

СИСТЕМАТИКА И ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА¹

ОБЪЕМ И АНАЛИЗ МАТЕРИАЛА

Как было показано выше, прыткая ящерица имеет очень широкий видовой ареал, охватывающий различные природные зоны. Данное обстоятельство в значительной мере определяет высокую степень географической изменчивости рассматриваемого вида, распадающегося на ряд в разной степени дифференцированных подвидовых форм. В этом отношении прыткая ящерица представляет собой классический пример политипического вида, у которого при наличии непрерывного ареала подвиды переходят друг в друга постепенно, и в длинной цепи замещающих популяций каждая из них представляет собой промежуточную стадию между двумя соседними, соединяя таким образом крайние.

К настоящему времени в руках специалистов, и прежде всего в СССР, сосредоточены достаточно обширные выборки из многочисленных популяций, собранные практически на всем протяжении видového ареала прыткой ящерицы. К сожалению, только меньшая часть из этих сборов обработана биометрически и может быть на должном уровне использована для таксономических исследований. Тем не менее критический разбор имеющейся литературы, наряду с изучением дополнительных коллекционных материалов, дают нам необходимую основу для выяснения закономерностей географической изменчивости *Lacerta agilis* и построения объективной внутривидовой системы этого вида.

Ниже приводится перечень использованных с этой целью выборок из популяций, охватывающих в общей сложности 3658 биометрически обработанных особей. В скобках указано число исследованных экземпляров (*n*).

Южная Англия (15); Франция (11); ГДР и ФРГ (72); Польша (14); Болгария (15); Румыния: Валахия (50), Молдова (78), Добруджа (43); Советский Союз: Могилев (14); Ленинградская обл.: Свирь (23), Луга (46); Львов (14), Киев (49);

¹ Авторы: И. С. Даревский, Н. Н. Щербак, Г. Петерс, при участии А. С. Баранова, В. К. Булахова, Н. Ф. Константиновой, В. К. Жарковой, Л. В. Тургиной, Н. М. Окуловой, Г. П. Лукиной, С. Ванци, В. А. Кутузовой, А. А. Симонына.

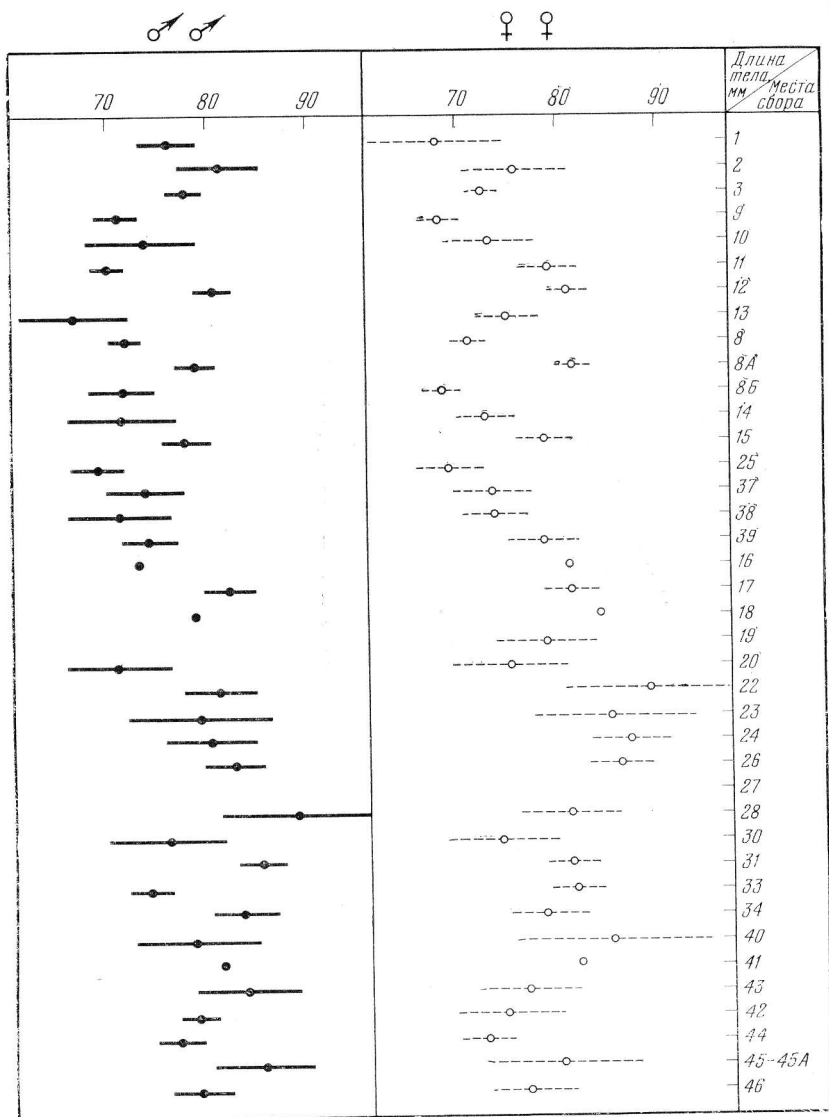


Рис. 18

Средняя длина тела ($M \pm 2m$) в различных популяциях прыткой ящерицы (п см. в перечне изученного материала)

Молдавия (70); Рязанская обл.: лес (54), степь (33); Калужская обл. (70); Горьковская обл.: Пустынь (93), Шеманиха (116); Белгородская обл.: «Лес на Ворскле» (352); Курская обл. (69); Днепропетровская обл.: Хошеватье (28); юго-восточные районы УССР (240); Крым (253); Западное Предкавказье (617); Ростов (29); Волгоград 21); Астрахань (16); Красно-

- 1 — Англия;
- 2 — Франция;
- 3 — ГДР и ФРГ;
- 4 — Швейцария;
- 5 — Австрия;
- 6 — Польша;
- 7 — Венгрия;
- 8 — Румыния (Валахия);
- 8a — Румыния (Молдова);
- 8б — Румыния (Добруджа);
- 9 — Могилев;
- 10 — Львов;
- 11 — Луга;
- 12 — Свирь;
- 13 — Молдавия;
- 14 — Киев;
- 15 — Белгородская обл.;
- 16 — Днепропетровская обл.;
- 17 — Крым;
- 18 — Ростов;
- 19 — Волгоград;
- 20 — Астрахань;
- 21 — Гурьев;
- 22 — Ставрополь;
- 23 — Верхняя Кубань;
- 24 — Нижняя Кубань;
- 25 — Курск;
- 26 — Нальчик;
- 27 — Дагестан;
- 28 — Пятигорск;
- 29 — Западное Предкавказье;
- 30 — Западная Грузия;
- 31 — Центральная Грузия (Иори);
- 32 — Восточная Грузия;
- 33 — Северная Армения;
- 33a — оз. Севан;
- 33б — Спитак;
- 33в — Кировакан;
- 34 — Западный Казахстан;
- 35 — Оренбург;
- 36 — Акмолинск;
- 37 — Калужская обл.;
- 38 — Рязанская обл.;
- 39 — Горьковская обл.;
- 40 — Тургай;
- 41 — Курган;
- 42 — Горный Алтай;
- 43 — Томск;
- 44 — Иланский;
- 45 — оз. Зайсан;
- 45a — Семиречье;
- 45б — Тихий Иртыш;
- 46 — оз. Иссык-Куль;
- 47 — Иркутск (по номерам, отсутствующим на рисунке, нет данных)

дарский край: Новая Адыгея (96); Ставрополь (43); Пятигорск, Кисловодск (56); Нальчик (76); Орджоникидзе (24); Дагестан: Махачкала (61), Буйнакск (55), Сергокала (48); Западная Грузия (43); Восточная Грузия: долина р. Иори (59); Армения (254); Казахстан: долина р. Урал (48), Тургай (13), Курган (24); Джунгарский Алатау (12), оз. Зайсан-Семиречье (32); Горный Алтай (16); Томск (29), Красноярский край: Иланский (15); Киргизия: оз. Иссык-Куль (46); Северо-Восточная Турция (2).

При таксономических исследованиях подрода собственно *Lacerta*, к которому относится и *L. agilis*, специалисты оперируют обычно с традиционным набором следующих основных признаков:

Длина туловища, мм (Longitudo corporis) L.

Длина хвоста, мм (Longitudo caudalis) L. cd.

Число задненосовых щитков (Nasalia) Na

Число скуловых щитков (Loreale) Log.

Число ресничных зернышек (Granulae) Gran.

Число горловых чешуй (Squamae gulares) G.

Число чешуй вокруг середины туловища, не считая брюшных (Squamae dorsalis), Sg.

Число поперечных рядов брюшных щитков (Ventralia), Ventr.

Число бедренных пор (Pori femorales) P. f.

Соотношение ширины и длины аналь-

$$\text{ного щитка } \frac{L \cdot t_a}{L_a}$$

Характер расположения преанальных щитков (Praenalia) Pr. an.

Специфика рисунка и прижизненной окраски тела.

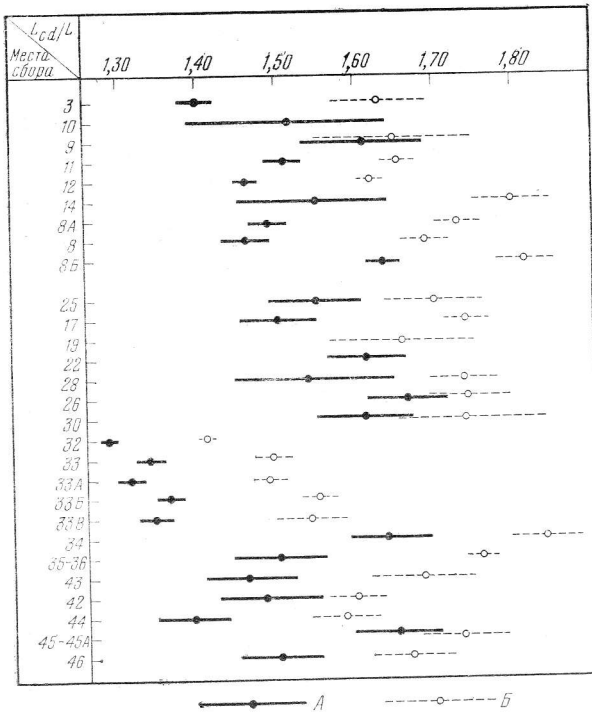


Рис. 19

Среднее значение ($M \pm 2m$) индекса отношения длины хвоста к длине тела

А — самки;

Б — самцы.

Условные

обозначения мест те же, что и на рис. 18

Характеристика наиболее важных из перечисленных признаков рассматривается ниже.

АБСОЛЮТНЫЕ И ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ РАЗМЕРЫ ТЕЛА

Как видно из рис. 18, максимальные размеры тела половозрелых особей наблюдаются в южных — оптимальных районах ареала прыткой ящерицы: в Крыму, на Северном Кавказе, в некоторых районах Закавказья и на юге Казахстана. По направлению к востоку (Алтай, Иркутск, п. Иланский и оз. Иссык-Куль), на север (Курск, Могилев, Рязанская, Калужская и Ленинградская обл.) и на запад [СССР (Молдавия), Румыния, Центральная Европа, Англия] средняя длина туловища постепенно убывает. Наблюдающиеся исключения (относительно крупные ящерицы в Восточной Франции и в дельте Дуная и мелкие — в Абхазии), возможно, объясняются климатическими особенностями этих частей ареала. Как правило, самки прыткой ящерицы крупнее самцов, причем обнаруживается тенденция к нарастанию этих различий от Кавказа к востоку и

западу. Отметим, что изменения веса половозрелых особей прыткой ящерицы обнаруживают сходную тенденцию, т. е. нарастание по мере продвижения от северной границы ареала к южной (Баранов, Валецкий, 1975). Об изменчивости абсолютной длины хвоста ($L. cd.$) можно судить по величине индекса $\frac{L. cd.}{L.}$ (рис. 19). Картина географической изменчивости этого

признака подтверждает зоогеографическое правило Аллена для теплокровных животных, т. е. коррелирует с направлением отмеченной выше изменчивости длины тела. Самые длиннохвостые особи, как и обладающие максимальными размерами туловища, обитают на юге. Наблюдающиеся исключения (уменьшение данного индекса в Западной и Северной Европе, Сибири и горных районах Армении) можно объяснить тем, что рост хвоста находится в прямой зависимости от длительности зимней спячки, которая наиболее продолжительна на севере ареала и в горах.

ЧИСЛО ЧЕШУЙ ВОКРУГ СЕРЕДИНЫ ТУЛОВИЩА ($Sq.$)

Географическая изменчивость данного признака показана на рис. 20.

Можно видеть, что абсолютный максимум числа туловищных чешуй обнаруживается на Кавказском перешейке, и в частности у особей из Западной Грузии. Четкое снижение этого показателя прослеживается в направлении на запад и более умеренное — на восток. При сравнении самцов и самок отдельно на достаточно большом материале обнаруживается, что число чешуй у первых достоверно выше, чем у вторых, несмотря на то, что самки обычно толще самцов. Для вида в целом характерно в среднем 38—49 туловищных чешуй при крайних вариантах этого признака 33 и 54 чешуи.

ЧИСЛО БЕДРЕННЫХ ПОР ($P. f.$)

Г. Ф. Сухов (1928), изучив характер изменчивости данного признака у прыткой ящерицы, пришел к заключению, что количество бедренных пор достигает максимума в Крыму и радиально снижается по направлению к северу, западу и востоку. В соответствии с современными данными, полученными при обработке более обширного материала, максимум числа бедренных пор наблюдается на Кавказе, а минимум в Венгрии и на Трансильванском плато. Резкое снижение числа бедренных пор прослеживается от Кавказа на запад и более умеренное — на восток (рис. 21).

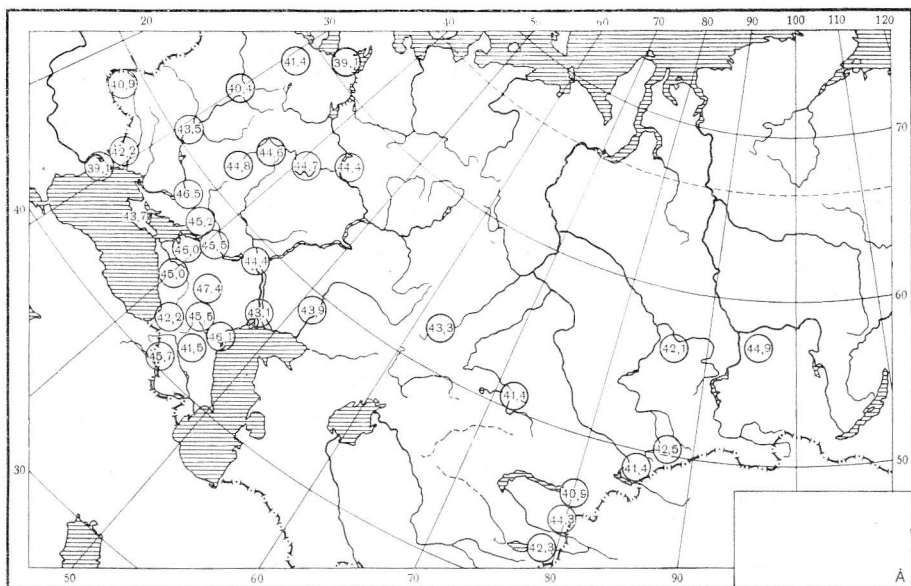


Рис. 20

Среднее число чешуй вокруг середины тела в различных популяциях прыткой ящерицы (для самцов и самок вместе)

А — их распределение по ареалу; Б — значение $M \pm 2m$ в изученных выборках. Условные обозначения те же, что и на рис. 18

ЧИСЛО ПОПЕРЕЧНЫХ РЯДОВ БРЮШНЫХ ШИТКОВ (Ventr.)

