 1000.

Бумага типографская № 1.

Цена 1 р. 44 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Имеются в продаже книги

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 3-е, перераб. и дополн. В двух томах.

Том 1. Проморфология. 1964. 432 стр. Цена 2 р. 80 к.

Том 2. Органология. 1964. 447 стр. Цена 3 р. 10 к.

Борхсениус Н. С. Каталог щитовок мировой фауны. 1966. 449 стр. Цена 3 р. 12 к.

Вопросы эволюционной морфологии позвоночных. Сборник работ. (Тр. Ин-та морфологии животных. Вып. 38). 1963. 230 стр. Цена 1 р. 44 к.

Крыжановский О. Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии (главным образом на материале по жесткокрылым). 1965. 419 стр. Цена 2 р. 10 к.

Куренцов А. И. Зоогеография Приамурья. 1965. 154 стр. Цена 70 к.

Морфология позвоночных животных. Труды ЗИН. Том 33. 1964. 354 стр. Цена 2 р. 21 к.

Новые виды насекомых фауны Казахстана. Труды ЗИН. Том 34. 1964. 325 стр. Цена 1 р. 97 к.

Новые виды фауны Сибири и прилегающих регионов. 1966. 154 стр. Цена 62 к.

Почвенная фауна Среднего Поволжья. 1964. 176 стр. Цена 79 к.

Павловский Е. Н. Работы по экспериментальной зоологии и ядовитым животным. 1963. 207 стр. Цена 1 р. 43 к.

Павловский Е. Н. Работы по экспериментальной паразитологии. 1963. 273 стр. Цена 2 р. 01 к.

Фаунистика и экология животных. Памяти акад. Е. Н. Павловского. Труды ЗИН. Том 35. 1965. 375 стр. Цена 2 р. 10 к.

*Заявки на книги издательства «Наука»
направляют в магазины конторы «Академкнига»*

Адреса магазинов:

Москва, В-463, Мичуринский пр., 12, «Академкнига»,
магазин «Книга — почтой»; Ленинград, Д-120, Литей-
ный пр., 57, «Академкнига», магазин «Книга — почтой».

Заказы выполняются наложенным платежом

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

<i>Страница</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Должно быть</i>
57	15 сверху	височной	затылочной
104	1 снизу	(рис. 60, В).	(фот. 16, Г).
113	15 снизу	месторождения	местонахождения
113	1 сверху	Эгисского,	Эгрисского,
118	23 снизу	(рис. 69, Д).	(фот. 25, Б).
133	14 снизу	(рис. 85, Г)	(фот. 7, Г).
136	19 снизу	Лектотип.	Голотип.

И. С. Даревский.

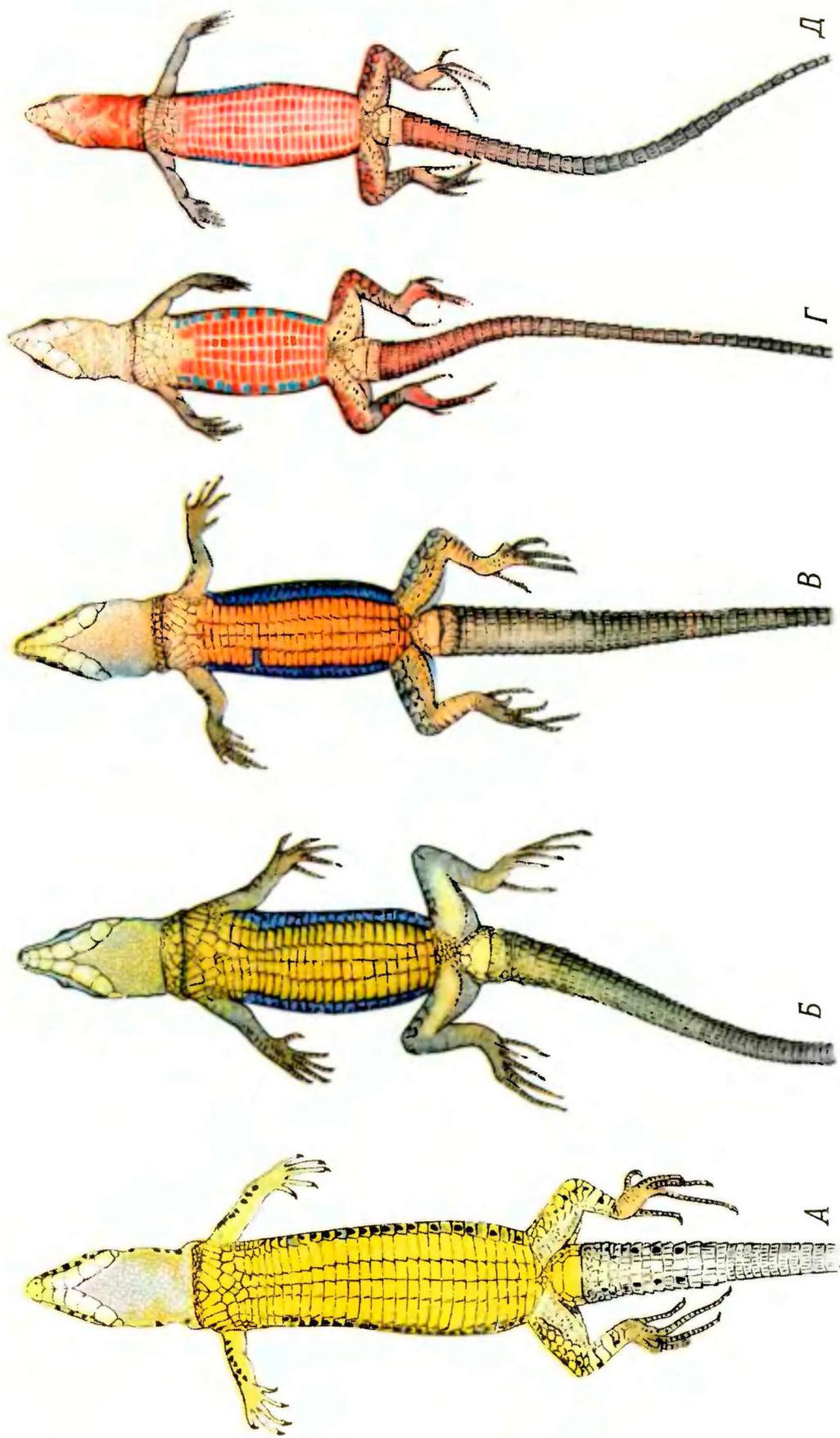


Табл. I. Прижизненная окраска нижней стороны тела.

A — *L. s. valentini*, ♀; B — *L. rudis obscura*, ♂; B — *L. s. portischinskii*, ♂; Г — *L. s. parvula*, ♂; Д — *L. s. parvula* ♀.