Картина изменчивости данного признака обнаруживает широкую область его «депрессии» севернее Черного моря (Румыния и СССР: Молдавия, Киев, Львов, Могилев), простирающуюся на юг до Крыма, Кубани и Северного Кавказа. Севернее, западнее и восточнее этих районов число брюшных щитков постепенно увеличивается. Интересно отметить, что если максимальное значение ряда других меристических признаков находится в центрах их радиальной изменчивости, то в случае с брюшными щитками картина обратная: по направлению от центра число их увеличивается. Как и у некоторых других видов рода *Lacerta*, число рядов брюшных щитков у самок достоверно превышает таковое у самцов. Как видно из рис. 22, у обоих полов максимум числового значения данного признака наблюдается в западной и восточной окраинах ареала.

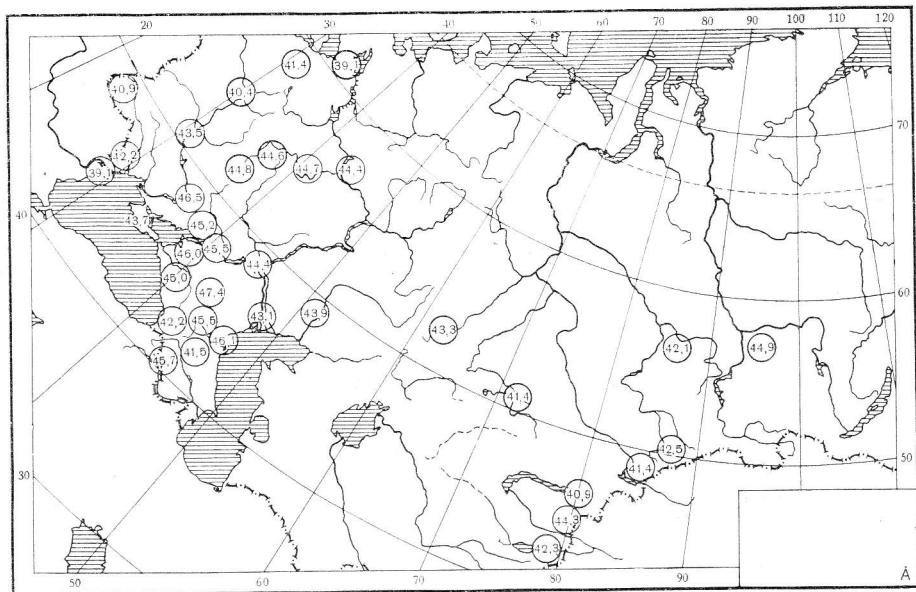


Рис. 20

Среднее число чешуй вокруг середины тела в различных популяциях прыткой ящерицы (для самцов и самок вместе)

А — их распределение по ареалу; Б — значение $M \pm 2m$ в изученных выборках. Условные обозначения те же, что и на рис. 18

ЧИСЛО ПОПЕРЕЧНЫХ РЯДОВ БРЮШНЫХ ЩИТКОВ (Ventr.)

Картина изменчивости данного признака обнаруживает широкую область его «депрессии» севернее Черного моря (Румыния и СССР: Молдавия, Киев, Львов, Могилев), простирающуюся на юг до Крыма, Кубани и Северного Кавказа. Севернее, западнее и восточнее этих районов число брюшных щитков постепенно увеличивается. Интересно отметить, что если максимальное значение ряда других меристических признаков находится в центрах их радиальной изменчивости, то в случае с брюшными щитками картина обратная: по направлению от центра число их увеличивается. Как и у некоторых других видов рода *Lacerta*, число рядов брюшных щитков у самок достоверно превышает таковое у самцов. Как видно из рис. 22, у обоих полов максимум числового значения данного признака наблюдается в западной и восточной окраинах ареала.

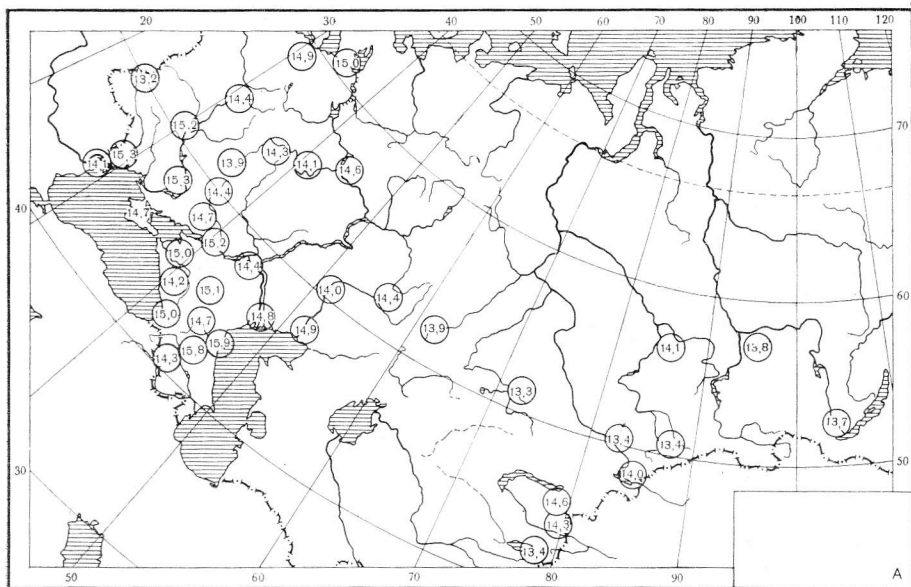


Рис. 21

Среднее число бедренных пор по ареалу прыткой ящерицы (А) и значение $M \pm 2m$ (Б) в изученных выборках для самцов и самок вместе

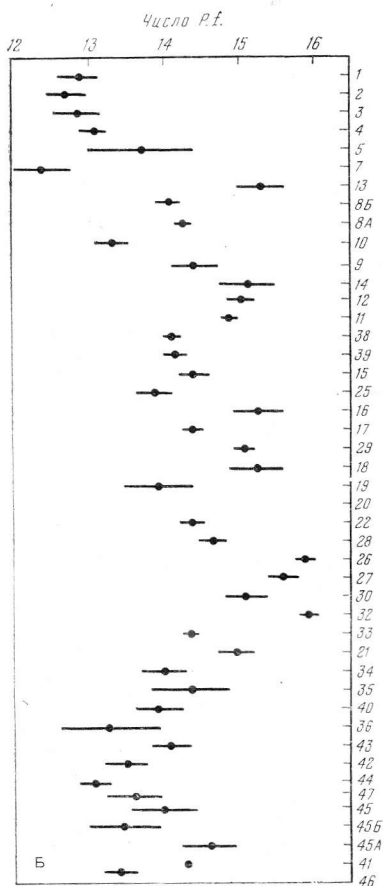
Условные обозначения мест сбора те же, что и на рис. 18

ских, поволжских и казахстанских степях, т. е. в районах, где обитают максимально крупные особи. Однако корреляция этого признака с величиной тела все же не устанавливается. Абсолютный максимум по «анальному» индексу показывают среди самцов армянские, а среди самок — иланские ящерицы, хотя и те и другие не относятся к наиболее крупным. У особей из сибирских популяций (Томск, Алтай и др.) данный индекс выше, чем у западноевропейских, хотя по длине туловища они почти не разнятся между собой. Отметим также, что центр радиации признака находится в Кавказско-Причерноморском районе.

РАСПОЛОЖЕНИЕ ПРЕАНАЛЬНЫХ ЩИТКОВ

(Pr. an.)

В качестве одного из диагностических признаков при изучении внутривидовой изменчивости вида *L. agilis* часто используется расположение преанальных щитков, образующих один или два полукруга впереди анального. Рассмотрение этого признака свидетельствует, однако, об отсутствии кажущейся альтернативной изменчивости, поскольку передний полукруг



может быть в той или иной степени не замкнутым (рис. 23). Один полукруг имеется, как правило, лишь у ящериц из самых западных популяций, причем процент особей с двумя полукругами быстро нарастает при продвижении на восток. Так, в Молдавии, на Украине, в Белоруссии и Ленинградской области около 50% ящериц обладают двумя полукругами преанальных щитков, а восточнее Крыма, Днепропетровска и Ростова такие особи составляют уже 100% популяции. Не обнаруживается и четкой закономерности при рассмотрении такого признака, как величина центральных преанальных щитков, которые бывают увеличены по сравнению с соседними. Выяснилось, что более или менее равные по величине преанальные щитки наблюдаются в популяциях из Центральной Европы и СССР (Ленинградской области). Однако большинство популяций Кавказского перешейка обладают почти 100%-ным увеличением

преанальных щитков, причем этот признак обнаруживает картину радиальной изменчивости по направлению к западу, северу и востоку.

ЧИСЛО РЕСНИЧНЫХ ЗЕРНЫШЕК (Gran.)

Определенный процент особей с так называемыми «зернышками» — мелкими округлыми чешуйками между верхнересничными и надглазничными щитками, встречается почти на всем протяжении ареала прыткой ящерицы. Максимальное значение этого признака как по числу самих зернышек, так и проценту особей, у которых они имеются, наблюдается в некоторых кавказских популяциях, в частности на северо-востоке Кавказского перешейка ($96,0 \pm 2,7\%$).

Особи с «зернышками» довольно обычны в Крыму, на Украине, во Франции, в Центральной Европе и в восточной половине ареала.

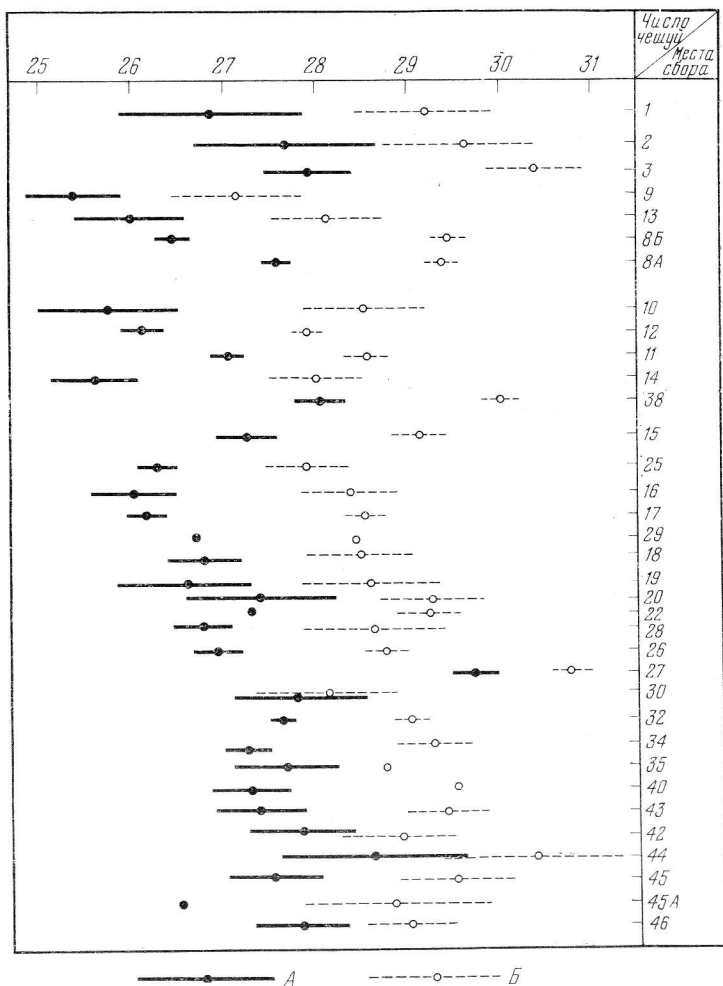


Рис. 22

Среднее число поперечных рядов брюшных щитков ($M \pm 2m$) в изученных выборках А — самцы; Б — самки. Условные обозначения мест сбора те же, что и на рис. 18

ЧИСЛО И РАСПОЛОЖЕНИЕ ЗАДНЕНОСОВЫХ ЩИТКОВ (Na.)

Географическая изменчивость характера щиткования задненосовой области (числа и расположения задненосовых и скуловых щитков) отличается у прыткой ящерицы значительным разнообразием. Число и расположение этих щитков удобнее всего представить в виде дроби, где в числителе указывается число задненосовых, а в знаменателе — число скуловых щитков.

Из-за часто наблюдающейся асимметрии каждую сторону головы приходится учитывать отдельно. Скуловые и носовые щитки связаны общностью происхождения и нередко бывает трудно решить, какая из формул более справедлива, например $\frac{1}{2}$ или $\frac{2}{1}$. Формально задненосовым щитком всегда считается тот, который хотя бы в одном месте касается ноздри. В пределах ареала прыткой ящерицы в целом наиболее часто встречаются следующие пять комбинаций: $\frac{1}{1}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{2}{0}$, $\frac{2}{1}$ и $\frac{2}{2}$ (рис. 24).

Как видно на рис. 25, каждая из указанных комбинаций имеет свои районы преобладания, по мере удаления от которых количество особей с данной комбинацией (в процентном отношении) постепенно снижается, уступая место особям с комбинациями, наблюдающимися по соседству. Перечень таких районов преобладания приводится ниже.

$\frac{1}{1}$ — Болгария, восточная Югославия, Румыния, СССР: Молдавия, Киев, Могилев.

$\frac{1}{2}$ — Центральная (Перлеберг) и, вероятно, вся Западная Европа.

$\frac{2}{0}$ — Западная Грузия, Астрахань, Восточный Казахстан.

$\frac{2}{1}$ — Нальчик, Орджоникидзе, Кубань, Крым, Волгоград, Западный Казахстан.

$\frac{2}{2}$ — Северный Кавказ, Оренбург, Томск, Иланский, Семиречьье, оз. Иссык-Куль.

Комбинации $\frac{1}{1}$, $\frac{1}{2}$ и $\frac{2}{1}$ обнаруживают радиальную изменчивость от своих центров преобладания. Остальные комбинации зачастую преобладают на значительных участках ареала и могут характеризоваться несколькими районами максимума. Местами примешиваются и другие комбинации ($\frac{1}{0}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{3}$, $\frac{2}{4}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{2}{6}$, $\frac{3}{0}$, $\frac{3}{1}$, $\frac{3}{2}$, $\frac{3}{4}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{4}{1}$, $\frac{4}{2}$, $\frac{5}{2}$), например в окрестностях Киева, Курска, в Воронежской и Калужской областях, в котловине оз. Иссык-Куль, Армении, однако доля их нигде не превышает 5—8%. По ареалу в целом вырисовывается следующая картина: наличие одного задненосового щитка характерно для западных популяций прыткой ящерицы (2 задненосовых встречается у них редко), а наличие двух носовых более характерно для восточных, хотя число особей с двумя задненосовыми и здесь местами достигает 30%. Интересно, что у особей из За-

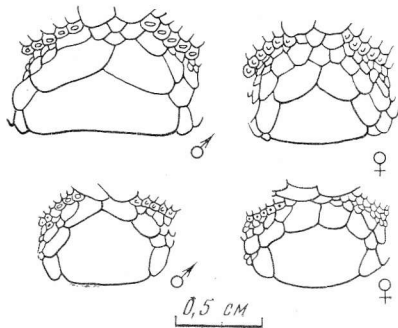


Рис. 23

Расположение анального и преанальных щитков у некоторых подвидовых форм прыткой ящерицы

Сверху — *L. a. exigua*, снизу *L. a. agilis* (рис. Г. Петерца)

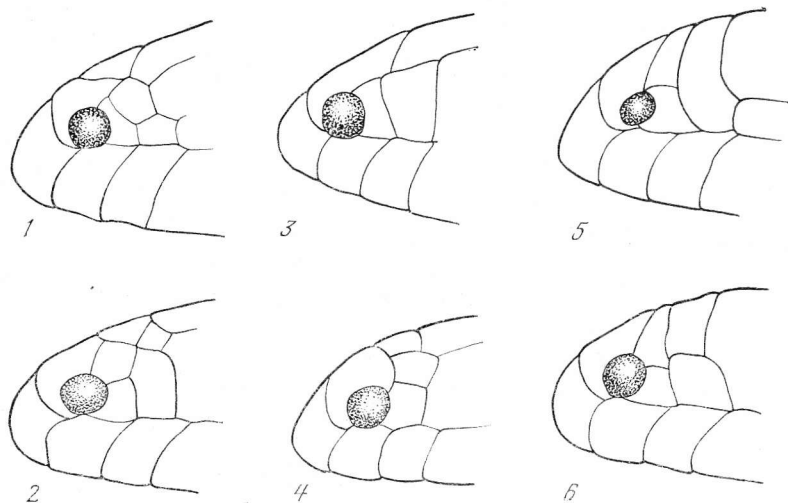


Рис. 25

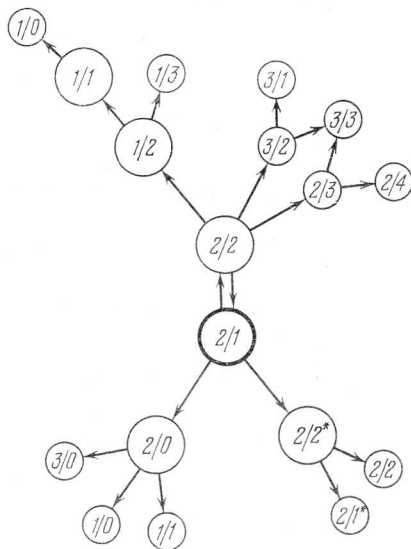
Некоторые комбинации расположения щитков задненосовой области у разных подвигов прыткой ящерицы

1 — *L. a. agilis* ($1/2$); 2 — *L. a. boemica* ($2/1$); 3 — *L. a. bosnica* ($1/1$); 4 — *L. a. grusinica* ($2/2$); 5—6 — *L. a. euxinica* ($1/1$, $2/1$) (из Fuhn, Vancea, 1964)

Рис. 26.