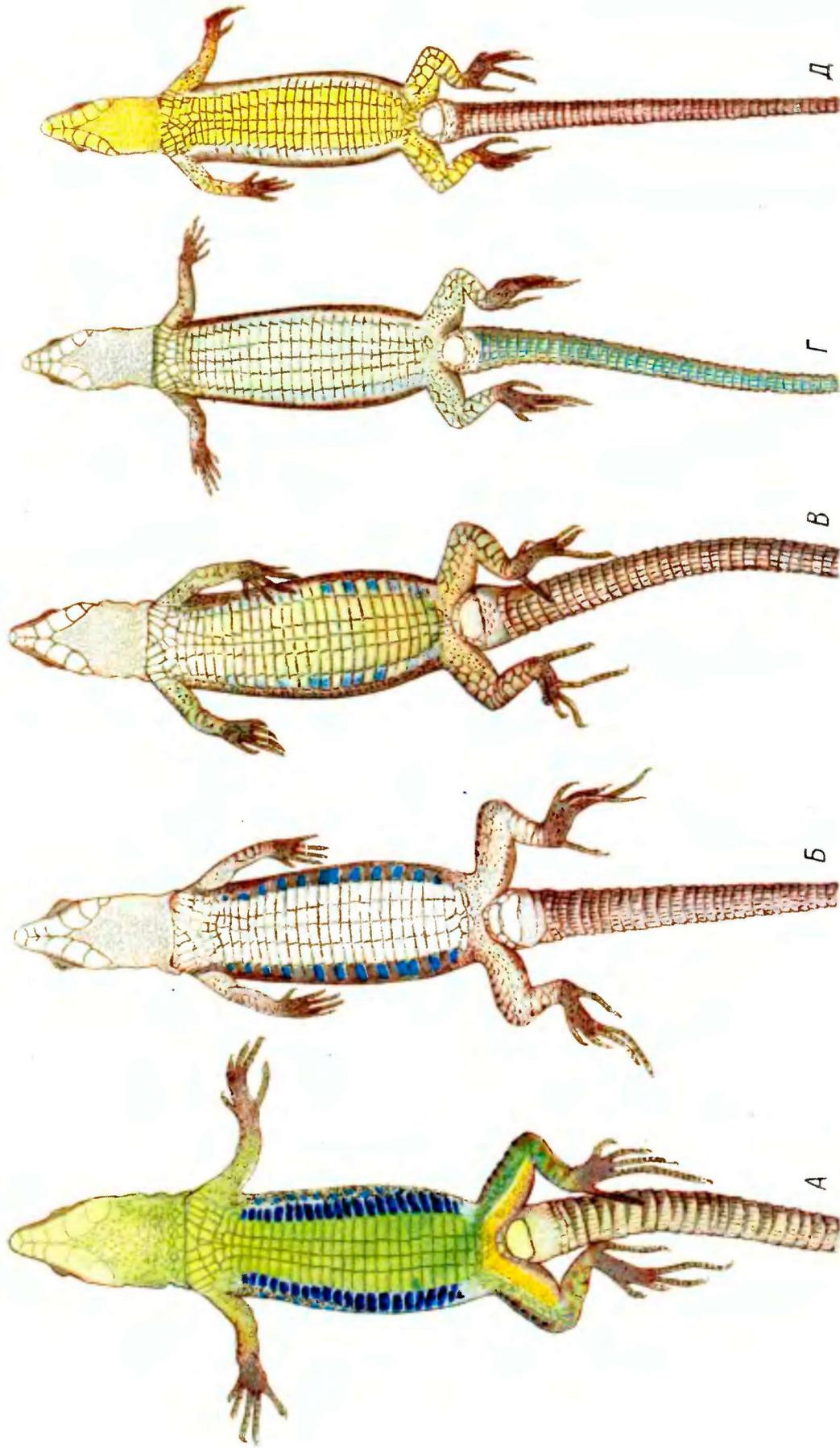
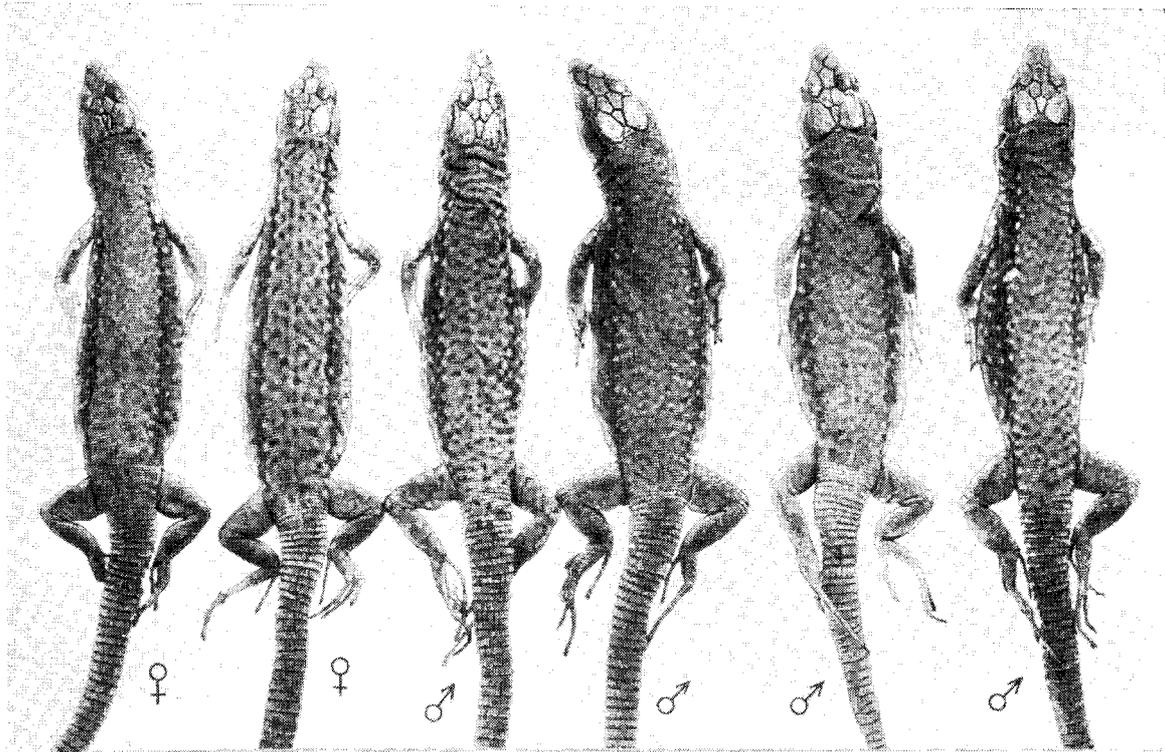
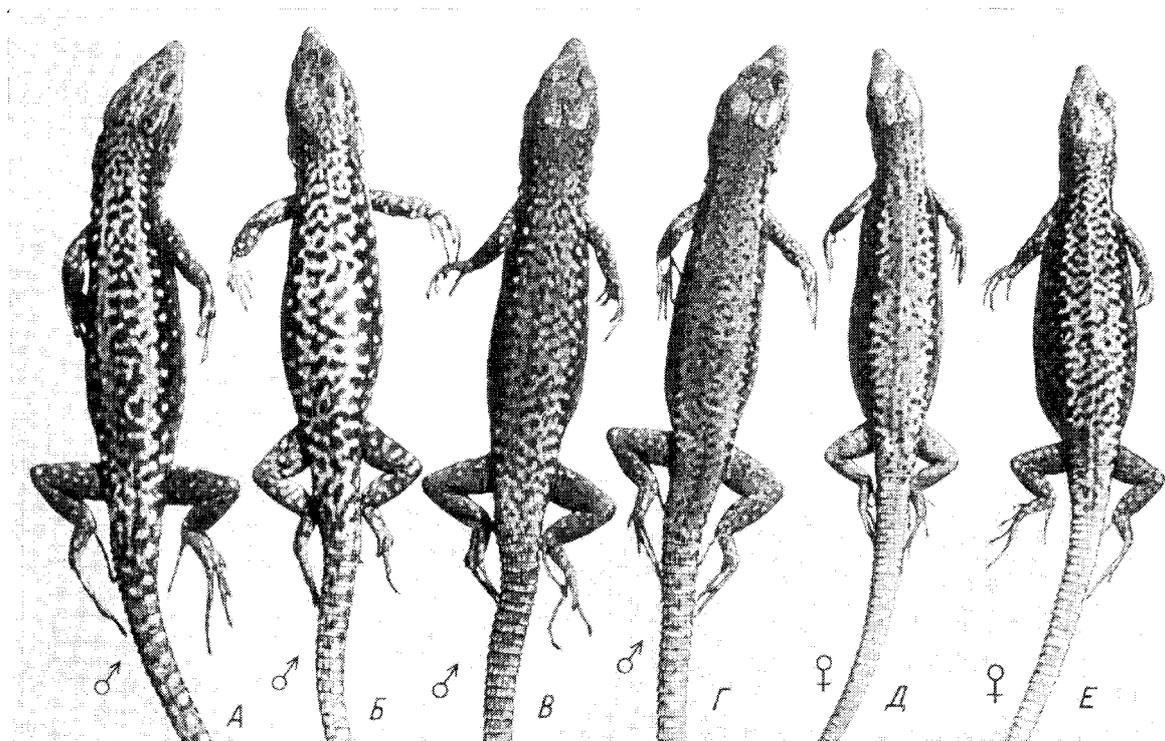


Табл II. Прижизненная окраска нижней стороны тела.

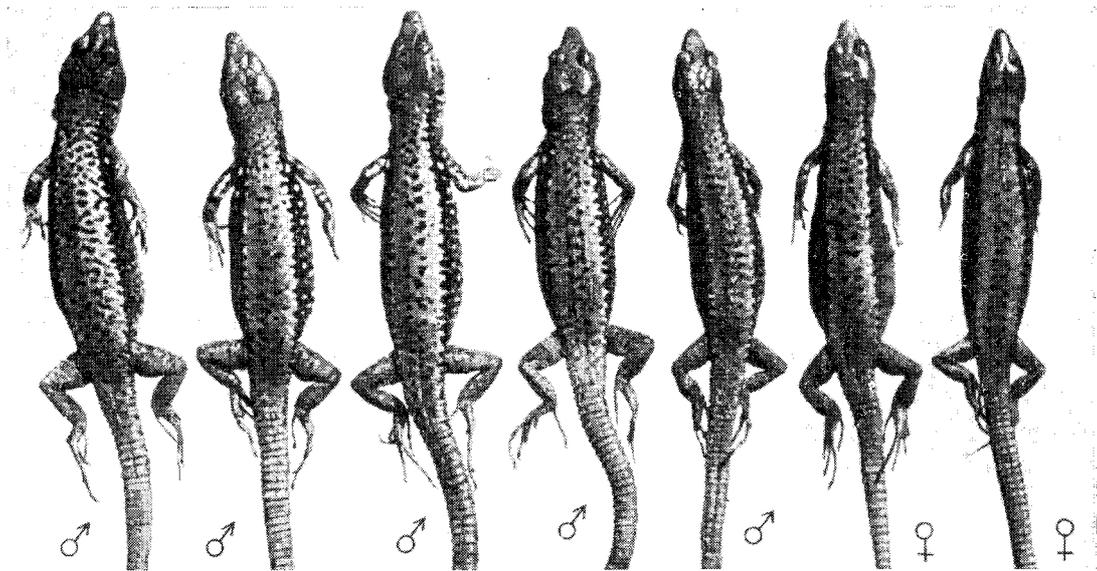
A — *L. s. naitensis*, ♂; B — *L. uniseriatus*, ♀; B — *L. atlantica*, ♀; Г — *L. dahlí*, ♀; Д — *L. roscobekovi*, ♀.



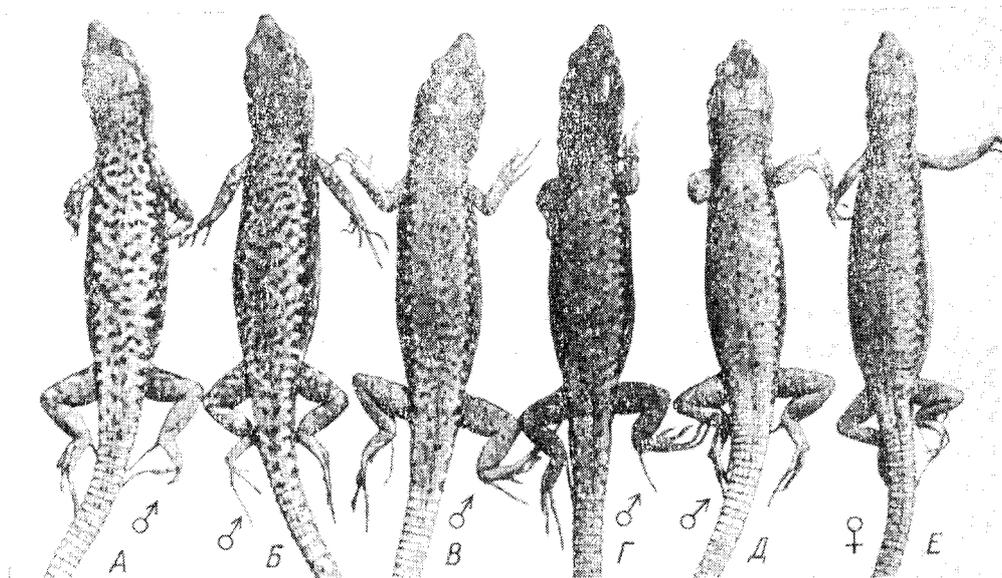
Фот. 1. *L. s. szcerbaki* (Анапа).



Фот. 2. *L. s. darevskii* (А—Г — Адлер, Д—Е — Михайловский перевал).



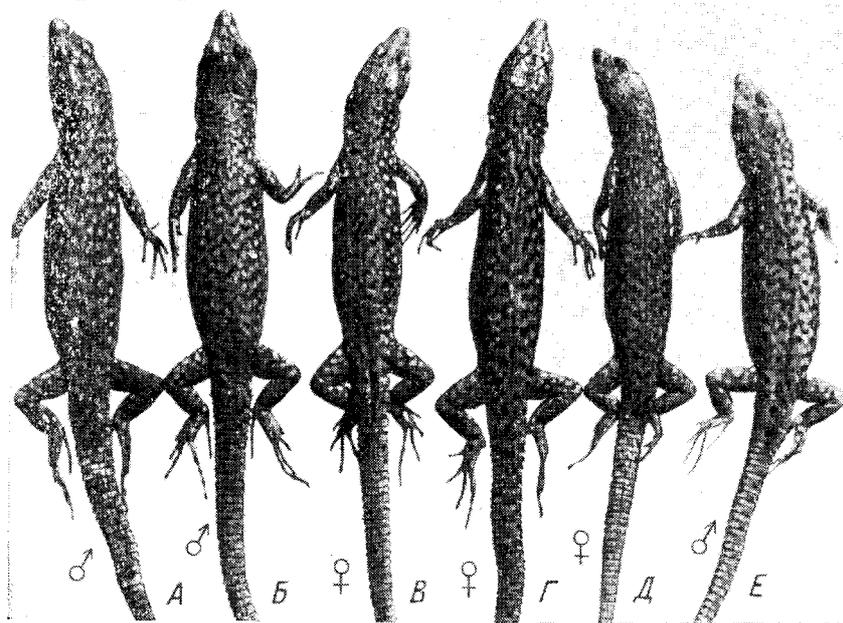
Фот. 3. *L. s. saxicola* (Кисловодск).



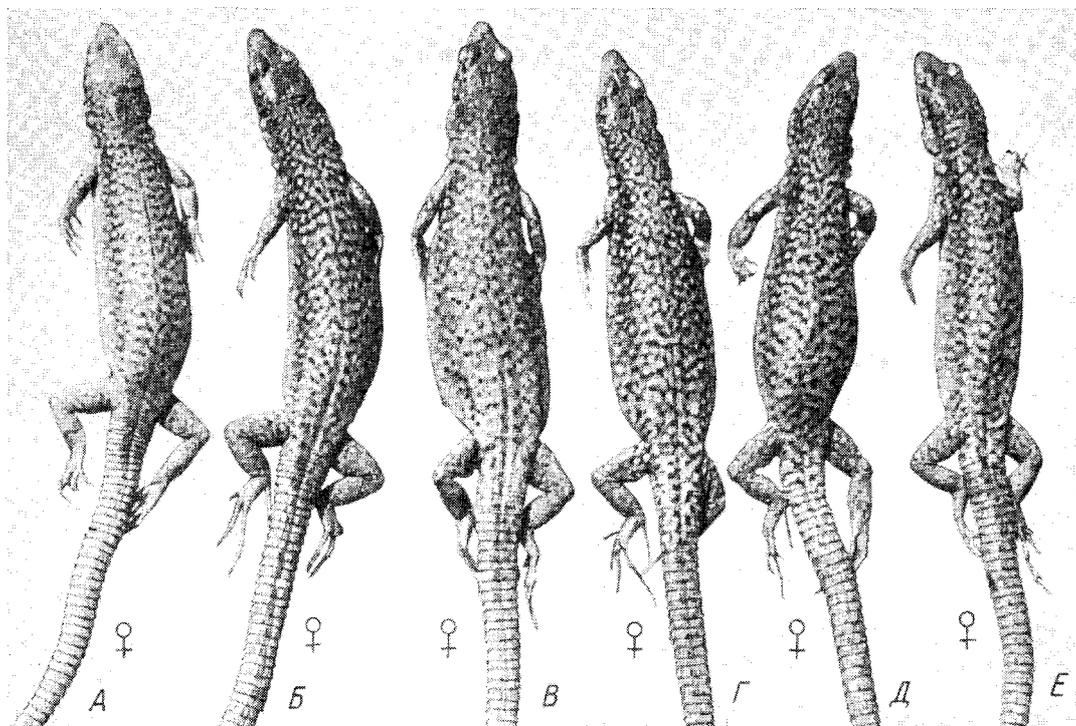
Фот. 4. *L. s. brauneri* (А—В — Красная Поляна, Д—Е — Верхняя Сванетия).



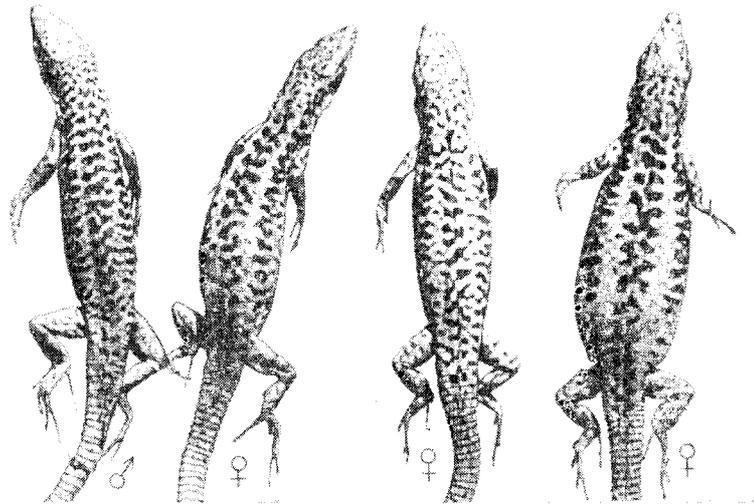
Фот. 5. *L. s. lindholmi* (Крым).



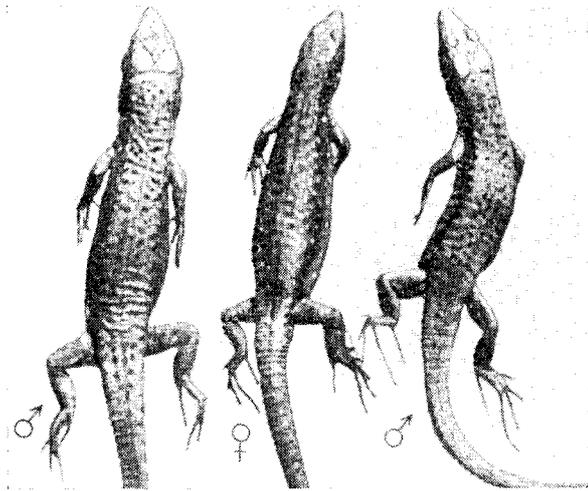
Фот. 6. *L. s. nairensis* (А—Д — Лчашен, Е — Лешинакан; Б — голотип).



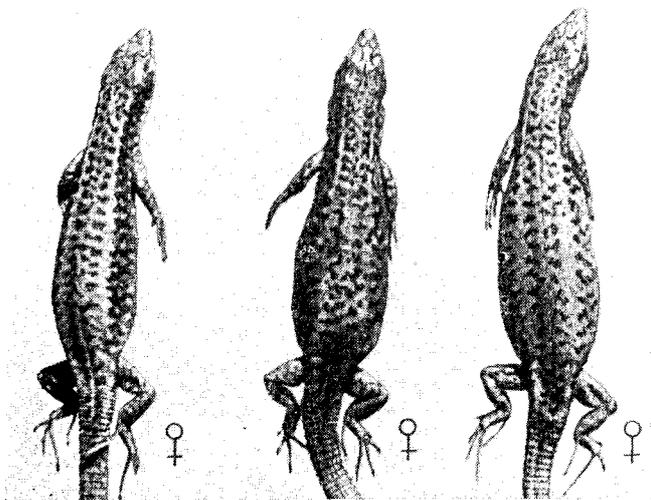
Фот. 7. *L. unisexualis* (А—В — Басаргечар, Г—Е — Раздан; Г — голотип).



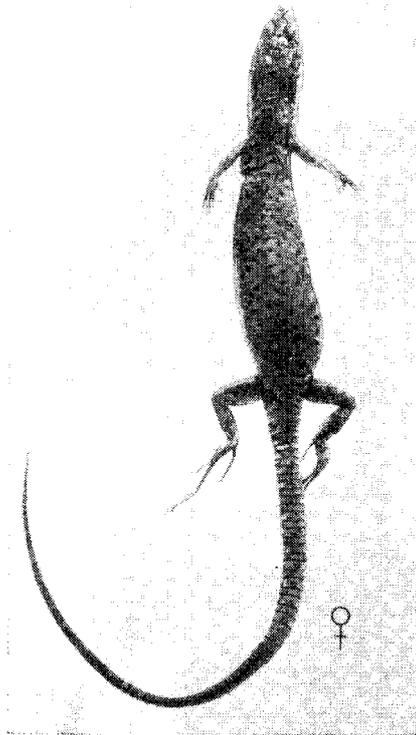
Фот. 8. *L. s. lantziyreni* (гора Эрджияс-Даг); крайний справа — лектопн.