Схема возникновения различных комбинаций в расположении щитков задненосовой области

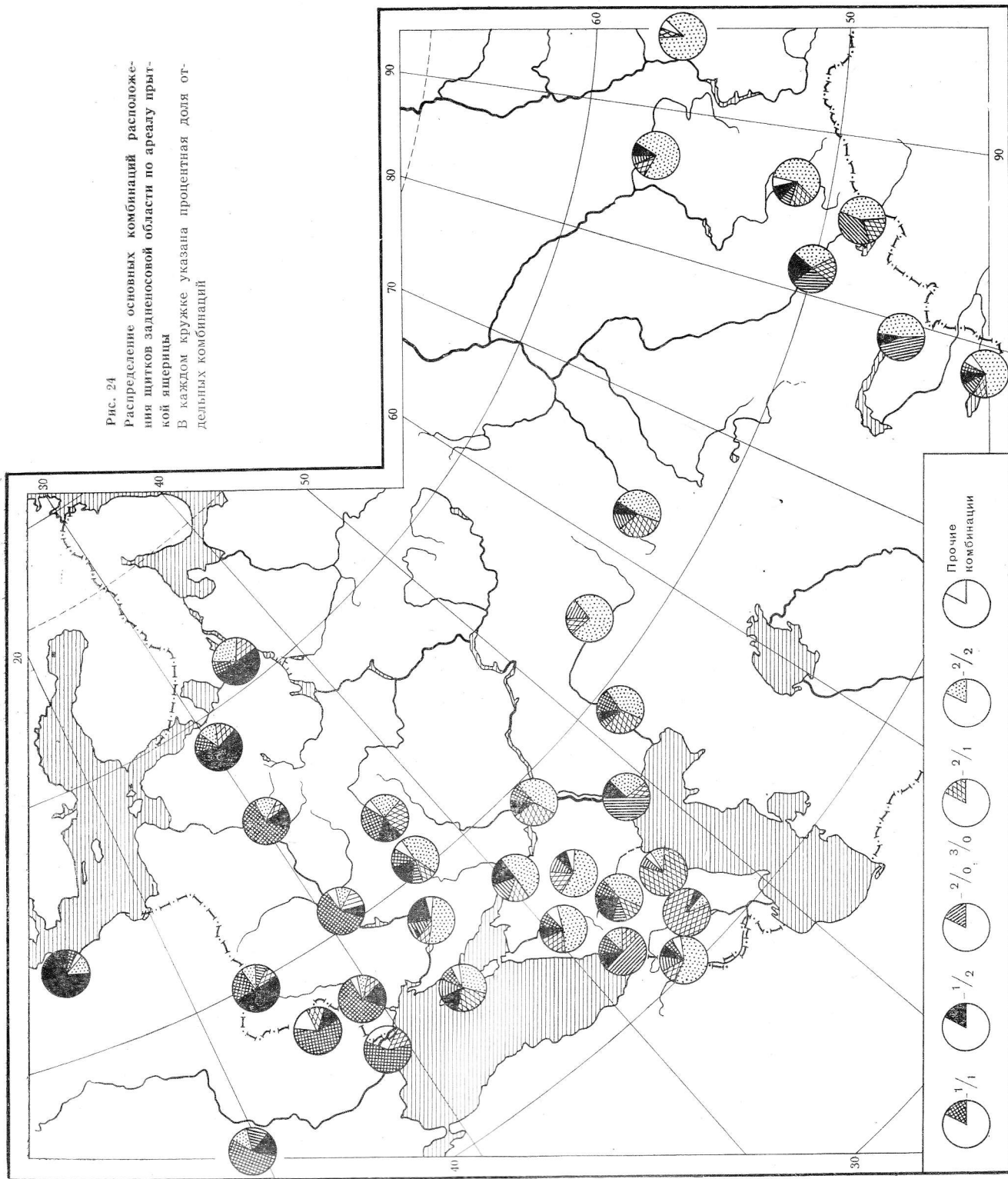
В верхней правой части основные комбинации подвида «*exigua*», в верхней левой части — подвигов «*chersonensis*» и «*agilis*» в нижней левой — «*grusinica*», в нижней правой «*brevicaudata*», в центре — «*boemica*» (рис. Петерца)



падной Грузии примерно в 60% случаев скуловые щитки отсутствуют или (в 25% случаев) имеется только один.

Часто отсутствие скулового щитка наблюдается также в Армении и в горных районах Казахстана. Наличие одного скулового щитка вообще более характерно для выборок из западной половины видового ареала, включая Кавказ.

Рис. 24
 Распределение основных комбинаций расположения щитков заднеосевой области по ареалу прят-
 кой ящерицы
 В каждом кружке указана процентная доля от-
 дельных комбинаций



Описанная выше специфика изменчивости характера щиткования задненосовой области, по-видимому, объясняется тем, что одни и те же комбинации могут образовываться из различных исходных соотношений. Это поясняет схема, предложенная Г. Петерсом (рис. 26). В качестве исходной здесь принимается соотношение $\frac{2}{1}$ прежде всего потому, что подобная комбинация характерна для всех остальных видов ящериц подрода собственно *Lacerta*. Кроме того, соотношение $\frac{2}{1}$ особенно часто встречается на Кавказском перешейке, где, как мы видели выше, находятся центры радиальной изменчивости ряда других признаков чешуйчатого покрова. Наконец, указанная комбинация в более или менее значительном числе случаев наблюдается по всему ареалу прыткой ящерицы, возможно, за исключением лишь Центральной и Западной Европы.

ОСОБЕННОСТИ ОКРАСКИ И РИСУНКА

Специфика окраски и рисунка тела имеет важное значение при изучении географической и внутривидовой изменчивости вида *Lacerta agilis*. Обычно различают два основных типа спинного рисунка, характерные для западной и восточной групп популяций. Первый из них характеризуется проходящей вдоль середины спины относительно узкой, слагающейся из темных пятен, вертебральной полосой, ограниченной с боков светлыми теменными линиями, разбивающимися иногда на отдельные черточки (рис. 27, а). Продольный ряд таких черточек, образованных светлой затылочной линией, бывает заметен и посередине вертебральной полосы. Для рисунка второго типа характерно наличие широкой спинной полосы окаймленной светлыми верхневисочными и разделенной по хребту светлой же затылочной линией (рис. 27, б). Таким образом затылочная полоса фактически слагается здесь из сдвоенного ряда темных, неправильной формы пятен. Первый из описанных рисунков мы будем называть в дальнейшем типом «*agilis*», а второй — типом «*exigua*». В различных районах ареала встречаются также в той или иной мере многочисленные особи с промежуточным типом спинной полосы, что, как мы увидим ниже, в значительной мере обусловлено явлением вторичной интерградации.

Отметим, что характеризующийся тремя светлыми продольными линиями рисунок типа «*exigua*» как бы повторяет в несколько измененном виде продольную полосатость, свойственную другим крупным представителям рода *Lacerta*: *L. trilineata* и *L. strigata*.

Помимо описанных выше, различают случаи, когда спинные полосы не выражены вовсе (абегг. *erythronotus* Fith). (рис. 27, б), или рисунок на одноцветно окрашенном теле отсутствует полностью (абегг. *immaculata* Dürigen). Примесь таких aberrаций,

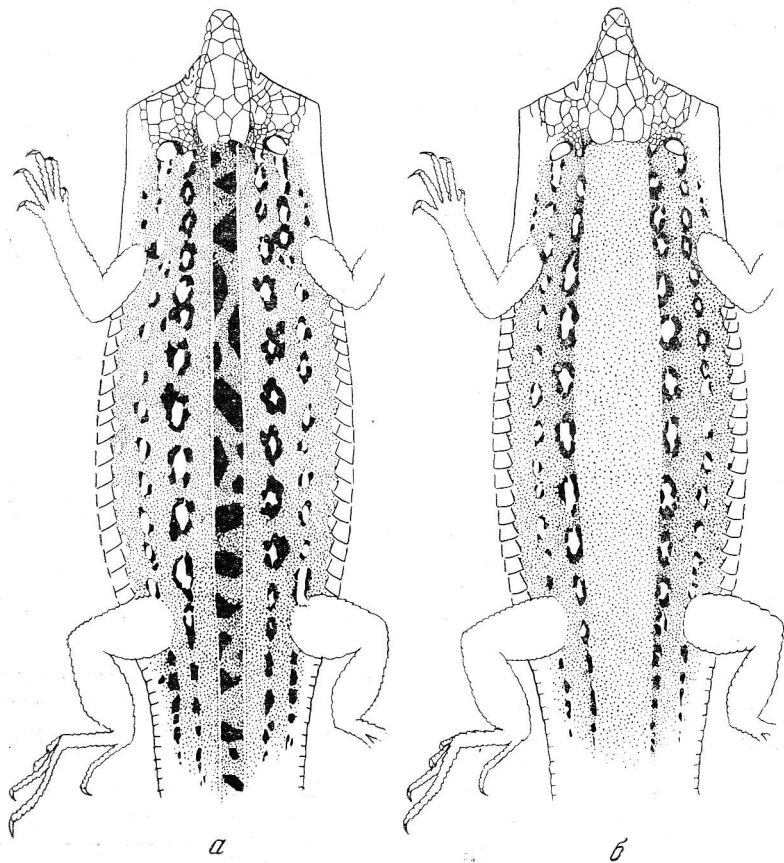


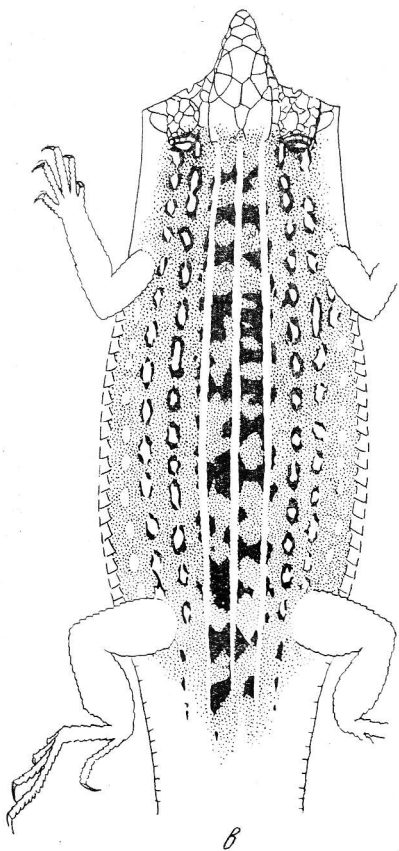
Рис. 27

Рисунок верхней стороны тела

а — *L. a. chersonensis*; б — то же *abernot erythrorus*;

местами весьма значительная, наблюдается, как правило, лишь в западной части ареала.

Говоря о различиях типов «*agilis*» и «*exigua*», следует учитывать также, что рисунок тела притких ящериц, как это было впервые отмечено Г. Петерсом, связан с количеством и формой спинных чешуй. Если узкая спинная полоса первого типа занимает 8—14 продольных рядов резко килеватых чешуй, то широкая сдвоенная полоса второго типа распространяется на 13—17 рядов, причем чешуй здесь более широкие и сравнительно слабо килеваты. У всех спинных полос обоого типа килеватость туловищных чешуй резко уменьшена.



в — *L. a. exigua* (по Сухову, 1948)

него Дона, Южного и Среднего Урала, а также всего Кавказа, как правило, зеленая. Доля самцов с коричнево-желтыми тонами в окраске брюха заметно выше в междуречьях Волги и Дона, в северо-западной Украине, Белоруссии и в некоторых популяциях Кавказа. В Закарпатье, Молдавии, южной Украине и некоторых районах Кавказа, а также восточнее Волги эти тона в окраске брюха самцов не участвуют вовсе. Не исключено, что наличие зеленых тонов в окраске верхней стороны тела обоих полов связано с повышенным режимом влажности местообитаний, т. е. мы встречаемся здесь с проявлением известного зоогеографического правила Глогера.

Наряду с рисунком большое значение имеет также общая прижизненная окраска верхней и нижней сторон тела отдельно у обоих полов. Специальное изучение этого вопроса (Баранов, 1970) показало, что зеленые самки наряду с коричневыми и бурыми особенно часто встречаются в некоторых популяциях Румынии, СССР — Молдавии, Правобережной Украины, Междуречья Волги и Дона, Предкавказья, Западного и Малого Кавказа и изредка также и в Волжско-Уральском междуречье и по средней Волге. Совсем нет зеленых самок в Закарпатье, Западной Украине, в районе Тирасполя и Одессы, на южных склонах Главного Кавказского хребта и в Северо-Западном Казахстане. В окраске нижней стороны тела самок, исключая большинство популяций Молдавии и Украины, преобладают зелено-голубые тона, а восточнее Волги коричнево-желтые тона почти исчезают. В Закарпатье, северо-западной Украине, Белоруссии, среднем Приуралье окраска верхней стороны тела самцов только коричневая, в популяциях же Румынии, Молдавии, южной Украины, ниж-

ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА ВИДА *LACERTA AGILIS*

Анализируя изложенные выше данные об изменчивости размеров тела, признаков чешуйчатого покрова и особенно прижизненной окраски и рисунка прыткой ящерицы, можно видеть, что рассматриваемый вид в целом распадается на две достаточно хорошо дифференцированные группы географических форм: западную и восточную. Именно объективное существование названных группировок привело в свое время Г. Ф. Сухова (1948) к ошибочному выводу о наличии двух самостоятельных видов *Lacerta agilis* L. и *Lacerta exigua* Eichw. Ниже мы постараемся показать, что существование достаточно хорошо различающихся восточной и западной групп популяций прыткой ящерицы связано с имевшим место вторичным разрывом некогда единого видового ареала исходного типа *Lacerta agilis*. Переходя к рассмотрению внутривидовой структуры вида, важно подчеркнуть, что все признаваемые в настоящее время подвидовые формы выделяются на основании прежде всего определенных комплексов окраски и чешуйчатого покрова, имеющих диагностическое значение и указывающих на их видовую самостоятельность. В своей совокупности подвидовые признаки, дополняя друг друга, позволяют точно диагностировать почти каждый подвид так, что достаточно бывает просмотреть серию из нескольких особей или даже единичные экземпляры, чтобы определить их подвидовую принадлежность.