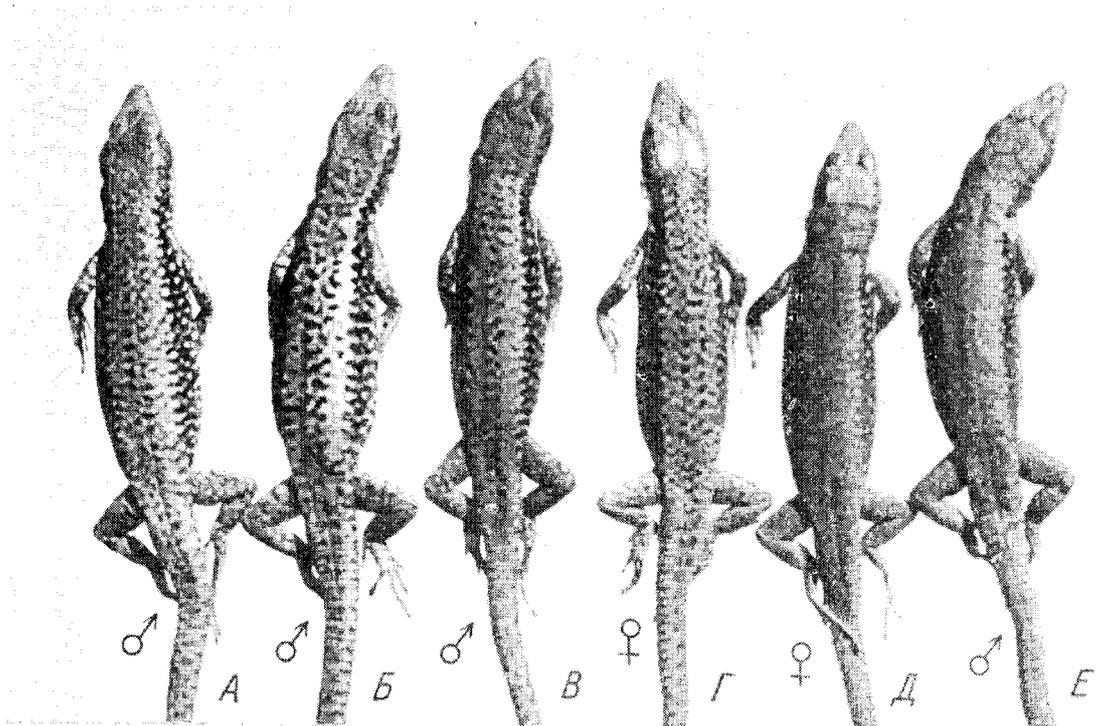
Фот. 9. *L. s. tristis* (Адапазар).



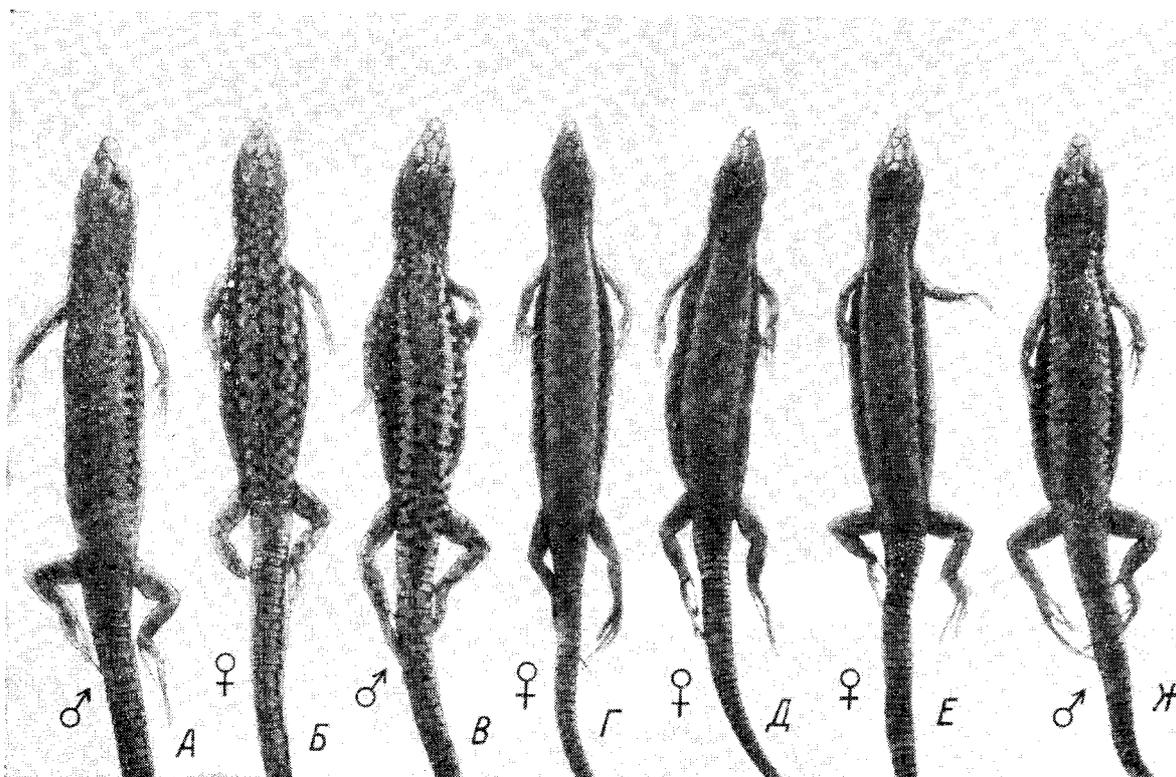
Фот. 10. *L. s. bithynica* (гора Улудаг).



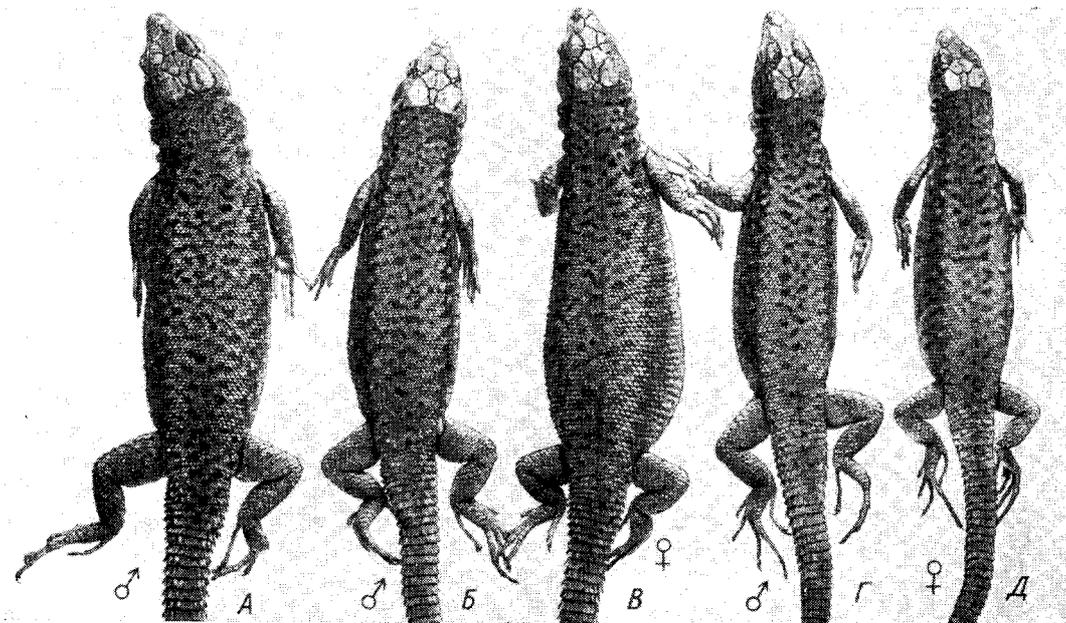
Фот. 11. *L. s. defilippii* (северные окр. Тегерана).



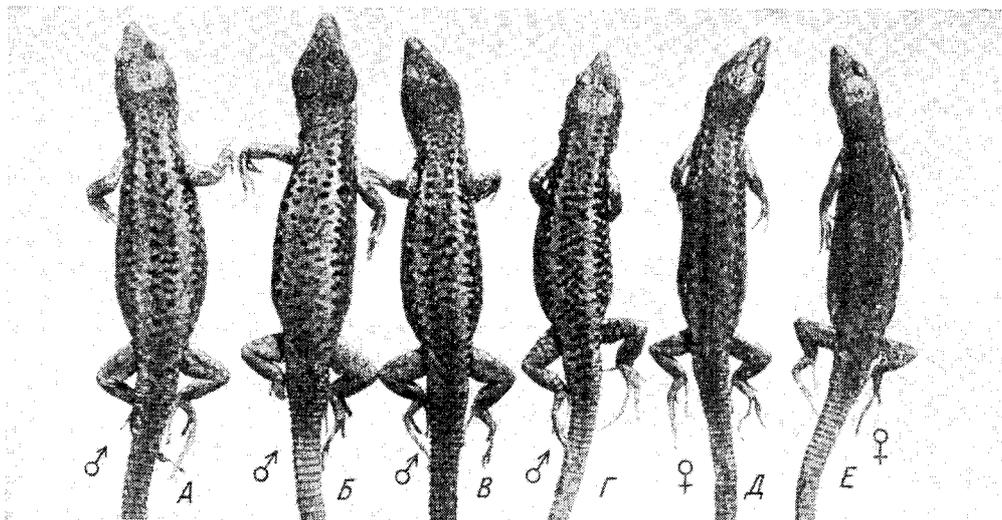
Фот. 12. *L. s. raddei* (A—B — Ордубад, Г—E — Ньюади).



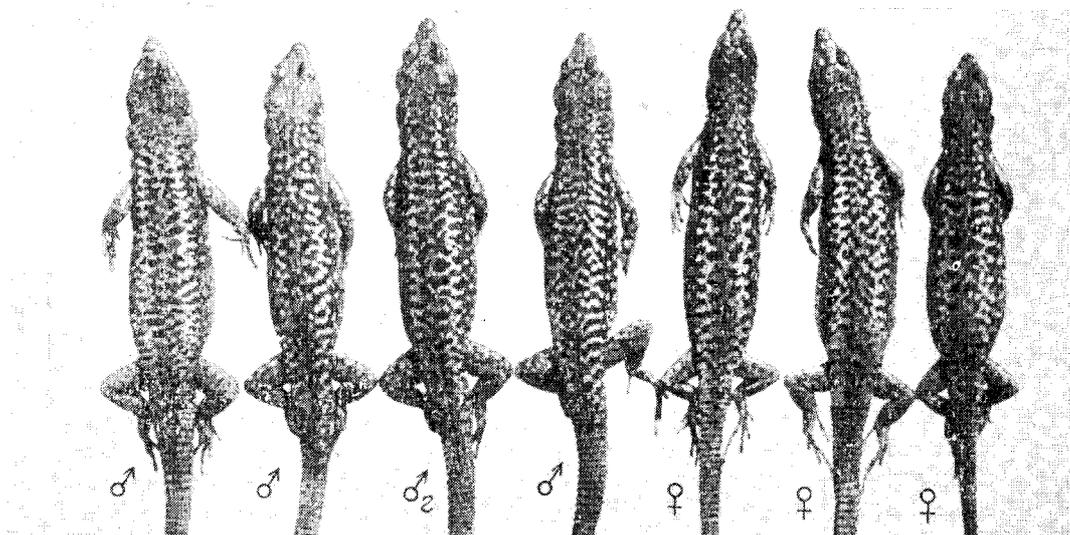
Фот. 13. *L. s. daghestanica* (A—B — Манас-Аул, Г—E — ущелье Большой Лиахви, Ж — низовья Дарьяльского ущелья).



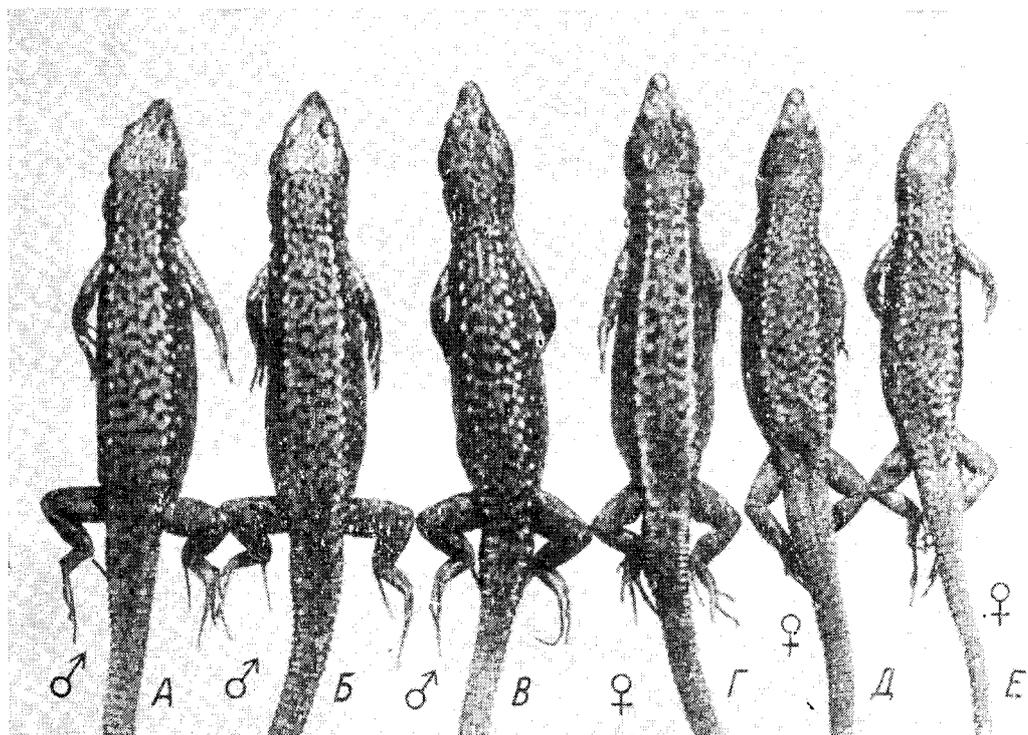
Фот. 14. *L. r. rudis* (А—В — Верхняя Сванетия, Г—Д — Аджария).



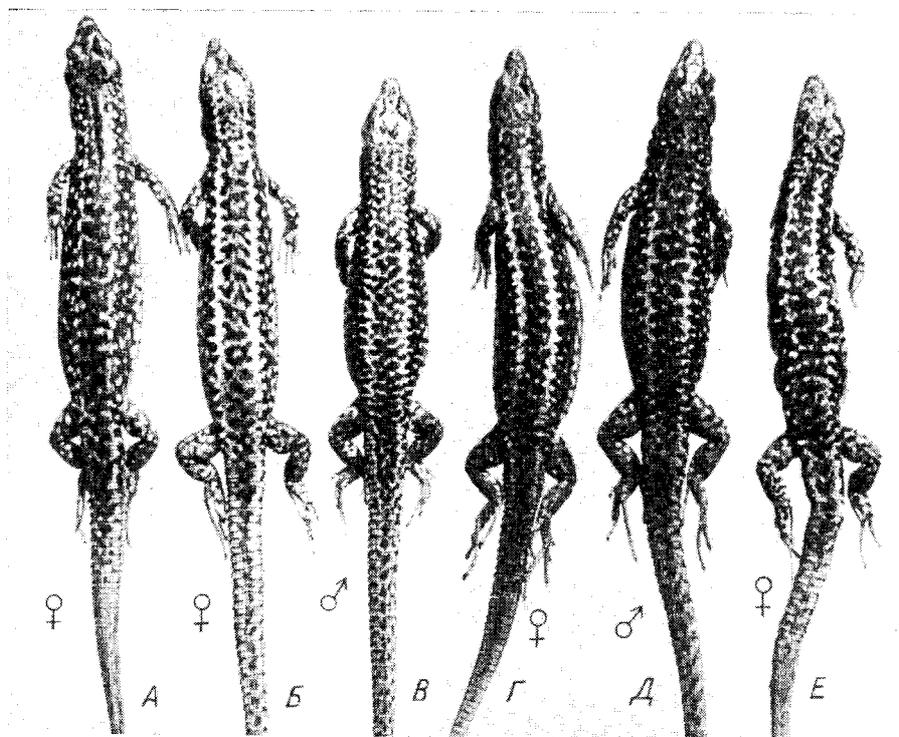
Фот. 15. *L. r. obscura* (А—В — Боржоми, Г—Е — Абастумани).



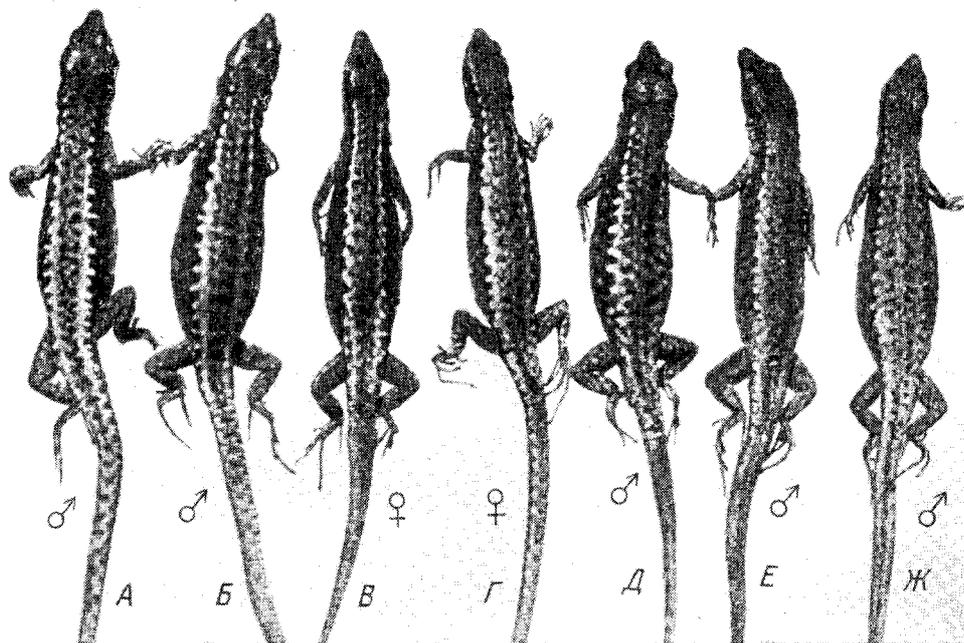
Фот. 16. *L. r. macromaculata* (Ахалкалаки; г — голотип).



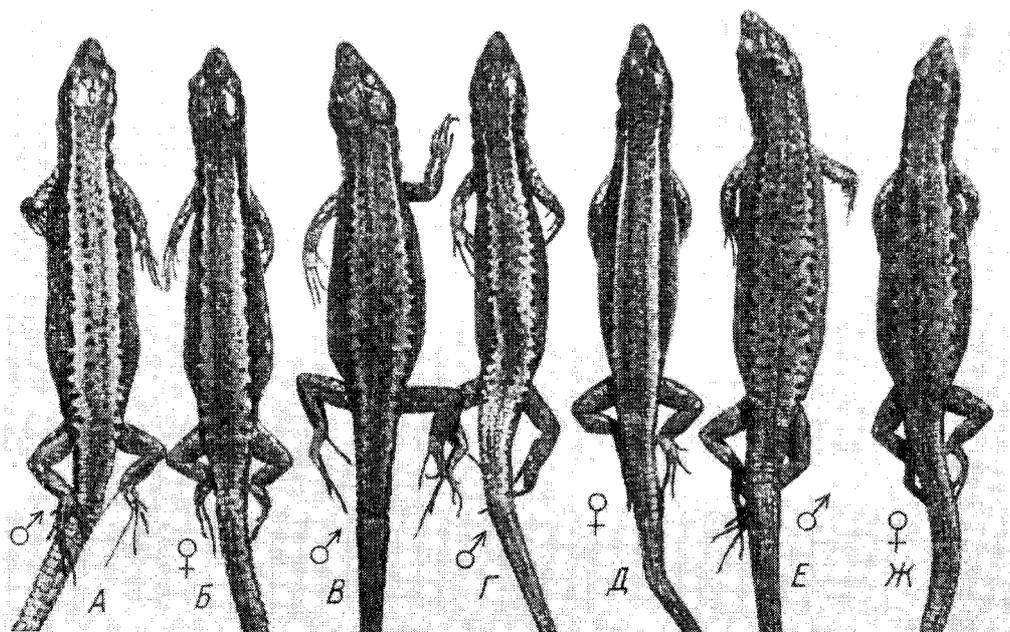
Фот. 17. *L. s. portschinskii* (A—Г — Степанаван, Д—Е — Тбилиси).



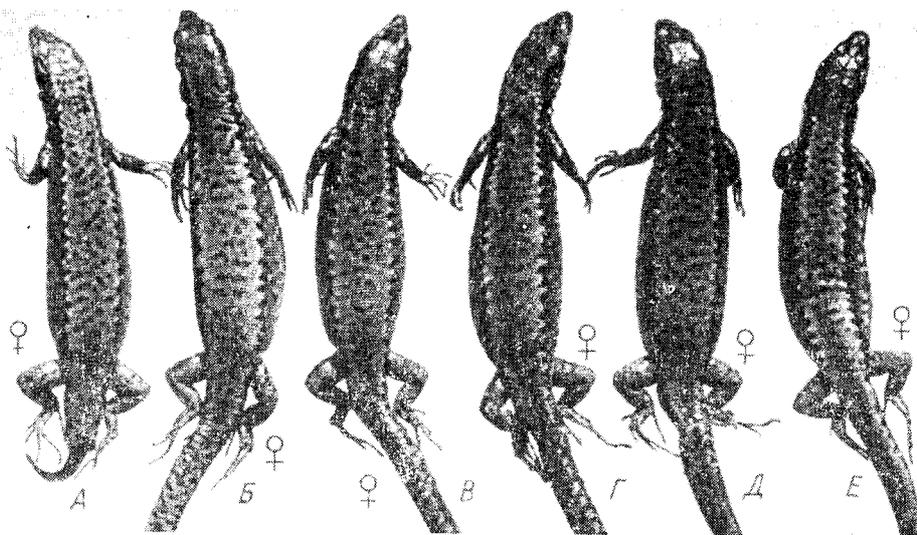
Фот. 18. *L. s. valentini* (A—B — Лчапен, Г—Е — Гукасян).