В настоящее время можно считать доказанным существование у прыткой ящерицы 9 следующих подвидовых форм, относящихся к восточной и западной географическим группам.

Восточная группа

1. Прыткая ящерица грузинская *L. agilis grusinica* Peters, 1960.
2. Прыткая ящерица дагестанская *L. a. boemica* Suchow, 1929.
3. Прыткая ящерица короткохвостая *L. a. brevicaudata* Peters, 1958.
4. Прыткая ящерица йорская *L. a. iorensis* Peters et Muskhelischwili, 1968.
5. Прыткая ящерица восточная *L. a. exigua* (Eichwald, 1831).

Западная группа

6. Прыткая ящерица западная *L. a. agilis* Linnaeus, 1758.
7. Прыткая ящерица южная *L. a. chersonensis* Andrzejowski, 1832.
8. Прыткая ящерица добруджинская *L. a. euxinica* Fuhn et Vansea, 1964.

9. Прыткая ящерица боснийская *L. a. bosnica* Schreiber, 1912.
Характеристика вида в целом и описание каждой из подви-
довых форм приводятся ниже.

Прыткая ящерица — *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758

Terra typica (restricta) — Южная Швеция.

- 1758 — *Lacerta agilis* Linnaeus, part., Syst. Nat. Ed. 10. 1 : 203.
1768 — *Seps argus* Laurenti, Synops. Rept.: 61 (Вена).
1768 — *Seps caeruleus* Laurenti, Synops. Aept.: 62 (Вена).
1768 — *Seps ruber* Laurenti, Synops. Rept.: 62 (Вена).
1789 — *Lacerta punctata* Hablitzl, Phys. Beschrg. Taur. Statth.: 342 (Крым).
1789 — *Lacerta pardus* Razumowsky, Hist. nat. Jorat, 1 : 107 (Швейцария).
1798 — *Seps stellatus* Schrank, Fauna boica, 1 : 286 (Бавария).
1802 — *Lacerta stripium* Daudin, Hist. nat. Rept., 3 : 155 (Париж).
1802 — *Lacerta laurentii* Daudin, Hist. nat. Rept., 3 : 227.
1802 — *Lacerta arenicola* Daudin, Hist. nat. Rept., 3 : 230.
1804 — *Lacerta anguiformes* Sheppard, Transact. Linn. Soc., London, 7 : 51 (Ан-
глия).
1814 — *Lacerta europaea* Pallas, part. Zoogr. rosso — asiat., 3 : 29 (Европа).
1828 — *Lacerta sepium* Bory (ex errore) Res. Erpetol. Hist. nat. Rept., : 105.
1831 — *Lacerta exigua* Eichwald, Zool. spec. Ross. Polon., 3 : 188 (Урал).
1831 — *Lacerta muralis* Eichwald (part.), Zool. spec. 3 : 189.
1832 — *Lacerta chersonensis* Andrzejowski, Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou,
(2)2 : 327 (окр. Херсона).
1834 — *Lacerta sylvicola* Eversmann, Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou (2)3 :
344 (между Симбирском и Сызранью).
1837 — *Lacerta viridis* Rathke, Mem. Ac. Petersb., 111 : 299.
1841 — *Lacerta viridis* var. *colchica* Eichwald, Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou,
7 : 83 (Черноморское побережье Грузии).
1851 — *Lacerta sericea* Glückselig, Lotos, Prag, 1 : 113 (Пара).
1856 — *Lacerta dilepis* Lichtenstein, Nomencl. Rept. Amph. Mus. zool. berlin : 14
(киргизские степи).
1868 — *Lacerta kochi* Gistel, Die Lurche Europás (in: Blicke in das Leben der
Natur) : 146 (Италия).
1868 — *Lacerta italica* Gistel, то же. 147.
1874 — *Lacerta doniensis* Bedriaga, Entst. Fabr. Eidechs, : 14 (Дон у Воронежа
и Волга у Самары).
1886 — *Lacerta paradoxa* Bedriaga, Abh. senckenberg. naturf. Ges., Frankiurt
a/M, 14, 3 : 170 (Сухуми, окр. Киева, Крым, Константинополь (?)).
1929 — *Lacerta boemica* Suchow, 36, праць зоомузею, УАН, Труды фіз-мат.
від., Київ, 13 : 116 (г. Орджоникдзе).

Описание¹. $L_{\min-max}$ 30,0—114,0 $L_{cd_{\min-max}}$ 36,0—190,5. Са-
мые крупные особи встречаются в Крыму и на Кавказе. Разме-
ры туловища и хвоста убывают в северном, восточном и запад-
ном направлениях.

$\frac{L_{cd}}{L_{\min-max}}$ 1,24—2,03. Для дифференциации прытких
ящериц от всех других видов зеленых ящериц весьма надежным
признаком является относительная коротконогость первых. Так,
у самцов прытких ящериц длина задних ног составляет 32—52%,

¹ Более детальные сведения приведены в описаниях подвигов.

а у самок 34—47% длины туловища. Самые длинноногие особи встречены в Грузии.

$Sq_{\min-max}$ 33—54, самое высокое число у кавказских особей ($49,19 \pm 0,45$ у особей из Сухуми), уменьшается у западных и восточных популяций. В среднем число чешуй вокруг середины туловища более высокое у самцов.

$Ventr_{\min-max}$ 23—34. Самые низкие показатели этого признака в области Причерноморья — от Молдавии до Нальчика. Севернее, западнее и восточнее этого района число брюшных щитков возрастает. У самок количество брюшных щитков несколько выше, чем у самцов.

$P_{\min-max}$ 9—18. У самцов бедренных пор относительно (на 0,2—0,3) больше. Максимум этого признака на Кавказе, минимум у венгерско-трансильванской популяции.

$G_{\min-max}$ 14—25; зависимость от пола не выражена.

Количество зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками обычно незначительно, у многих восточных популяций особи с зернышками отсутствуют. Максимально этот признак выражен у *L. a. boemica* (у $96,0 \pm 2,7\%$). Задненосовых щитков 1—3, у западных популяций чаще 1, восточных — 2. Скуловых 0—6, у некоторых западных популяций 1, чаще 2. Анальный щиток у самцов относительно более широкий, чем у самок. Максимальных значений отношение его ширины к длине достигает там, где обитают более крупные особи, т. е. у восточных популяций. Абсолютный максимум этого индекса (2,7) найден у самцов севанской популяции. Данный индекс у сибирских популяций выше, чем у западноевропейских (при отсутствии различий в размерах туловища). Анальный щиток спереди окружен одним (чаще на западе ареала) или двумя (у восточных популяций) полукругами более мелких преанальных щитков. Пара центральных преанальных щитков увеличена у 100% особей с Кавказа и постепенно количество особей с этим признаком уменьшается, причем совсем отсутствуют увеличенные преанальные у особей западноевропейских популяций.

Окраска и рисунок. У особей западных популяций преобладают бурые тона (у самцов в брачный период зеленеют бока). У ящериц с юга и востока ареала самцы (а иногда и самки) зеленые. Количество зеленых особей возрастает обычно у более старых возрастных категорий. Горло и брюхо варьирует от белого до зеленого цвета (особенно у особей из Причерноморья и некоторых других восточных популяций). Для подавляющего большинства притких ящериц (особенно молодых и самок) характерно наличие темной продольной полосы посередине спины, более узкой у западных популяций, широкой — на востоке ареала. Эта темная спинная полоса, как правило, ограничена по сторонам светлыми теменными линиями, а у восточных ящериц к ним прибавляется еще одна светлая линия — хребтовая, которая делит широкую спинную полосу; в этом случае на спине

ящерицы четко выделяются три светлые линии. Первый вариант рисунка (с двумя линиями), как уже говорилось выше, относят к типу «*agilis*», второй (с тремя линиями) — к типу «*exigua*». Учитывая, что между отдельными формами прыткой ящерицы существуют широкие зоны интерградации, становится понятным то большое разнообразие рисунка, исходными для которого являются указанные выше типы.

На темной спинной полосе могут быть темно-бурые или черные пятна (от точек до крупных пятен, закрывающих почти сплошь спинную полосу). На боках туловища хорошо выделяются у большинства особей 2—3 ряда светлых «глазков», отороченных темным. Элементы светлых и темных полос продолжают и на хвосте. Светлые глазки и темные точки покрывают сверху также и конечности.

Прыткая ящерица грузинская — *Lacerta agilis grusinica* Peters, 1960

Terra typica: Сухуми, Абхазия.

1841 — *Lacerta viridis* var. *colchica* Eichwald, (Part) Nouv. Mem. Soc. Natural. Moscou, 7—83 (Абхазия).

1886 — *Lacerta paradoxa* Bedriaga. Abh. Senck. Ges., XIV, 170; 114 (Сухуми, Трабзон).

1948 — *Lacerta exigua paradoxa*, Сухов, Труды Зоол. ин-та АН СССР, VII.

1960 — *Lacerta agilis grusinica* Peters, Zool. Anzeiger, Bd. 86: 179.

Описание¹. $L_{\min-\max}$ ad 57—105; $L_{\sigma\sigma}$ ($n=28$) 57—92 ($75,8 \pm 0,25$), $L_{\text{♀♀}}$ ($n=21$) 59—105 ($76,0 \pm 0,24$); $L_{\text{cd. min-max}}$ ad 140—170; $\frac{L_{\text{cd.}}}{L}$ $\sigma\sigma$ ($n=6$) 1,68—1,86 ($1,79 \pm 0,03$); ♀♀ ($n=7$) 1,51—1,71 ($1,6 \pm 0,03$); $Sq_{\min-\max}$ ad. 44—54, $\sigma\sigma$ ($n=23$) 44—54 ($49,44 \pm 0,54$); ♀♀ ($n=22$) 44—54 ($48,86 \pm 0,43$); $Ventr. \min-\max$ 24—30, $\sigma\sigma$ ($n=23$) 24—28 ($25,96 \pm 0,27$); ♀♀ ($n=22$) 27—30 ($28,09 \pm 0,16$); $P. f. \min-\max$ 12—18, $\sigma\sigma$ ($n=46$) 12—18 ($14,89 \pm 0,14$), ♀♀ ($n=43$) 12—17 ($15,07 \pm 0,18$); $G. \min-\max$ 15—23.

Между верхнересничными и надглазничными щитами у 7% особей ($n=43$) расположено 1—2 зернышка. Наиболее частое расположение щитков задненосовой области $\frac{2}{0}$ —39,5%, $\frac{1}{1}$ —16,3%, $\frac{1}{2}$ —12,8%, $\frac{1}{2}$ —7%, $\frac{3}{0}$ —2,3%. Примерно у 60% особей скуловой щиток отсутствует. Анальный индекс ($n=17$) 1,7—2,29 ($1,98 \pm 0,04$) у самцов и 1,37—2,12 ($1,79 \pm 0,05$) при $n=15$, у самок.

Окраска и рисунок. Молодые сверху с тремя светлыми продольными линиями, ограничивающими темную сдвоенную спинную полосу типа «*exigua*». По мере роста животного спинные полосы светлеют и постепенно исчезают, так и не разделившись

¹ По Петерсу (Peters, 1960, 1962) с добавлениями.

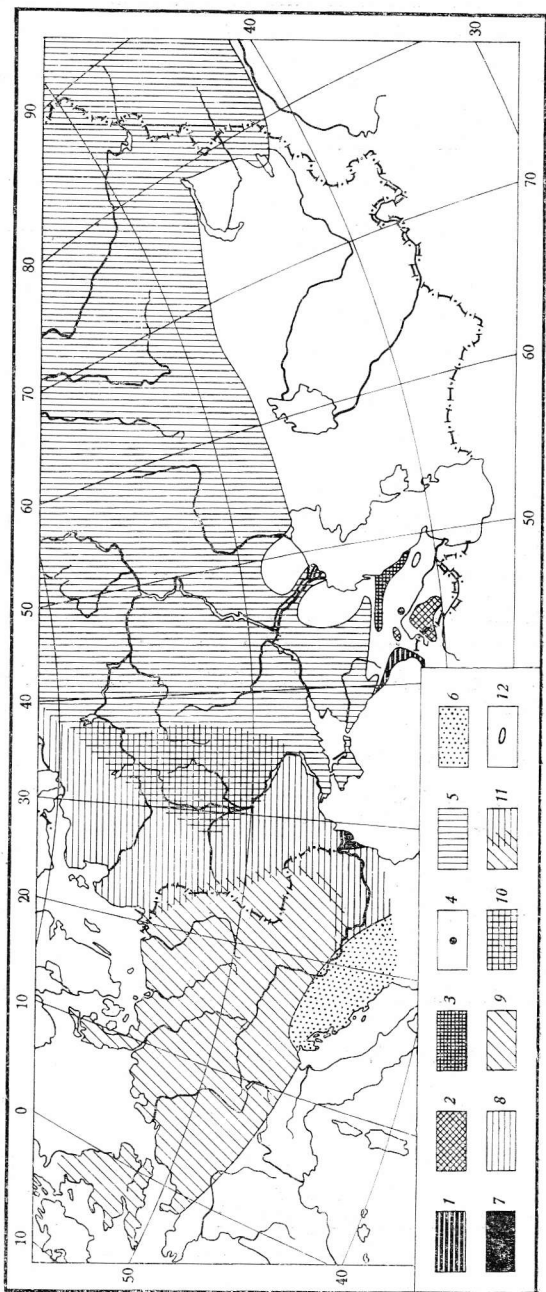


Рис. 28

Современные ареалы подвидовых форм прыткой ящерицы

1 — *L. a. grusinica*;

2 — *L. a. brevicaudata*;

3 — *L. a. boemica*;

4 — *L. a. torensis*;

5 — *L. a. exigua*;

6 — *L. a. bosnica*;

7 — *L. a. eximica*;

8 — *L. a. chersonensis*;

9 — *L. a. agilis*;

10 — зона вторичной интродукции

между *L. a. exigua* и *L.*

a. chersonensis;

11 — то же между *L. a. chersonensis* и *L. a.*

agilis;

12 — популяции

неустановленного подвидового

ранга

на характерные или у других форм прятких ящериц темные, неправильной формы пятна. Взрослые самцы и самки в подавляющем большинстве случаев однотонно зеленые (реже оливково-зеленые или коричневатые), с мелкими коричневатыми пятнышками и крапинами на боках. Спинные полосы у них полностью отсутствуют или же очертания их вдоль хребта едва угадываются. Светлые глазки по бокам тела, если они имеются, выражены лишь в шейной области. Общий тип окраски в целом очень напоминает описанную выше аберрацию *erythronotus*.

Распространение. Встречается в Западной Грузии и на юго-западе Краснодарского края, где наиболее северные местонахождения известны из района Сочи. Вне СССР населяет районы Северо-Восточной Турции по крайней мере до Трапзона на юго-востоке. На юго-западе Краснодарского края граничит с подвидом *L. a. exigua*, где между ними имеется, по-видимому, зона интерградации (рис. 28).

Пряткая ящерица дагестанская — *Lacerta agilis boemica* Suchow, 1929

Тегга туписа: Орджоникидзе, Северная Осетия.

1929 — *Lacerta boemica*, Сухов, Труды физ.-мат. вид. Всеукр. Акад. наук XIII: 116.

1936 — *Lacerta agilis boemia*, Терентьев, Чернов, Кратк. опред. земн. и пресн. СССР, Л.: 34.