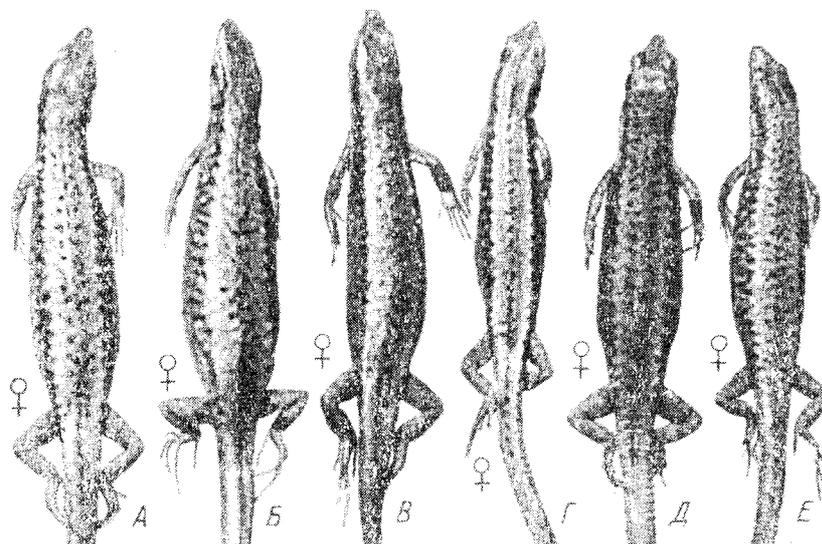
Фот. 19. *L. s. parvula* (А—В — Аджария, Г—Ж — Абастумани).



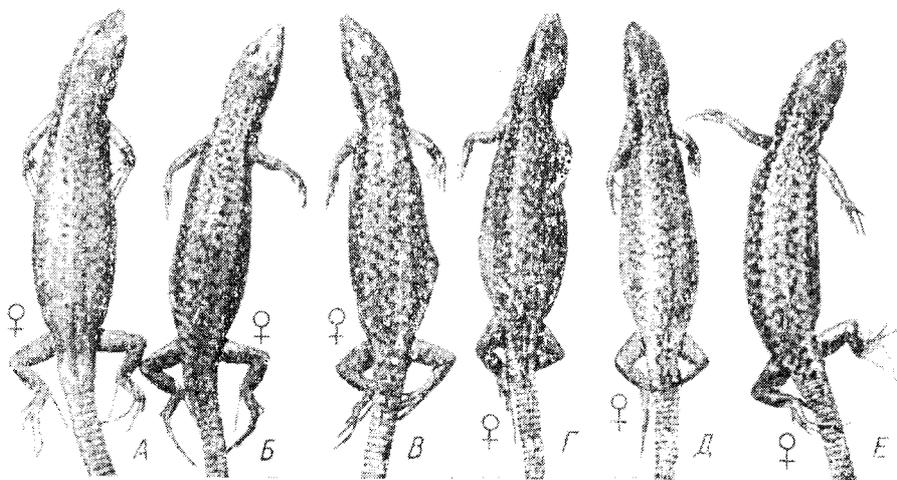
Фот. 20. *L. mixta* (А—Г — перевал Зекарц, Д—Ж — Бакуриани; особи Б, Д и Ж по окраске сходны с *L. derjugini* Nik.).



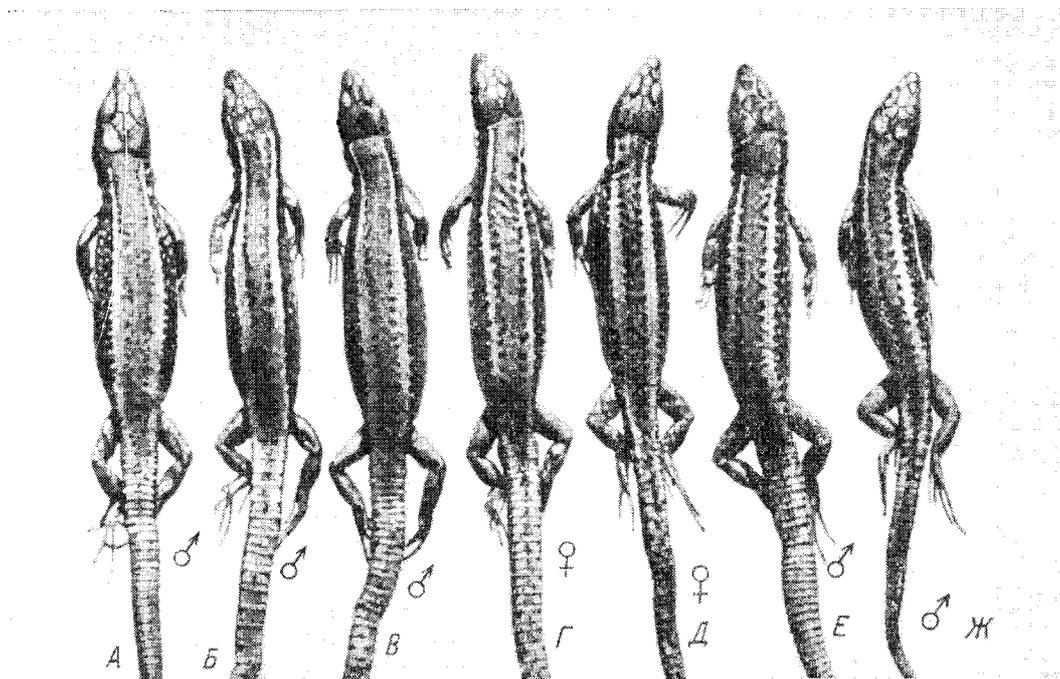
Фот. 21. *L. armeniaca* (A—B — Ичашен, Г, Д — Мисхана, Е — Семеновский перевал).



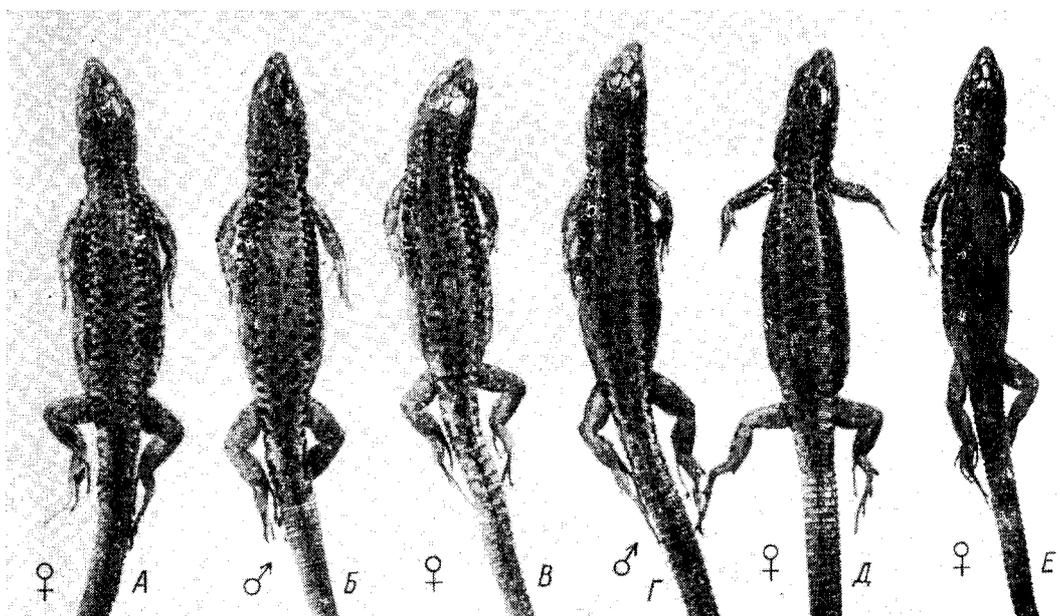
Фот. 22. *L. dahli* (A—B — Кировакан, Г — Дилижан, Д, Е — Цалка).



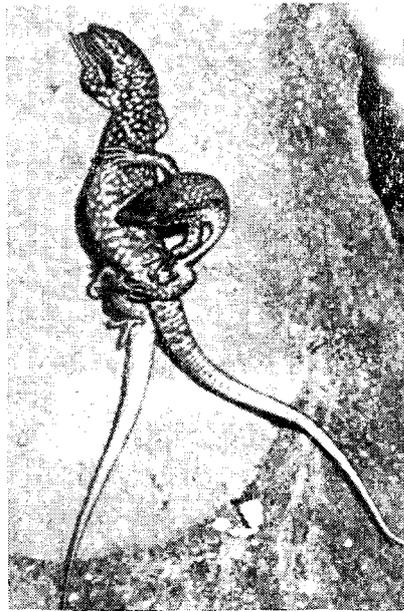
Фот. 23. *L. rostrombekovi* (A — Поэмберян, Б, В — Дилижан, Г—Е — Загалу).



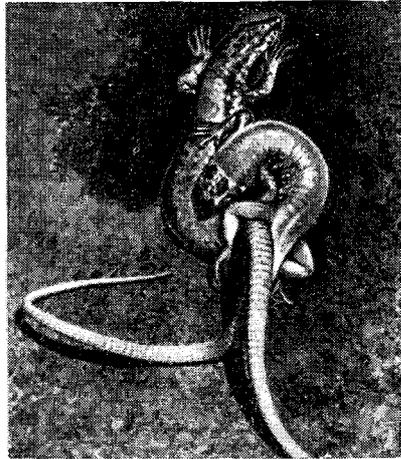
Фот. 24. *Lacerta s. caucasica* (А—Г — Казбеги, Д—Ж — Млети).