Описание. $L_{\min-max}$ ad 84—107; $L \sigma\sigma$ ($n=156$) 84—107 ($87,6 \pm 1,29$); $L \text{♀♀}$ ($n=129$) 60—97 ($81,21 \pm 1,19$); $L_{cd_{\min-max}}$ 106—170; $L_{cd} \sigma\sigma$ ($n=152$) 106—170,6 ($141,6 \pm 4,87$), $L_{cd} \text{♀♀}$ ($n=126$) 86—156 ($126,7 \pm 3,33$); $\frac{L_{cd}}{L} \sigma\sigma$ ($n=82$) 1,58—2,05 ($1,74 \pm 0,03$) ♀♀ ($n=67$) 1,39—1,70 ($1,67 \pm 0,02$); $Sq_{\min-max}$ 38—49, $\sigma\sigma + \text{♀♀}$ (Нальчик — Орджоникидзе, $n=90$) 39—49 ($46,1 \pm 0,2$); (Дагестан), $\sigma\sigma$ ($n=137$) 38—49 ($45,2 \pm 0,29$), ♀♀ ($n=109$) 38—48 ($45,01 \pm 0,35$); $Ventr_{\min-max}$ 28—35 (Нальчик — Орджоникидзе), $\sigma\sigma$ ($n=65$) 27—33 ($26,9 \pm 0,2$), ♀♀ ($n=67$) 28—35 ($28,7 \pm 0,1$); (Дагестан); $\sigma\sigma$ ($n=132$) 28—35 ($30,5 \pm 0,15$), ♀♀ ($n=109$), 29—35 ($32,0 \pm 0,2$); $P_{i_{\min-max}}$ 13—19 (Нальчик — Орджоникидзе), $\sigma\sigma$ 13—18 ($16,2 \pm 0,1$), ♀♀ 13—18 ($15,7 \pm 0,1$); (Дагестан) $\sigma\sigma$ 13—18 ($15,41 \pm 0,15$), ♀♀ 13—19 ($15,26 \pm 0,12$). $G_{\min-max}$ 18—25 ($20,69 \pm 0,20$).

Между верхнересничными и надглазничными щитками у 95% особей ($n=272$) имеется 1—12 зернышек, образующих прерванный, реже сплошной ряд. Наиболее частое (87%) расположение щитков задненосовой области $\frac{2}{1}$. В незначительной примеси встречаются также комбинации $\frac{3}{1}$, $\frac{3}{2}$ и исключительно редко $\frac{2}{0}$.

Анальный щиток, как правило, окружен двумя рядами преанальных (3—10 во внутреннем и 9—16 во внешнем). Центральные щитки внутреннего ряда увеличены у 55% особей ($n=212$). Нередко (8—10%) впереди анального лежит один сильно расширенный преанальный. Индекс анального щитка $2,0 \pm 0,04$ у самцов ($n=57$) и $1,70 \pm 0,06$ у самок ($n=46$).

Окраска и рисунок. Верхняя сторона тела самцов зеленая, салатовая или оливково-бурая. Самки коричневато-бурые или коричневые, реже зеленые. Сдвоенная спинная затылочная линия «*exigua*» обычно хорошо выражена. Реже светлая затылочная линия простирается лишь до середины или задней трети спины, или же совсем отсутствует. В последнем случае, однако, слагающие ее пятна остаются разделенными на два параллельных ряда. На боках тела два или три продольных ряда светлых глазков, причем нередки случаи когда глазки среднего или нижнего ряда сливаются в пунктирную или даже сплошную полосу. У части особей рисунки отсутствуют вовсе (*aberg. im-maculata*) и тело одноцветно-зеленое или коричневато-бурое. У самцов в этом случае верхняя поверхность головы покрыта многочисленными червеобразными пятнышками и крапинами. У половозрелых самцов, а иногда и у старых самок в период размножения горло, бока и низ головы, включительно до груди, синие или фиолетово-синие. Брюхо желтоватое, зеленоватое или синевато-лиловое, часто с голубыми, синими или фиолетовыми пятнами на брюшных щитках, сливающимися иногда у самцов в яркие продольные полосы. Голубые, синие и фиолетовые тона особенно ярко выражены в период размножения, а также накануне ухода на зимовку осенью.

Распространение. Восточное Предкавказье от Дагестана на востоке через Чечено-Ингушетию и Северную Осетию, до центральной Кабардино-Балкарии на западе (см. рис. 28). В западной части ареала имеется зона интерградации с *L. a. exigua*.

Прыткая ящерица короткохвостая — *Lacerta agilis brevicaudata* Peters, 1958

Terra typica: Степанаван (Армения).

1878 — *Lacerta agilis* var. *orientalis* Кесслер (part.), Труды СПб., об-ва Еств. 8,2 : 151 (берег оз. Севан, Армения).

1939 — *Lacerta agilis exigua*, Чернов, Зоол. сборн. Арм. фил. АН СССР, 1 : 103.

1958 — *Lacerta agilis brevicaudata* Peters, Zool. Ib. Syst. 86 : 128 (Степанаван).

Описание. $L_{\min-max}$ ad 76—96; $L_{\sigma\sigma}$ ($n=110$) 76—93 ($81,2 \pm 1,19$); $L_{\text{♀♀}}$ ($n=151$) 82—96 ($84,0 \pm 1,23$); $L_{\text{cd.}\min-max}$ 68—92;
 $\frac{L_{\text{cd.}}}{L_{\text{.}}}$ $\sigma\sigma$ ($n=96$) 1,48—1,54 ($1,52 \pm 0,01$), ♀♀ ($n=112$) 1,32—1,45 ($1,34 \pm 0,01$); $Sq_{\min-max}$ $\sigma\sigma + \text{♀♀}$ ($n=254$) 40—54 ($45,7 \pm 0,1$), $Ventr_{\min-max}$ 25—32, $\sigma\sigma$ ($n=110$) 25—30 ($27,2 \pm 0,1$); ♀♀ ($n=151$) 25—32 ($28,1 \pm 0,4$); $P.f_{\min-max}$ $\sigma\sigma + \text{♀♀}$ 11—19, $\sigma\sigma$ ($n=110$)

12—19 ($14,5 \pm 0,1$), ♀♀ ($n=147$) 11—18 ($14,2 \pm 0,1$); $G_{\min-\max}$ ($n=98$) 15—23 ($18,6 \pm 0,21$).

Между верхнересничными и надглазничными щитками у 5% ($n=230$) имеется от 1 до 3 зернышек. Наиболее частое (65%) расположение щитков задненосовой области $\frac{2}{2}$. Реже наблюдается $\frac{2}{1}$ (12%), $\frac{2}{0}$ и $\frac{3}{0}$ (до 10%), $\frac{1}{2}$ и другие комбинации (5%). В целом для подвида очень характерно своеобразное расположение верхнего скулового щитка, выступающего на поверхность пилеуса и контактирующего с заднескуловым, предлобным, лобносовым и носовыми щитками. Подобная комбинация наблюдается в $78,2 \pm 1,8\%$ случаев (рис. 29). Анальный щиток окружен двумя рядами преанальных, причем средние анальные внутреннего ряда обычно заметно увеличены. Индекс анального щитка $2,36 \pm 0,04$ у самцов ($n=73$) и $1,77 \pm 0,02$ ($n=109$) у самок. Таким образом, самцы по анальному индексу показывают максимум для вида.

Окраска и рисунок. Молодые сверху с тремя светлыми продольными ювенильными полосками. По мере роста животного они постепенно становятся менее четкими, а ограниченное ими вдоль хребта темное пространство разбивается на два продольных ряда крупных темно-бурых или черных пятен, образующих двоянную спинную полосу типа «*exigua*». Ряды темных пятен, особенно у самок, появляются и на боках тела, где они местами окантованы белым (рис. 30). Общая окраска тела у самцов зеленая и салатовая, у самок коричневая, коричневато-бурая или реже, как и у самцов, зеленая. В последнем случае спинные полосы и боковые пятна полностью или частично исчезают (абегг. *erythronotus*). Встречаются и одноцветно-зеленые, без всякого рисунка самцы (абегг. *immaculata*). Нижняя сторона тела зеленоватая или белая, обычно с многочисленными темными пятнышками.

Распространение. Армянское нагорье в пределах Северной Армении и Южной Грузии, южные склоны центральной части Большого Кавказского хребта в Южной Осетии, а вне СССР — Северо-Восточная Турция. В Закавказье западнее Сурамского хребта не известна (см. рис. 28).

Прыткая ящерица иорская — *Lacerta agilis iorensis* Peters et Muskhelischwili, 1968

Terra typica: долина р. Иори близ г. Тианети (Грузия).
1968 — *Lacerta agilis iorensis* Peters et Muskhelischwili, Zool. Ib. Sust. 95: 214.

Описание¹. L. $\min-\max$ ad 74 — 90,5; L. ♂♂ ($n=37$) 74 — 90,5 ($85 \pm 0,08$); L. ♀♀ ($n=22$) 74—89 ($81 \pm 0,10$); L. $cd.\min-\max$, 85—126; $\frac{L. cd.}{L.}$, ♂♂ ($n=4$) 1,42—1,43; ♀♀ ($n=2$) 1,28—1,29;

¹ По Петерсу и Мухелишвили (Peters, Muskhelischwili, 1968).

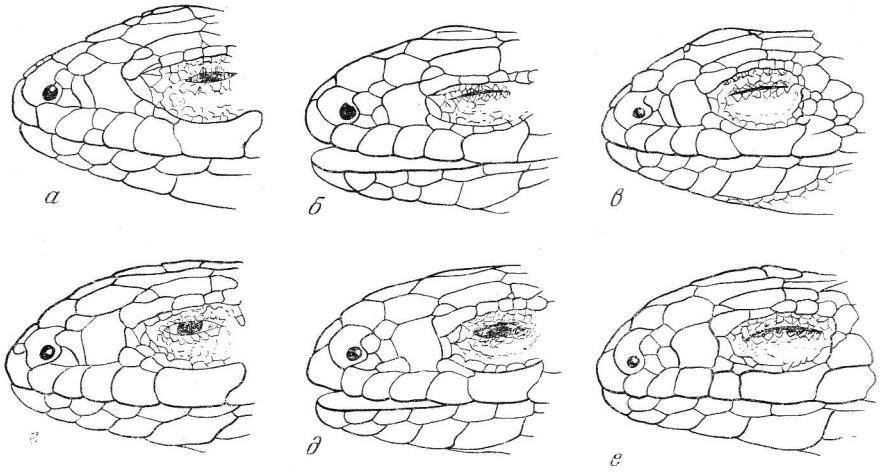


Рис. 29

Различные комбинации расположения щитков задненосовой области у *L. a. breicaudata* а—д) по сравнению с типичной комбинацией у *L. a. exigua* (е) (по Peters, 1958)

Sq._{min-max}. ♂♂+♀♀ (n=59) 38—46 (41,5±0,24); Ventr._{min-max} 25—32, ♂♂ (n=37) 25—30 (27,6±0,16); ♀♀ (n=22) 25—32 (29,0±0,33); P.f._{min-max} ♂♂+♀♀ 13—18, ♂♂ (n=37) 13—18 (16,0±0,13); ♀♀ (n=22) 13—18 (15,4±0,18); G._{min-max} (n=22) 15—24.

Между верхнересничными и надглазничными щитками у 73% особей (n=59) имеется одно (24% случаев), два (22%), три (17%) или совсем редко четыре зернышка. Наиболее частое расположение щитков задненосовой области — $\frac{2}{1}$ (наблюдается у 91,5% особей); остальные комбинации ($\frac{1}{2}$, $\frac{2}{2}$, $\frac{1}{1}$) встречаются в единичных случаях. Анальный окружен спереди двумя рядами преанальных щитков; средние щитки внутреннего ряда заметно расширены. Индекс анального щитка у самцов (n=31), 1,42—2,48 (1,9±0,04), у самок (n=11) (1,51±0,07).

Окраска и рисунок. Сдвоенная спинная полоса типа «*exigua*» у самцов и самок в той или иной степени всегда выражена; слагающие ее пятна сильно варьируют по величине, иногда очень крупные в светлой окантовке. Светлые продольные линии в средней части и по краям спинной полосы имеются или отсутствуют. На боках ряды различных по величине темных пятен. Общая окраска верхней стороны туловища светло-зеленая у самцов и серовато-коричневая у самок. Брюхо зеленоватое у самцов и беловатое у самок. Зеленые самки по всей видимости отсутствуют.

Распространение. Известен только из типовой территории в долине верхнего течения р. Иори (близ г. Тианети) в северной Грузии (см. рис. 28).

Пряткая ящерица восточная —
Lacerta agilis exigua Eichwald, 1831

Терра типика: Уральские горы.

- 1785 — *Lacerta viridis* Габлиц, Физ. опис. Таврич. обл. по ее местоположению и по всем трем царствам природы. СПб. (Крым).
1785 — *Lacerta punctata* Габлиц, там же (Крым).
1831 — *Lacerta exigua* Eichwald. Zool. spec. Ross. Polon., 3: 188. (Урал).
1831 — *Lacerta europaea* Pallas, Zoograph. Rosso-As. III, Petropoli (Крым).
1834 — *Lacerta sylvicola* Eversmann, Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou, (2)3: 344 (между Симбирском и Сызранью).
1856 — *Lacerta dilepis* Lichtenstein, Nomencl. Rept. Amph. Mus. zool. berlin.: 14 (киргизские степи).
1874 — *Lacerta doniensis* Bedriaga, Entst. Farb. Eidechs.: 14 (Дон у Воронежа и Волга у Самары).
1878 — *Lacerta agilis* var. *orientalis* Kessler, Tr. СПб. о-ва еств. 8,2: 151 (юго-восток Европейской России).
1887 — *Lacerta agilis* var. *exigua*, Boulenger, Cat. Liz. Brit. Mus., 3: 21.
1899 — *Lacerta agilis* var. *altaica* Kaschenko (syn. fide Boulenger 1920). Результ. алтайск. экспед.: 116 (Алтай).
1912 — *Lacerta agilis* var. *concolor* Schreiber, Herpetol. europ., Ed. 2: 482, (Крым).
1912 — *Lacerta agilis* var. *eremioides* Schreiber, Herpetol. europ. Ed. 2: 482, (Крым).
1926 — *Lacerta agilis tauridica* Suchow, 36. праць зоол. муз. АН УРСР, 2: 327 (Крым).
1960 — *Lacerta agilis exigua* Mertens u. Wermuth, Die Amph. u. Rept. Europas.: 101.

Описание. $L_{\min-\max}$ 30,0—114,0 (данные из разных мест ареала представлены в табл. 1.); $L_{cd,\min-\max}$ 36,0—190,5; $\frac{L_{cd}}{L}$ ♂♂ (по данным из Крыма) ♂♂ 1,58—2,03 ($M=1,74\pm 0,02$; $n=27$); ♀♀ 1,38—1,68 ($M=1,50\pm 0,02$; $n=22$). $Sq_{\min-\max}$ 38—54 (данные из разных мест ареала представлены в табл. 2, кроме того: $42,10\pm 0,35$ (для особей из Томска), $42,50\pm 0,46$ (Горно-алтайск), $44,93\pm 0,57$ (ст. Иланская, восточнее Красноярска). $Ventr_{\min-\max}$ ♂♂ 23—32 (см. табл. 2) ♀♀ 25—34 (видовой максимум). $P_{f,\min-\max}$ 12—18 (средние показатели см. табл. 2). $G_{\min-\max}$ 15—23 (средние показатели — табл. 2).

Зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками обычно отсутствуют (их количество несколько возрастает у западных популяций: так, у крымских особей они встречаются у $30,6\pm 3,8\%$, в Западном Предкавказье — только у $1,0\pm 0,5\%$,

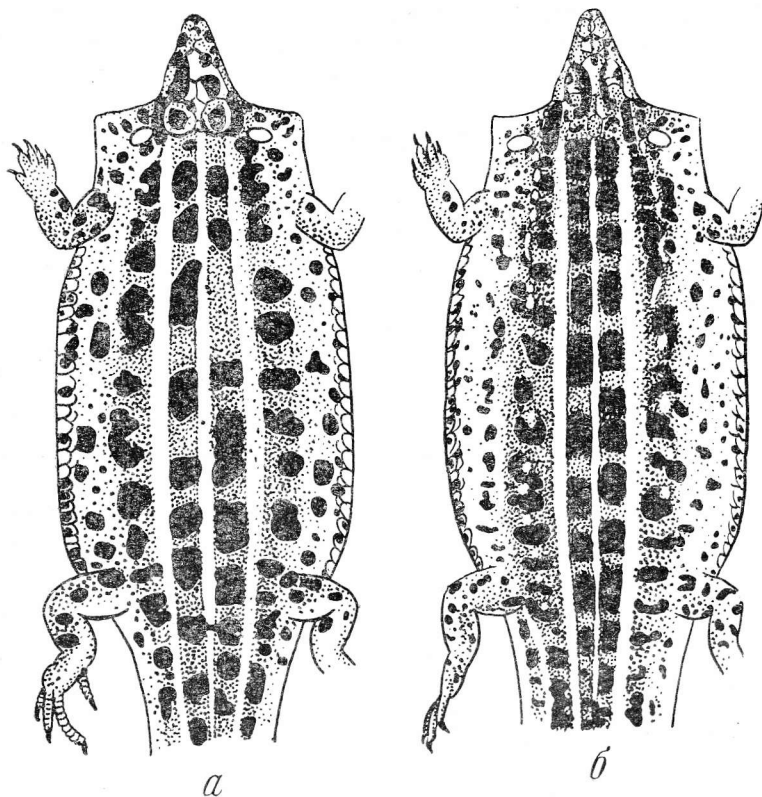
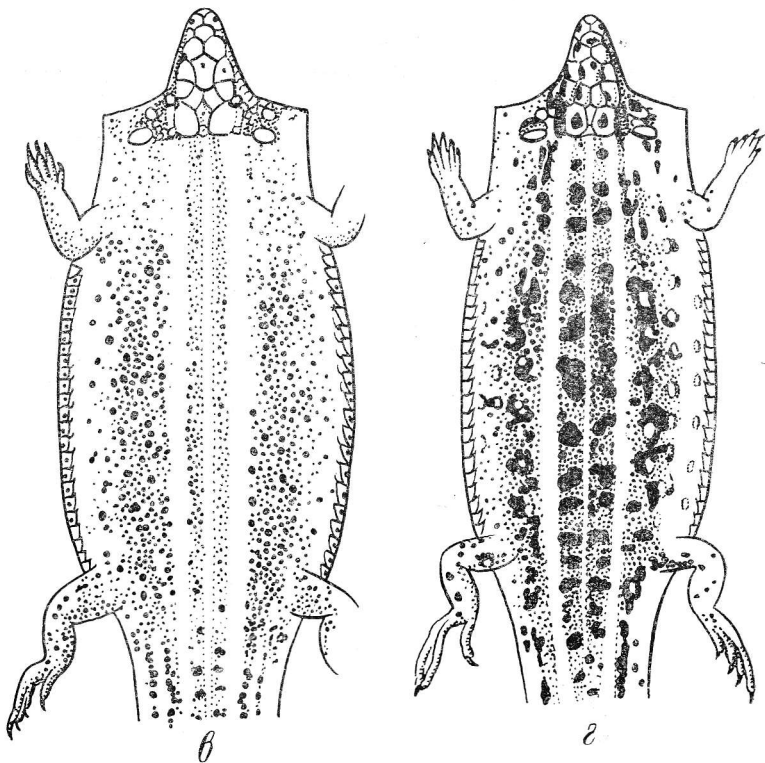


Рис. 30

Различные типы рисунка верхней стороны тела у самок *L. a. brevicaudata* (a—b), по сравнению с типичным рисунком самки *L. a. exigua* (z), б—зеленая самка, окрашенная по типу *L. a. grusin'ca* (Peters, 1958)

в Горьковской обл. у 328 экз. ящериц зернышки не найдены). Задненосовых щитков обычно 2 (см. рис. 24), скуловых также 2, следовательно, в отличие от западной и южной прыткой ящерицы — у восточной наиболее обычная комбинация в задненосовой области $\frac{2}{2}$. Количество скуловых, как правило, возрастает у восточных популяций. Так, у особей из Крыма комбинация $\frac{2}{2}$ найдена у 33,4% особей, а $\frac{2}{1}$ у 25,8%. В Предкавказье максимум для комбинации $\frac{2}{2}$ доходит до $97,0 \pm 3,1\%$. Преанальные щитки обычно расположены двумя полукругами (в отличие от номинальной формы), пара средних щитков внутреннего круга, как правило, увеличены. Анальный щиток у самок почти всегда относительно шире, чем у самок; отношение его ширины к длине — 2,00—2,65. Широкая темная спинная полоса, разделенная светлой хребтовой линией занята 13—17 чешуями (у западных форм



прыткой ящерицы здесь в поперечном направлении 8—14 чешуй). Эта полоса кроме того, в отличие от *L. a. agilis*, *L. a. bosnica*, *L. a. euxinica* и *L. a. chersonensis*, не выделяется ребристой чешуи.

Рисунок и окраска. Пилеус и спина половозрелых самцов преимущественно (до 75%) зеленая, самки бурые (иногда зеленый цвет бывает и у самок). Бурые самцы чаще (до 90%) встречаются в междуречье Волги и Урала. В основе рисунка спины восточных прытких ящериц три непрерывные светлые линии (две теменные и одна хребтовая). Как было показано выше, у особей западных форм в основе рисунка чаще выступают две светлые теменные линии. В зонах интерградации и некоторых других местах возможны находки особей, уклоняющихся от этой схемы рисунка спины. Так, например, теменные полосы могут прерываться (у особей из крайне восточных популяций). Наибольшее число отклонений окраски и рисунка отмечено у особей из Восточного Казахстана и Алтая. Не исключено, что в результате специальных исследований там будут описаны новые формы или восстановлена форма «*altaica*», описанная еще в 1899 г. Н. Ф. Кашенко.

Т а б л и ц а 1

Размеры тела *L. a. exigua* из разных мест ареала (по данным В. К. Булахова, Н. Ф. Константиновой, Н. Н. Щербака, В. К. Жарковой, Л. В. Турутиной, Н. М. Окуловой, А. С. Баранова)

n	Пол	L	
		M ± m	L. cd.
<i>Юго-Восток Украины</i>			
240	♂ + ♀	68,95 ± 0,23	159,3 ± 1,48
<i>Крым</i>			
253	♂	30—108; 84,7 ± 1,20	36,3—190,5
	♀	30—114; 82 ± 1,20	36,0—165,0
<i>Рязанская обл., лесостепь</i>			
33	♂	73,33 ± 1,03	114,0 ± 2,51
	♀	71,9 ± 1,64	116,6 ± 3,5
<i>Лес</i>			
54	♂	71,44 ± 3,67	122,0 ± 4,45
	♀	75,42 ± 1,23	116,6 ± 3,5
<i>Горьковская обл., популяция I</i>			
30	♂	75,2 ± 0,74	121,58 ± 2,4
63	♀	74,48 ± 0,76	115,98 ± 1,2
<i>Популяция II</i>			
32	♂	73,31 ± 1,31	126,36 ± 2,96
87	♀	80,55 ± 0,84	120,71 ± 1,6
<i>Популяция III</i>			
36	♂	73,92 ± 1,43	119,6 ± 2,72
80	♀	79,59 ± 1,04	122 ± 1,8
<i>Междуречье Волга—Урал</i>			
26	♂	80,3 ± 3,8	135,1 ± 8,6
19	♀	76,8 ± 3,7	126,9 ± 5,7
<i>Окрестности г. Кургана</i>			
8	♂	M=80,56	M=121,25
16	♀	M=83,91	M=128,75

Рисунок верхней поверхности туловища как самцов, так и самок, дополняется яркими светлыми «глазками», которые в два—три ряда расположены на боках. Горло самцов желто-зеленое у 50—75% особей. В окраске брюха как самцов, так и самок часто присутствуют зеленые тона (в Восточном Казахста-

Таблица 2
Сравнение данных по некоторым признакам фоллидоза из разных мест ареала *L. a. exigua*

Район, автор	n	Пол	Sq min-max M±m	Ventr. min-max M±m	P. f. min-max M±m	G. min-max M±m	Задненосовые щадки, % или M	Скуловые щит- ки, M или %	
Юго-Вост. УССР (Булахов и др.)	240	♂+♀	45, 29±0, 2	29, 51±0, 12	14, 71±0, 07	19, 8±0, 1	2, 326±0, 03	1, 946±0, 03	
Крым (Щербак, 1966)	253	♂+♀	38—50	—	12—18	—	—	—	
		♂+♀	43, 73±0, 14	—	14, 7±0, 06	—	2 у 75%	2 у 51, 2%	
		♂	—	23—29	—	—	—	—	—
		♀	—	26, 3±0, 09 25—31	—	—	—	—	—
Западное Предкавказье (Луккина)	617	♂+♀	40—54 46, 0±0, 16	—	12—18 15, 06±0, 6	21, 0±0, 9	2, 0±0, 05	2, 0±0, 04	
		♂	45, 66±0, 39	28, 5±0, 27	14, 2±0, 44	19, 2±0, 26	—	—	—
Рязанская обл. (Жаркова)	33	♀	44, 48±0, 59	30, 03±0, 21	13, 48±0, 23	20, 09±0, 74	—	—	
		♂	46, 2±1, 14	28, 21±0, 65	14, 01±0, 32	19, 12±0, 2	1, 81±0, 04	1, 91±0, 05	
Лес	54	♂	44, 0±1, 82	30, 01±0, 75	14, 74±0, 57	19, 53±0, 3	—	—	
		♀	—	—	—	—	—	—	
Горьковская обл. (Турутина)	30	♂	44, 4±0, 39	31, 6±0, 21	14, 77±0, 22	20, 73±0, 27	1, 87±0, 06	1, 86±0, 04	
		♀	41, 34±0, 43	32, 87±0, 16	14, 32±0, 14	20, 52±0, 24	—	—	
Ст. Пустынь	63	♂	44, 69±0, 35	30, 41±0, 21	14, 85±0, 18	19, 66±0, 25	1, 78±0, 07	1, 59±0, 05	
		♀	44, 33±0, 22	32, 29±0, 14	14, 53±0, 13	20, 1±0, 16	—	—	
Сухобезводное	87	♂	46, 97±0, 37	31, 03±0, 21	14, 67±0, 16	20, 56±0, 19	1, 69±0, 8	1, 76±0, 05	
		♀	46, 13±0, 28	32, 98±0, 11	14, 46±0, 1	20, 39±0, 17	—	—	
Шеманиха	36	♂	—	—	—	—	—	—	
		♀	—	—	—	—	—	—	
Казахстан, Курган (Баранов)	8	♂	45, 0	—	14, 37	21, 87	1, 87	1, 37	
		♀	43, 75	—	14, 37	21, 53	1, 87	1, 37	

не встречено 10—45% самок с зеленым брюхом, напротив, зеленые тона отсутствуют в окраске брюха особей из междуречья Волги и Урала). Встречаются и полные меланисты.

Распространение. Западная граница ареала подвида проходит приблизительно (широкая зона интерградации) через Ленинград—Новгород—Калинин—Москву—Курск—Днепропетровск—Крым. На юге ее распространение ограничено северными склонами Большого Кавказа, на востоке—граница видового ареала, доходящая на востоке до Байкала, Тувы и Иссык-Куля (см. рис. 28).

Прыткая ящерица боснийская — *Lacerta agilis bosnica* Schreiber, 1912

Terra typica: Босния (Западная Болгария).

- 1897 — *Lacerta agilis* var. *spinalis* Werner (Part) Rept. Amph. Oesterr.—Ung.; 39.
1912 — *Lacerta agilis* var. *bosnica* Schreiber, Herpet. Europ. ed 2: 483, 944 (Босния).
1940 — *Lacerta agilis bosnica*, Mertens' und L. Muller, Abh. senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt am Main, 451: 43.

Описание. Наименее изученная из всех подвидовых форм прыткой ящерицы. $L_{\min-max}$ ♂♂+♀♀ 72—87; $Sq_{\min-max}$ ♂♂+♀♀ ($n=15$) 30—39, в среднем 36; P.f. 10—14, в среднем 12; $G_{\min-max}$ 13—17, в среднем 15.

Наиболее обычное расположение щитков задненосовой области (около 60%) — $1/1$. Реже встречаются соотношения $1/2$ и $2/2$ и $2/0$. Спинная чешуя несет на себе сравнительно слабо выраженные ребрышки и не резко отличается от боковой. Анальный щиток окружен спереди обычно одним рядом преанальных.

Окраска и рисунок. Ограниченная светлыми темными линиями спинная полоса типа «*exigua*» разделена посередине сплошной затылочной линией. Тело самцов полностью или только на боках зеленое; в последнем случае верхняя сторона головы и спина бурая или буровато-коричневая. Самки серовато-коричневые или бурые.

Распространение. Западная и, вероятно, северо-восточная Болгария, Югославия (см. рис. 28).

Прыткая ящерица западная — *Lacerta agilis agilis* Linnaeus, 1758

Terra typica restricta: Южная Швеция.

- 1804 — *Lacerta agilis grisea* Hermann, Observ. zool., 1: 258 (Штрассбург).
1826 — *Lacerta agilis* var. *erythronotus* Fitzinger, Neue Classif. Rept.: 51.
1874 — *Lacerta agilis* var. *ischliensis* Bedriaga, Entst. Farb. Eidechs.: 18 (Ишл.)
1897 — *Lacerta agilis* var. *albolineata* Dürigen, Deutschl. Amph. Rept.: 153 (Германия).
1897 — *Lacerta agilis* var. *immaculata* Dürigen, Deutschl. Amph. Rept.: 153 (Германия).
1897 — *Lacerta agilis* var. *melanota* Dürigen, Deutschl. Amph. Rept.: 153 (Германия).

- 1897 — *Lacerta agilis* var. *nigricans* Dürigen, Deutschl. Amph. Rept.: 153 (Германия).
 1897 — *Lacerta agilis* var. *annulata* Werner, Rept. Amph. Österr.—Ungarn.: 30 (Австро-Венгрия).
 1897 — *Lacerta agilis* var. *dorsalis* Werner, Rept. Amph. Österr.—Ungarn.: 30 (Австро-Венгрия).
 1897 — *Lacerta agilis* var. *spinalis* Werner, Rept. Amph. Österr.—Ungarn.: 30 (Австро-Венгрия).
 1915 — *Lacerta agilis agilis*, Никольский, Фауна России, Рептилии, 1: 292.

Описание¹. L._{min-max} ad. 50—98, L. ♂♂ ($n=68$) 50—86 ($69,2 \pm 1,13$); L. ♀♀ ($n=73$) 65—98 ($78,1 \pm 0,73$); L. cd._{min-max} ♂♂

102—130 ($M=119$); ♀♀ 80—138 ($M=115,41$). $\frac{L. cd.}{L.}$ ♂♂ ($n=33$)

1,24—1,86; ♀♀ ($n=36$) 1,18—1,81. Sq._{min-max} 33—49, ♂♂ ($n=53$) 35—46 ($39 \pm 0,36$); ♀♀ ($n=73$) 33—45 ($38 \pm 0,23$). Sq. ♂♂ + ♀♀² ($n=15$) 40, 26. Ventr._{min-max} 25—32, ♂♂ ($n=56$) 25—30 ($28 \pm 0,2$); ♀♀ ($n=68$) 28—32 ($30 \pm 0,12$); P.f._{min-max} 9—16, ♂♂ ($n=53$) 11—15 ($12 \pm 0,15$); 13±0,16; ♀♀ ($n=72$) 9—15 ($13 \pm 0,21$); ♂♂ + ♀♀² ($n=15$) 12, 73; G._{min-max} 14—22, ♂♂ ($n=52$) 14—22 ($18 \pm 0,2$); ♀♀ ($n=69$) 14—22 ($18 \pm 0,18$). G. ♂♂ + ♀♀² ($n=15$) 19,53.

Зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками имеются у 36% ($n=15^2$). Характер щиткования задне-носовой области (задне-носовые/скуловые) = $\frac{1}{2}$. У особей из Румынии ($n=252$) $\frac{1}{2}$ = 36,5%; $\frac{1}{1}$ = 34%; $\frac{1}{1} - \frac{1}{2}$ = 10,3%, остальные комбинации не превышают 3,5%. У особей из Англии ($n=15$) задне-носовых 1—63,4%, 2—36,6%, скуловых 0—3,3%, 1—9,9%, 2—83,5%, 3—3,3%. Преанальные щитки расположены в один ряд ($M=7,46^2$), два ряда встречаются редко, и только у особей из восточной части ареала подвида. Анальный щиток у ♂♂ всегда шире, чем у ♀♀.

Окраска и рисунок. У самцов pileus и спина бурые (до 100%), бока зеленые, самки — бурые. Спинные линии — белые, как правило две; иногда выражены 3 линии: две теменные и одна хребтовая (сплошная отсутствует не менее, чем у 75%), у самок сплошные полосы на боках отсутствуют у 100%. Темная спинная полоса от темно-коричневого до красно-коричневого цвета, ее ширина соответствует размерам двух внутренних половинок теменных щитков или 8—14 килеватых чешуй поперек, посередине более светлая (серая или светло-коричневая). На этом фоне может быть замечен пунктир более светлых пятен (остатки хребтовой линии). На темной спинной полосе часто выделяются разнообразные по форме темно-коричневые или черные пятна. Бока туловища с одним-двумя рядами темных пятен и «глазков». Брюхо — зеленое, у самок — беловатое, иногда с темными пятнышками.

¹ По Фун, Ванци (Fuhn, Vancsa, 1964), материалы из Румынии.

² По материалам из Англии (колл. Брит. музея).

Распространение: Франция, Бельгия, Голландия, Дания, Англия, Швеция, ФРГ, ГДР, Польша, Швейцария, Австрия, Венгрия, Чехословакия, Северо-Западная Югославия, Западная Румыния на юг и восток до границы предгорий Карпат и равнинных степей, в Молдове до р. Серет). В СССР особи, относимые к номинальной форме, найдены в Закарпатской и частично во Львовской и Ивано-Франковской областях УССР, а также на западе Молдавии. Восточнее начинается зона гибридизации с *L. a. chersonensis* (рис. 28).

Пряткая ящерица южная —

***Lacerta agilis chersonensis* Andrzejowski, 1832**

Terra typica restricta: Херсон; Волынь (УССР).

- 1832 — *Lacerta chersonensis* Andrzejowski, Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou, (2), 2: 327.
 1916 — *Lacerta agilis* var. *chersonensis*, Boulenger, Transact. zool. Soc. London, 21: 27.
 1949 — *Lacerta agilis agilis* (part.) Терентьев, Чернов. Определитель пресмык. и земн. М.: 181.
 1960 — *Lacerta agilis chersonensis* Mertens u. Wermuth, Die Amphibien und Reptilien Europas: 101.

Описание¹ *L. min-max*, ad 64—94; *L. ♂♂* ($n=23$, Валахия) 64—82 ($72,9 \pm 1,05$); ($n=47$, Молдова) 68—91 ($78,7 \pm 0,75$); *L. ♀♀* ($n=25$, Валахия) 64—84 ($71,1 \pm 1,02$); ($n=31$, Молдова) 70—94 ($83,8 \pm 1,05$). *L. cd. ♂♂* 98—156 (115); *L. cd. ♀♀* 84—117 (103). $\frac{L. cd.}{L.}$ *♂♂* ($n=6$, Валахия) 1,58—1,90 ($1,73 \pm 0,04$); ($n=13$, Молдова) 1,60—1,75 ($1,69 \pm 0,008$); $\frac{L. cd.}{L.}$ *♀♀* ($n=15$, Валахия) 1,30—1,64 ($1,49 \pm 0,02$); ($n=13$, Молдова) 1,36—1,54 ($1,46 \pm 0,13$). *Sq. min-max ♂♂ + ♀♀* ($n=65$, Валахия) 37—49 ($41,5 \pm 2,13$); ($n=79$, Молдова) 36—47 ($40,2 \pm 0,25$). *Ventr. min-max ♂♂* ($n=34$, Валахия) 25—29 ($27,1 \pm 0,2$); ($n=49$, Молдова) 26—29 ($27,7 \pm 0,14$); *Ventr. ♀♀* ($n=31$, Валахия) 26—32 ($29,2 \pm 0,2$); ($n=31$, Молдова) 28—34 ($29,3 \pm 0,2$). *P. f. min-max ♂♂ + ♀♀* ($n=65$, Валахия) 11—18 ($14,5 \pm 0,16$); *P. f. ♂♂* ($n=49$, Молдова) 12—19 ($14,5 \pm 0,15$); *P. f. ♀♀* ($n=31$, Молдова) 13—17 ($14,8 \pm 0,04$). *G. min-max ♂♂ + ♀♀* ($n=65$, Валахия) 15—23 ($18,8 \pm 0,2$), ($n=80$, Молдова) 14—25 ($18,4 \pm 0,19$).

Зернышки между верхнересничными и надглазничными ($n=172$) найдены у 4% особей. Задненосовых щитков 1—2, чаще один. Скуловых 0—2, чаще 1. Наиболее частая комбинация щитков в задненосовой области $\frac{1}{1}$ (59%), $\frac{1}{2}$ (10,4%) и $\frac{2}{1}$ (10%). Остальные комбинации занимают незначительное ме-

¹ По Фун, Ванци (Fuhn, Vancea, 1964), материалы ($n=72$) из юго-восточной Румынии.

(10,5%). Преанальные состоят из двух рядов, среди которых пара средних, как и у *L. a. exigua*, увеличены.

Рисунок и окраска. Пилеус у самцов светло-коричневатый, спинная полоса от песочного до шоколадно-коричневого цвета доходит до конца хвоста. Снаружи она окаймлена ярко белыми теменными линиями, которые не прерываются (так же, как и у самок). Форма, наиболее близкая к *L. a. chersonensis*.

Распространение. Обитает только в Добрудже, вблизи морского побережья, на песчаных пляжах и дюнах (см. рис. 28).

КРАТКИЕ СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОДВИДОВЫХ ФОРМ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

Наиболее частое (40%) расположение щитков задненосовой области $\frac{2}{0}$; реже наблюдаются комбинации $\frac{1}{1}$ и $\frac{1}{2}$; более чем у половины (60%) особей в популяции скуловой щиток не выражен. Зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками в числе 1—2 имеются у 7% особей. Sq. максимальное для вида (44—54; $M=49,16$). P. f. 12—18; $M=15,03$. Средний индекс анального щитка 1,98 у самцов, 1,79 у самок. Отношение длины хвоста к длине тела в среднем 1,79 у самцов и 1,61 у самок. Верхняя сторона тела самцов и самок зеленая, оливковая или коричневая, одноцветная без рисунка или со слабо проступающей сдвоенной спинной полосой типа «*exigua*» без окантовки из светлых линий. Бока тела с мелкими пятнышками, светлые глазки, если они имеются, расположены лишь в области шеи. *L. a. grusinica*

Самое частое (до 65%) расположение щитков задненосовой области $\frac{2}{2}$. Верхний скуловой обычно выступает на верхнюю сторону головы, где соприкасается с заднескуловыми, предлобным, лобноносowym и носовыми щитками. Зернышки между надглазничными и верхнересничными щитками в числе 1—3 имеются у 5% особей. Sq. 40—54, $M=45,7$; P. f. 11—19, $M=14,2$. Средний анальный индекс 2,36 у самцов и 1,77 у самок (абсолютный максимум для вида). Отношение длины хвоста к длине тела 1,48—1,54 у самцов, 1,32—1,45 у самок (одна из наиболее короткохвостых форм). Верхняя сторона тела самцов зеленая или салатовая, самок — коричневая, коричнево-бурая или, как у самцов, зеленая. Спинная полоса типа «*exigua*» слагается из сдвоенного ряда темных пятен; такого же типа пятна особенно крупные у самок, имеются обычно на боках тела, где они бывают окантованы белым (рис. 30). Встречаются особи с окраской и рисунком, как у *L. a. grusinica*, а также одноцветные, без всякого рисунка *L. a. brevicaudata*

В задненосовой области резко преобладает (до 92% особей) комбинация $\frac{2}{1}$, в остальных случаях чаще всего наблюдается $\frac{2}{2}$. Между верхнересничными и надглазничными щитками у 97% особей располагается до 12 зернышек, образующих пре-

рванный или сплошной ряд. Sq. 38—49, $M=49,2$; P. f. 13—19, $M=15,9$ (абсолютный максимум для вида). Средний индекс анального щитка у самцов 2,0, у самок—1,77 (у самок резко снижен). Центральные щитки внутреннего ряда преанальных увеличены примерно у 60% особей; нередко впереди анального расположен один крупный преанальный. Отношение длины хвоста к длине тела в среднем 1,74 у самцов и 1,67 у самок, половой диморфизм, в отличие от других подвидов, по этому признаку не выражен. Окраска верхней стороны тела самцов зеленая или оливковая, у самок коричневая, коричневато-бурая, реже—зеленая. Спинная полоса типа «*exigua*» обычно хорошо выражена, встречаются особи лишенные рисунка вовсе. В период размножения и осенью горло, бока головы и шеи, а также грудь приобретают яркую сине-голубую окраску; синие, голубые или фиолетовые пятна появляются иногда и на брюхе *L. a. boemica*

В задненосовой области резко (до 92%) преобладают $\frac{2}{1}$, в остальных случаях наблюдаются $\frac{2}{2}$ или $\frac{1}{2}$. Между верхнересничными и надглазничными щитками у 64% особей лежит от 1 до 4 зернышек Sq. 38—46, $M=41,5$; P. f. 13—18, $M=15,8$. Средний индекс анального щитка 1,9 у самцов и 1,5 у самок. Отношение длины хвоста к длине тела 1,42—1,43 у самцов и 1,28—1,29 у самок (самый короткохвостый подвид). Окраска зеленая или оливковая у самцов, коричневая или коричневато-бурая у самок, зеленые самки видимо отсутствуют. Пятна на спинной полосе типа «*exigua*» четкие или слабо заметны, в последнем случае ограничивающие их светлые линии почти не выражены.

. *L. a. iorensis*

Наиболее обычная (обычно более 50%) комбинация щитков задненосовой области $\frac{2}{2}$, реже наблюдаются $\frac{2}{1}$, $\frac{2}{0}$ или $\frac{3}{0}$. Зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками на большей части ареала обычно отсутствуют, однако в Крыму они в числе 1—3 имеются у 30% особей. Анальный индекс 1,83—2,65 у самцов и 1,51—1,73 у самок. Анальный щиток обычно окружен двумя рядами преанальных, два средних внутреннего ряда как правило увеличены. Sq. 38—54, $M=45,0$; P. fm. 12—18, $M=14$. Отношение длины хвоста к длине тела 1,58—2,4 у самцов и 1,38—1,69 у самок. Верхняя сторона тела самцов преимущественно зеленая, реже бурая. Самки бурые, гораздо реже зеленые. Сдвоенная спинная полоса обычно хорошо выражена с четкими светлыми краевыми и срединной линиями. Встречаются и одноцветные, лишенные всякого рисунка особи. На боках тела самцов и самок в 2—3 продольных ряда обычно располагаются светлые, иногда в темной окантовке, глазки.

. *L. a. exigua*

Наиболее обычная (более 60%) комбинация щитков задненосовой области $\frac{1}{1}$, реже наблюдаются $\frac{1}{2}$ или $\frac{2}{2}$. Зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками обычно

отсутствуют. Sq. 30—39, $M=36$; P. f. 10—14, $M=12$. Верхняя сторона тела зеленая или салатовая, у самцов, и коричневая или буровато-коричневая у самок. Сдвоенная спинная полоса типа «*exigua*» хорошо выражена и разделена сплошной светлой затылочной линией. *L. a. bosnica*

Наиболее обычная комбинация щитков задненосовой области (до 60%) — $\frac{1}{1}$; реже наблюдается $\frac{1}{2}$ или $\frac{2}{1}$. Зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками крайне редки, встречаются не более чем у 4—5% особей. Преанальные расположены обычно в два ряда, пара средних преанальных, как правило, увеличена Sq. 36—49, $M=40,85$, P. f. 11—19, $M=14$, 5. Отношение длины хвоста к длине тела 1,58—1,90, $M=1,73$ у самцов и 1,30—1,64, $M=1,49$ у самок. Верхняя сторона тела самцов всегда зеленая, самок — бурая. Темная спинная полоса «*agilis*», окаймленная по краям светлыми, сплошными или прерывистыми линиями. Светлая срединная линия примерно у 75% особей отсутствует. На боках туловища до 3 продольных рядов светлых глазков. Встречаются особи, у которых рисунок полностью или частично (на спине) отсутствует.

L. a. chersonensis

Наиболее обычное расположение щитков задненосовой области (60%) — $\frac{1}{1}$, реже наблюдается комбинация $\frac{2}{1}$. Зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками, как правило, отсутствуют. Анальный щиток окружен спереди двумя рядами преанальных, два средних щитка внутреннего ряда увеличены. Sq. 35—46, $M=40,1$; P. f. 12—16, $M=14,1$. Отношение длины хвоста к длине тела 1,65—1,92, $M=1,73$, у самцов и 1,43—1,75, $M=1,68$ у самок.

Верхняя сторона тела самцов, как правило, зеленая, самок — коричневая или бурая. Спинная полоса типа «*agilis*» песочного или шоколадно-коричневого цвета, окаймлена сплошными белыми линиями. В редких случаях имеется пунктирная срединная линия. *L. a. euxinica*

Самая обычная комбинация щитков задненосовой области $\frac{1}{2}$, редко $\frac{1}{1}$ или другие комбинации. Единичные зернышки между верхнересничными и надглазничными щитками в разных местах ареала имеются у 5—35% особей. Анальный щиток окружен спереди обычно одним рядом преанальных; особи с двумя рядами наблюдаются в восточных районах ареала. У самцов анальный всегда шире, чем у самок. Sq. 33—49, $M=38,5$; P. f. 9—16, $M=12,5$. У самцов спина и верхняя сторона головы бурые, бока — зеленые. Самки сплошь бурые. Спинная полоса типа «*agilis*» темно-коричневого или красно-коричневого цвета с окаймляющими ее прерывистыми или сплошными белыми линиями. Срединная линия, если она имеется (примерно у 25% особей), всегда прерывистая. Бока тела с 1—2 рядами темных пятен и глазков. *L. a. agilis*

ЗОНЫ ИНТЕРГРАДАЦИИ ПРИЗНАКОВ И ГИБРИДИЗАЦИЯ

Наличие более или менее выраженных зон интерградации между подвидами — явление, широко распространенное у пресмыкающихся, и прыткая ящерица не представляет в этом отношении исключения.

С. Д. Перелешин (1928) был, вероятно, одним из первых, кто обнаружил на юге Московской области зону соприкосновения подвигов *L. a. chersonensis* и *L. a. exigua*. К сожалению, при биометрической обработке особей из смешанных популяций он сознательно отказался от анализа признаков окраски и рисунка, как не поддающихся, по его мнению, точному математическому выражению. Тем не менее, вычислив так называемое «среднее квадратичное расстояние» (т. е. величину, характеризующую отклонение признаков отдельных особей от принятого стандарта), Перелешин обнаружил своеобразное нарастание различий между сравниваемыми формами в зоне контакта и высказал предположение о связи этого явления с вторичной интерградацией. Аналогичная зона взаимного проникновения названных подвигов была обнаружена А. К. Крень (1939) в Белгородской области в районе «Лес на Ворскле». Позднее Г. Петерс (в печати) показал, что обитающие здесь прыткие ящерицы характеризуются повышенной степенью изменчивости ряда признаков, обусловленной вторичной гибридизацией. Что касается в частности рисунка, то было установлено что в зоне контакта встречаются самые различные варианты, включая крайние его типы, характеризующие тип «*exigua*», с одной стороны, и тип «*agilis*», с другой (рис. 31). Такого же рода зона интерградации признаков между этими подвидами обнаружена и в Калужской области (Стрельцов, Воронин, 1973). В настоящее время считается установленным, что зона вторичного контакта между восточным и западным подвидами прыткой ящерицы занимает обширную территорию в пределах северо-восточной Украины, Белоруссии и восточной Литвы на западе до Белгородской, Курской, Калужской, юга Московской, Калининской и части Ленинградской областей на востоке (см. рис. 28).

В литературе имеются данные о существовании промежуточных популяций также между *L. a. agilis* и *L. a. chersonensis* в северо-западной Румынии (Fuhn, Vancea, 1964) и в западной Украине (Щербак, 1966). Некоторые факты позволяют предполагать переходную зону и между южным подвигом *L. a. grusini-ca* и восточным — *L. a. exigua*, на что указывает, в частности, существование зеленых самок последнего на крайнем юго-западе Краснодарского края. Наконец, Шебзухова (1969) привела известные доказательства совмещения ареалов *L. a. boemica* и *L. a. exigua* в Кабардино-Балкарии. Как и следовало ожидать, промежуточные популяции не поддаются точному определению и не могут быть альтернативно целиком отнесены ни к одному

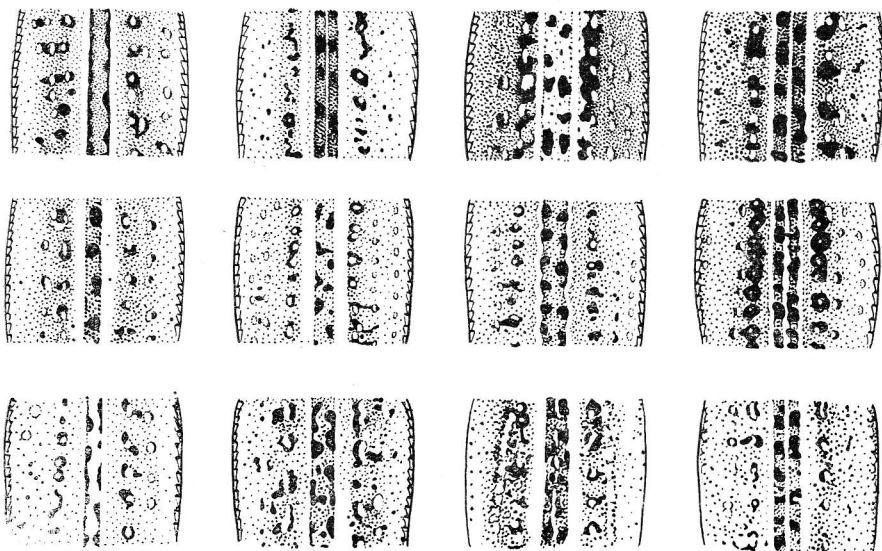


Рис. 31

Вариации спинного рисунка в зонах вторичной интерградации *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis*

Верхний ряд — «Лес на Ворскле», Белгородская обл., средний ряд — окр. г. Курска, нижний ряд — д. Куриловка, Днепропетровской обл. (виден постепенный переход от рисунка с полосой типа «*agilis*» (крайние слева) к типу рисунка «*exigua*» (крайние справа) (рис. Петерса)

из пограничных подвидов. Рассуждая теоретически, в зонах контакта должны обнаруживаться также и «чистые» особи, однако учитывая, что обмен генами происходит здесь очень длительное время, чистоту их следует признать лишь относительной. Во всяком случае, проведение специального гибридологического анализа крайне желательно, причем особенно перспективным представляется в этом плане применение метода электрофореза.

Остановимся также на вопросе о возможной гибридизации прыткой ящерицы с другими представителями рода *Lacerta*. Известно, что симпатрические виды этого рода сравнительно легко гибридизируют в природе, следствием чего является появление гибридных особей (Mertens, 1950, 1956, 1964, Даревский 1967).

Что касается, в частности, прыткой ящерицы, то в разных местах своего ареала она контактирует с видами *Lacerta viridis*, *L. trilineata* и *L. strigata*, причем местами, например на Кавказе, зоны симпатрии имеют значительное протяжение. Детальное изучение особей из смешанных популяций *L. agilis* и *L. strigata* в Северной Армении действительно свидетельствует, по-видимому, о существовании здесь промежуточных особей, хотя воп-

рос этот нуждается еще в изучении (А. А. Симонян, уст. сообщ.) Отсутствие значительной интерградации признаков между этими видами косвенно свидетельствует о действенности докопуляционных изолирующих механизмов, заключающихся, возможно, в различиях сигнальной окраски. В данной связи интересно отметить, что в Дагестане в зонах контакта указанных видов наблюдаются особи *L. agilis*, у которых глазки на боках тела сливаются в светлые продольные линии, что в норме характерно для *L. strigata* (Кутузова, уст. сообщ.). Не исключено, что в данном случае это объясняется интрогрессией генов в результате гибридизации этих видов.

Возможность гибридизации полосатой и прыткой ящериц, (а также близких видов этого рода — средней и зеленой) в последнее время была доказана экспериментально (Bischoff, 1969, 1973; Nettmann, Silke, 1974).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНИЯ ВИДА *LACERTA AGILIS*

Едва ли можно сомневаться в том, что описанная выше картина географического распространения и внутривидовая структура прыткой ящерицы в историческом плане сложились относительно недавно, только в послеледниковое время. Однако в целом как вид *Lacerta agilis*, судя по ряду косвенных доказательств, возникла в пределах современного Кавказского перешейка значительно раньше, скорее всего уже на границе миоцена и плиоцена.

Мы уже говорили, что многие важные морфологические признаки рассматриваемого вида обнаруживают четкую радиальную изменчивость с центром кульминации на Кавказе. К их числу относится количество чешуй вокруг середины тела (максимум у *L. a. grusinica* в Западной Грузии), число бедренных пор (максимум у *L. a. boemica* в Кабардино-Балкарии, Северной Осетии и Дагестане), величина анального индекса (максимум у *L. a. brevicaudata* в Армении), комбинация $2/1$ в щитковании задненосовой области (максимум у *L. a. boemica*) и максимальное число «зернышек» между надглазничными и верхнересничными щитками (*L. a. boemica* и *L. a. iorensis* в восточном Предкавказье и Восточной Грузии). По ряду признаков, включая окраску, именно на Кавказе прыткая ящерица обнаруживает наибольшее сходство с встречающимися здесь родственными видами *L. strigata* и *L. trilineata* (наличие синих и голубых тонов в окраске самцов, большее число бедренных пор и «зернышек» и некоторые другие признаки). Рисунок *L. a. grusinica*, связанный у этого подвида с максимальным числом чешуй вокруг середины туловища, также возможно наиболее близок к исходному, что доказывается в частности отсутствием в онтогенезе пятен на темных спинных полосах у молодых особей.

Известно, что Кавказ, включая прилежащие территории Малой Азии и северо-западного Ирана, является одним из центров видообразования палеарктической фауны, а из пресмыкающихся, в частности, видов рода *Lacerta* автохтонами Кавказа являются *L. parva*, *L. strigata*, *L. princeps*, *L. chlorogaster*, *L. brandti*, *L. saxicola*, *L. caucasica*, *L. rudis*, *L. armeniaca*, *L. derjugini* и др. В свое время Буланже (Boulenger, 1920) и Веттштейн (Wettstein, 1953) ставили виды *L. agilis* и *L. parva* в основании филогенетического древа рода собственно *Lacerta*. Что касается первого из этих видов, то его тесная морфологическая связь с другими, в частности с кавказскими, представителями подрода доказывается и последними исследованиями Арнольда (Arnold, 1973).

Можно таким образом полагать, что в конце третичного периода на Кавказе, соединенном в то время широким перешейком с Малой Азией, существовали уже некоторые сложившиеся виды подрода *Lacerta*, в том числе и исходные, одна или несколько форм *L. agilis*. Этот вывод подтверждается и палеонтологическими данными: нахождением ископаемых фрагментов рода *Lacerta* в верхнемиоценовых озерных отложениях в долине р. Белой и на Северном Кавказе (Даревский, сообщ.). Отметим, что в Западной Европе остатки представителей этого рода известны лишь начиная с эоцена (Huene, 1956).

На границе миоцена и плиоцена на Кавказском полуострове, вероятно, уже существовала адаптированная к субтропическому климату *L. a. grusinica*, а в гораздо более низких в то время горах Армении, более сухолюбивая *L. a. brevicaudata*. Кроме того, на Северном Кавказе, видимо, обитала филогенетически связанная с грузинским подвигом *L. a. exigua*, а также отделившаяся от последней *L. a. boemica*.

Как известно, в верхнем плиоцене Кавказский полуостров получил на севере широкую связь с Русской платформой, и с этого времени прыткая ящерица могла начать свое расселение с Кавказа на обширные пространства к северо-востоку и северо-западу, в пределы своего современного ареала. В период четвертичных оледенений Евро-Азиатской равнины прыткая ящерица в числе других теплолюбивых фаунистических элементов должна была отступить к югу и во время максимального развития ледников скорее всего не могла существовать севернее 45 параллели. Дальнейшее похолодание неизбежно должно было привести к разобщению уже сложившегося широкого ареала на западную и восточную ветви, первая из которых отступила в ледниковый рефугиум на Балканах, а вторая возвратилась в пределы Кавказа. Возможно, к этому времени относится и проникновение прыткой ящерицы в Крым, где в ископаемом состоянии она известна во всяком случае с палеолита. Не исключено, однако, что она попала на Крымский полуостров в начале плейстоцена непосредственно с Кавказа, в период существования кратковре-

менной перемычки суши где-то по линии, соединяющей северо-западную оконечность Большого Кавказа с горами Крыма (Даревский, 1967). Последняя точка зрения косвенно подтверждается проявлением у прытких ящериц Крыма элементов зеленой окраски в норме, свойственной кавказской *L. a. grusinica* (Щербак, 1966).

Не касаясь этого вопроса специально, отметим, что ледниковый период в пределах Кавказа характеризовался широким развитием горных ледников, что, несомненно, должно было привести к коренной перестройке ареалов многих обитающих здесь видов животных, и в частности пресмыкающихся. Тем не менее представления некоторых авторов о чрезмерно суровом климате ледниковых эпох в свете современных данных выглядит сильно преувеличенными (Даревский, 1967). Хотя пояса растительности в горах должны были заметно сместиться книзу, климат предгорий во многих районах оставался достаточно мягким, что позволило пережить ледниковые похолодания таким теплолюбивым растениям, как тис, лавровишня, самшит, лавр и др. Особенно показателен в этом отношении тис, реликтовые рощи которого сохранились во многих местах Большого Кавказа и Закавказья. Имеются все основания считать, что в ледниковых рефугиумах Кавказа сохранились также многие виды пресмыкающихся, среди которых оказалась и прыткая ящерица. Наступившее в голоцене общее потепление климата, сопровождавшееся отступлением ледника, повлекло за собой очередную перестройку ареала *Lacerta agilis*, причем на Кавказе этот процесс происходил на фоне интенсивной тектонической деятельности, которая также сыграла свою роль в эволюции рассматриваемого вида.

Так, можно полагать, что происходившее в четвертичное время интенсивное поднятие в области восточной части Большого Кавказского хребта привело к изоляции на его южных склонах одной из популяций *L. a. boemica*, дивергировавшей затем в современный подвид *L. a. iorensis*. Это предположение подтверждается тесной близостью обоих подвидов по таким признакам чешуйчатого покрова, как расположение щитков задненосовой области, частая встречаемость ресничных «зернышек», число бедренных пор и индекс анального щитка (Peters, Muskhelischwili, 1968). Можно отметить, что вызванный, вероятно, теми же причинами вторичный разрыв ареалов по линии Дагестан — южные склоны Большого хребта наблюдается сейчас и у других видов пресмыкающихся, в том числе из ящериц у *Lacerta trilineata media* и *Lacerta saxicola daghestanica* (Даревский, 1967). Для изучения связей между подвидами *boemica* и *iorensis* очень интересным представляется анализ популяции прыткой ящерицы с юго-восточных отрогов Главного Кавказского хребта, подвидовая принадлежность которой пока не установлена. Что касается западной популяции *L. a. exigua*, нашедшей укрытие

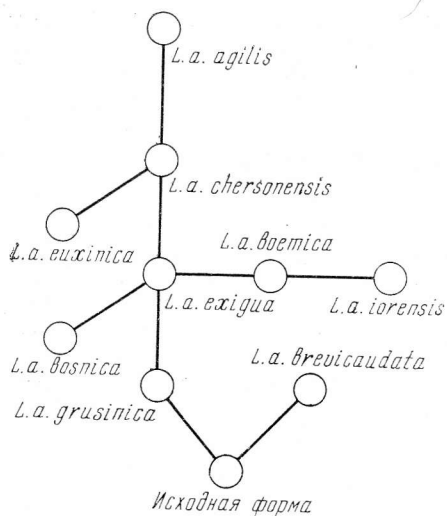


Рис. 32
Схема вероятных филогенетических связей
подвидовых форм прыткой ящерицы

но и образование *L. a. agilis*, отделявшейся в послеледниковое время от *L. a. chersonensis*. На молодость номинативного подвида указывает его сравнительно слабая изменчивость в рисунке и признаках чешуйчатого покрова.

Изложенные выше соображения о филогенетических отношениях внутри вида *Lacerta agilis* наглядно представлены схематически (рис. 32). В заключение следует подчеркнуть, что процесс внутривидовой дивергенции несомненно продолжается у прыткой ящерицы и в настоящее время, что относится прежде всего к обладающему очень широким ареалом восточному подвиду *L. a. exigua*. Примером такой дивергенции, не достигшей подвидового уровня, служит в частности изолированная таежная популяция прыткой ящерицы в окрестностях г. Иланского в северных предгорьях Восточных Саян. Как свидетельствуют данные Чугунова (1911) и позднейшие исследования Петерса, особи из этой популяции по ряду признаков (количеству чешуй вокруг середины тела, анальному индексу, абсолютному максимуму комбинации $\frac{2}{2}$ в задненосовой области, повышенному числу брюшных щитков, отношению длины хвоста к длине тела) значительно уклоняются от соседних популяций в Сибири и на Алтае. Все это вместе взятое позволило в свое время С. М. Чугунову отнести иланских ящериц к особой вариации *L. a. var. altaica* Kastschenko. Вопрос о подвидовой самостоятельности алтайских ящериц нуждается, однако, в дальнейшем изучении. Можно также

в Балканском ледниковом рефугиуме, то, по-видимому, она дала, с одной стороны, начало болгарско-югославскому подвиду *L. a. bosnica* (до настоящего времени сохранившего сдвоенную спинную полосу типа «*exigua*»), а с другой, дивергировала в подвиды *L. a. chersonensis* и *L. a. euxinica*, которые приобрели спинную полосу типа «*agilis*». Начавшие расселяться в послеледниковое время по Евро-Азиатской равнине восточная (*L. a. exigua*) и западная (*L. a. chersonensis*) популяции прыткой ящерицы встретились затем в районе Днепра и образовали здесь со временем обширную зону вторичной интерградации, подробно о которой мы уже говорили выше. По-видимому, с этим процессом расселения связа-

упомянуть находящуюся в изоляции на берегах оз. Иссык-Куль киргизскую популяцию *L. a. exigua*, несколько уклоняющуюся от подвидовой нормы и находящуюся, по мнению Петерса (Peters, 1958), на пути превращения в горную ящерицу, т. е. повторяющую путь, пройденный в свое время на Кавказе *L. a. breviscaudata*. Перспективна в эволюционном плане и описанная этим автором (Peters, 1959) изолированная популяция *L. a. chersonensis* в долине р. Свирь на северо-востоке Ленинградской области. Несомненно, что примеры такого рода в пределах видового ареала *Lacerta agilis* в целом могут быть умножены.

Изучение географической изменчивости указывает также на существование в различных частях видового ареала так называемых сгущений частот встречаемости отдельных признаков (фенов). Это обстоятельство при изучении внутривидовой изменчивости прыткой ящерицы еще не получило необходимого освещения, и здесь открывается широкое поле для дальнейших исследований.