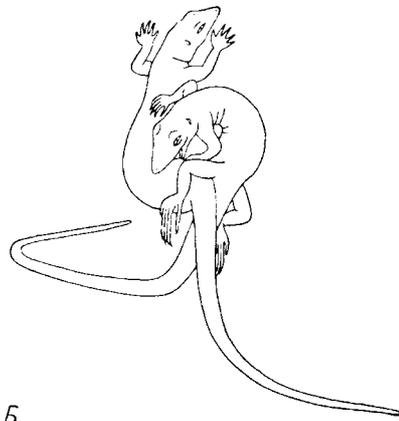
Фот. 25. *L. s. alpina* (А—Б — перевал Псеашхо, В—Е — Терскол; Г — голотип).



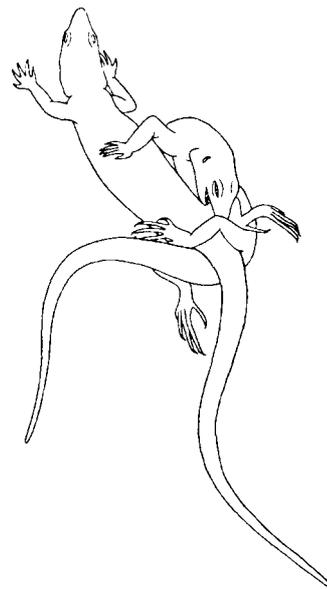
А



Б

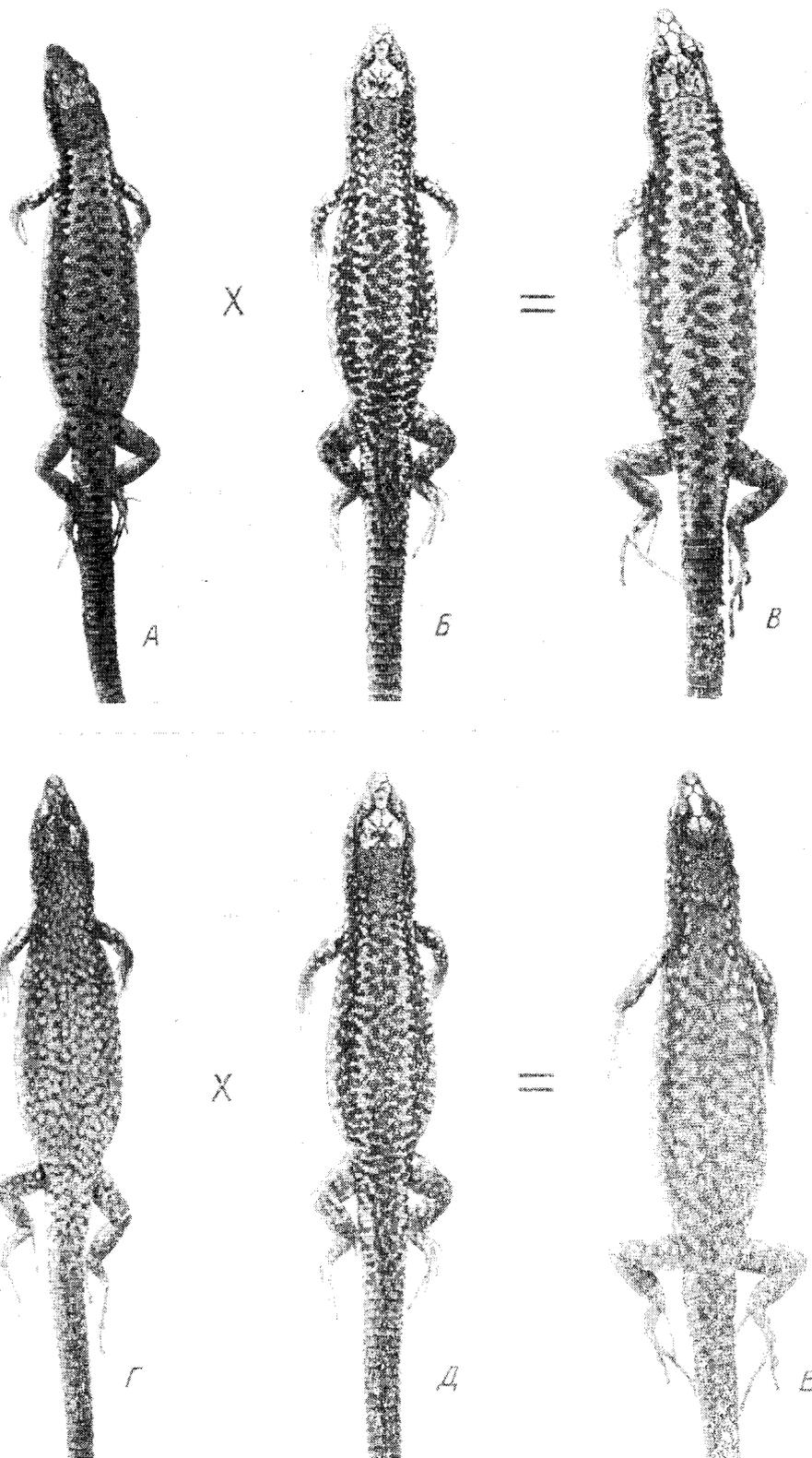


В



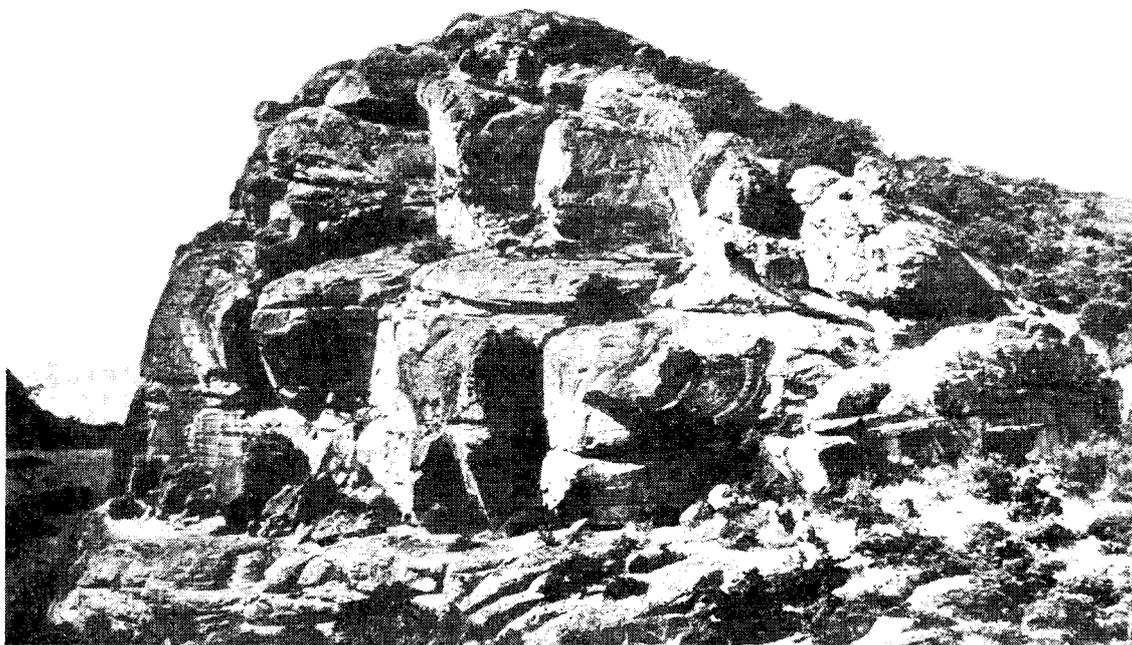
Фот. 26. Позы скальных ящериц при спаривании. Снимки сделаны в природе.

А — при удержании самки за бок (*L. s. valentini*); Б — то же (*L. r. obscura*), В — при удержании самки за ногу (*L. s. nairensis*).

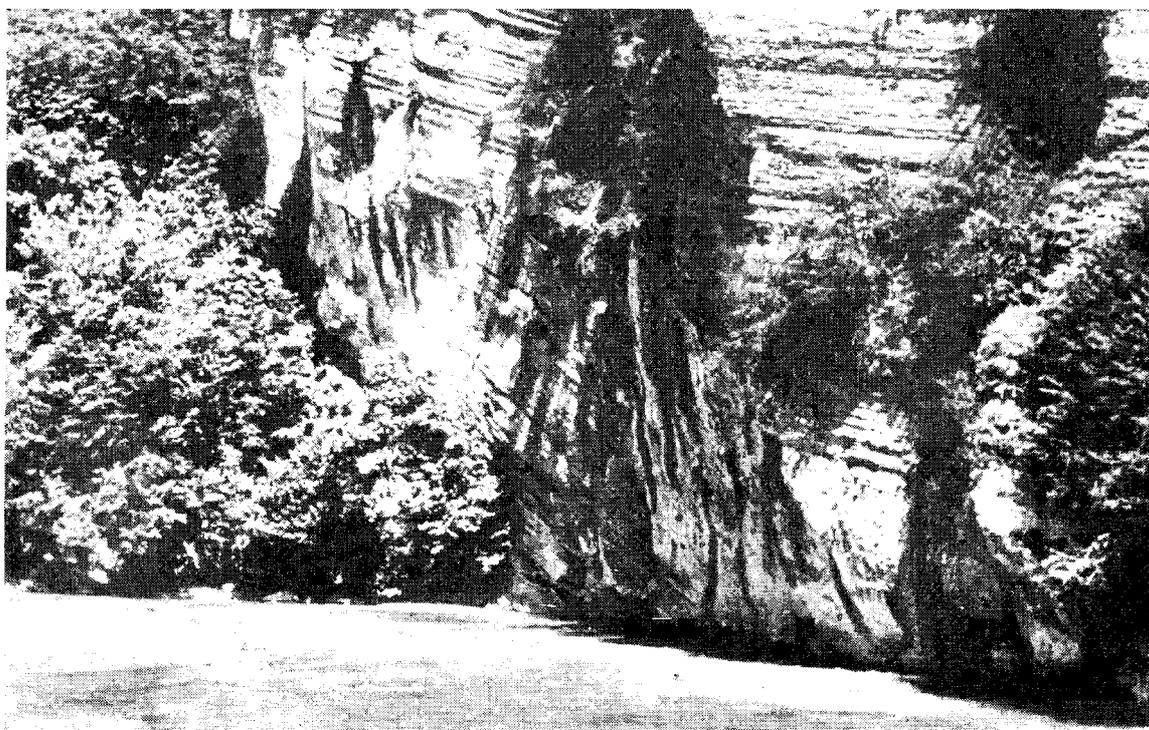


Фот. 27. Схема естественной гибридизации партеногенетических самок скальных ящериц с самцами бисексуальных форм.

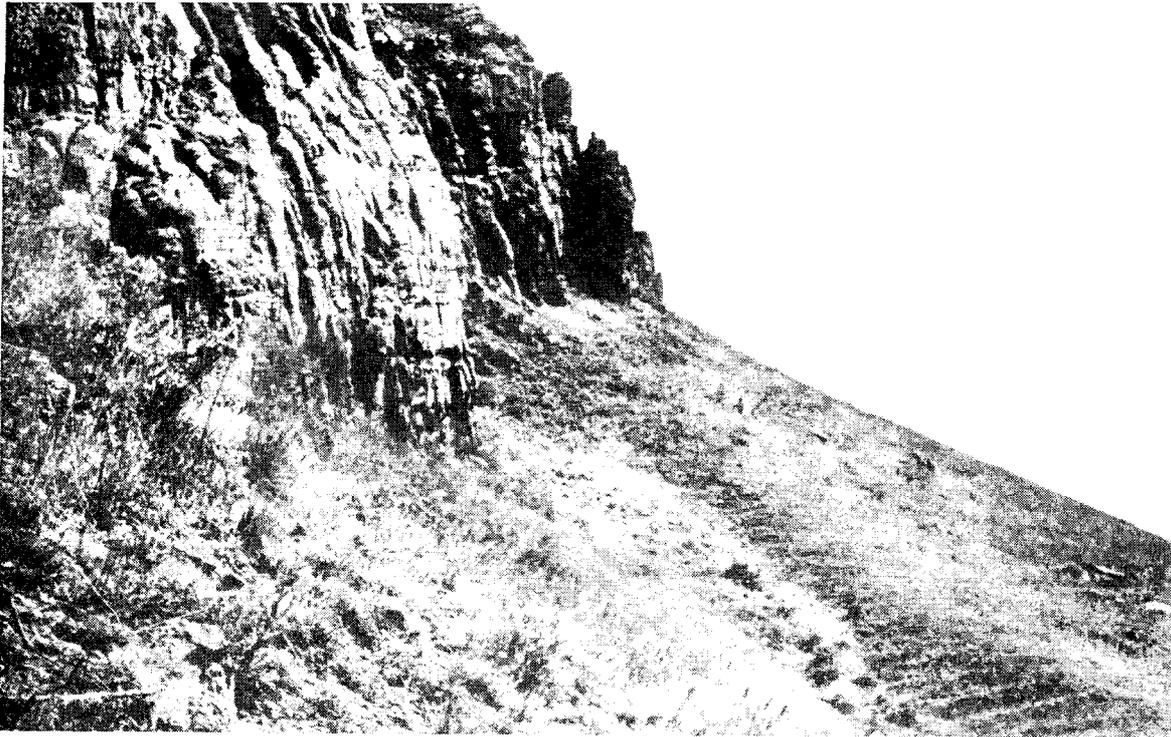
A — *L. armeniaca* (самка); *Б* — *L. s. valentini* (самец); *В* — стерильный триплоидный гибрид; *Г* — *L. unisexualis* (самка); *Д* — *L. s. valentini* (самец); *Е* — стерильный триплоидный гибрид.



Фот. 28. Выходы сухих скал в ущелье р. Агстева (северная Армения). Типичное местообитание *L. rostombekovi*.



Фот. 29. Выходы известковых скал на облесенном склоне в ущелье р. Мзымты (Краснодарский край). Характерное местообитание *L. s. darevskii*.



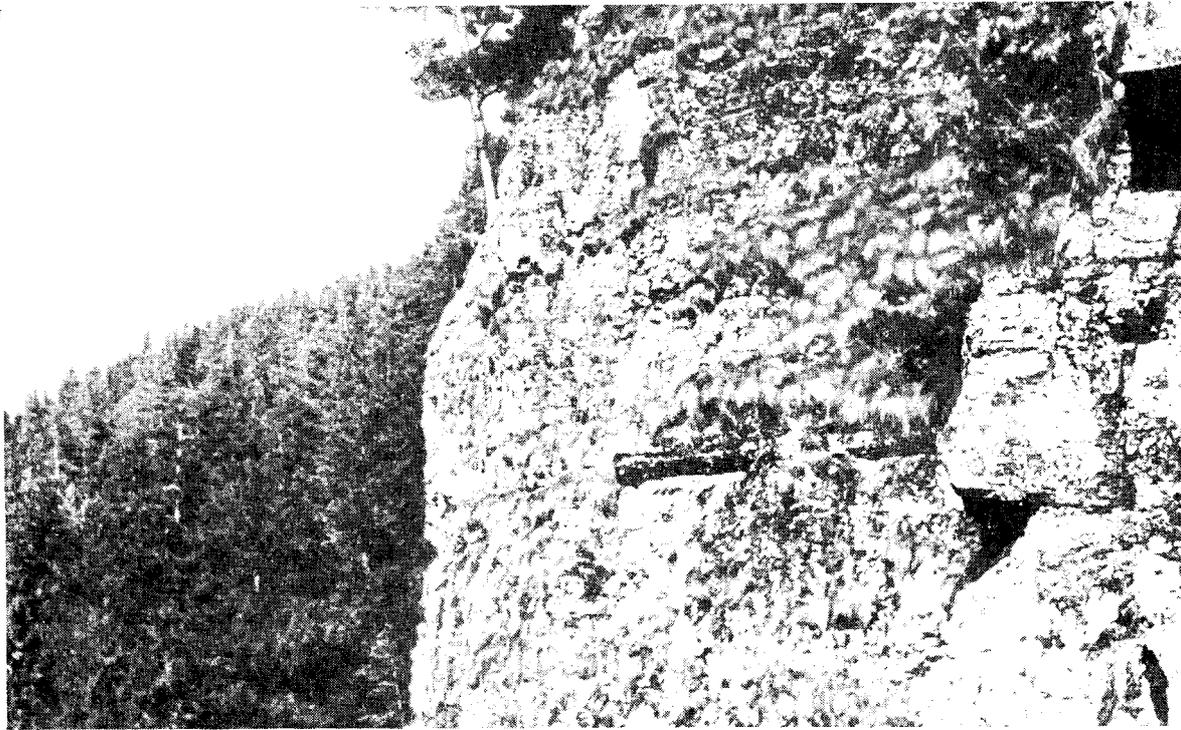
Фот. 30. Скальная гряда в горно-стенной зоне Месхетского хребта (Грузия). Местообитание *L. mixta*.



Фот. 31. Осыпь из крупных обломков скал у верхней опушки леса на хр. Цахкувианц (северная Армения). Характерное местообитание *L. s. valentini*.



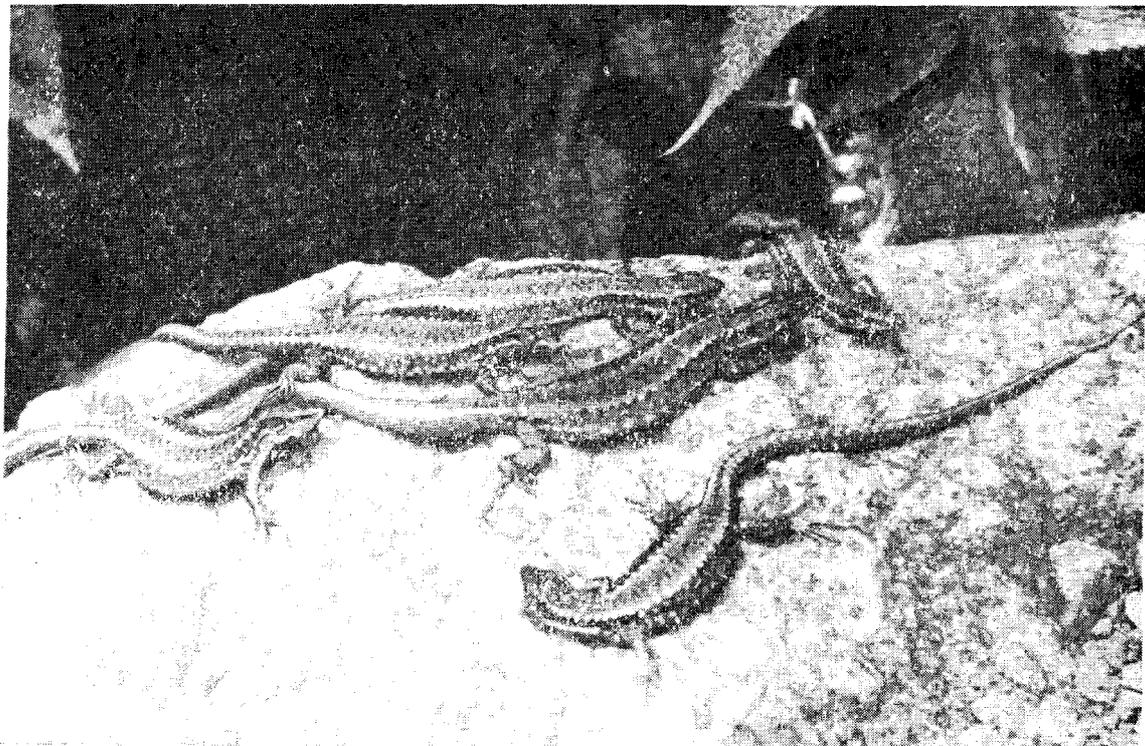
Фот. 32. Выходы скал в субальпийской зоне Гегамского хребта (Армения). Местобитание *L. s. valentini*.



Фот. 33. Скальная стена в лесной зоне Месхетского хребта (Грузия). Характерные местобитания *L. r. obscura* и *L. s. parvula*.



Фот. 34. Устье р. Аракса в юго-восточной Армении. На переднем плане скалы — местообитания *L. s. raddei*.



Фот. 35. Группа партеногенетических самок *L. armeniaca* в естественных условиях на Семеновском перевале в северной Армении.