

- Ellerman J. B. The families and genera of living rodents, 2. Lond. 1941.—690 p.
- Matthey R. Chromosomes de Gerbillinae, Genres Tatera et Taterillus.—Mammalia, 1969, 33, N 3, p. 522—528.
- Matthey R., Petter F. Etude cytogenetique et taxonomique de 40 Tatera and Taterillus provenant de Haute-Volta et de Republique Centraafricaine (Rongeurs, Gerbillidae).—Mammalia, 1970, 34, N 4, p. 585—597.
- Pirlot P. L. Variabilite intra-generique chez un rongeur africaine (Tatera Lataste).—Ann. Mus. r. Congo Belg., 1955, in-8°, 39, p. 66—79.

Зоологический музей МГУ

Поступила в редакцию  
23.X 1979 г.

УДК 575:591.4:598.113.6

А. В. Яблоков, А. С. Баранов, А. С. Розанов

### ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS* L.)

Понимание необходимости комплексного микроэволюционного изучения отдельных видов ныне распространяется все более широко. Сейчас изучается географическая изменчивость в пределах всего или большей части ареала *Cepea nemoralis* (Jones a.o., 1977), *Mus musculus* (Berry, 1963, 1977; Selander, 1970), много работ посвящено изучению микроэволюции нескольких близких видов дрозофил (Dobzhansky, 1937, 1972; Carson, 1970; Ayala, 1975 и др.). Есть интересные микроэволюционные работы еще, наверное, по полтора — двум десяткам видов животных.

В качестве перспективного для микроэволюционного исследования вида нами выбрана прыткая ящерица (*Lacerta agilis*). Этот вид достаточно многочислен даже в полностью освоенных человеком регионах, доступен для получения большого популяционного материала в природе (один исследователь может произвести описание многих десятков ящериц в день и после их обработки выпустить, тем самым не нарушая биологической целостности популяций, что отвечает одному из требований, предъявляемых в настоящее время к зоологическим исследованиям) и обладает, как и все рептилии, множеством легко учитываемых признаков, в основном связанных с окраской и чешуйчатостью. Таксономия и биология данного вида рептилий изучена достаточно хорошо (Сухов, 1948; Peters, 1958, 1960; Fuhn, Vancea, 1964; Fuhn, 1967; Даревский и др., 1976).

В основу настоящего исследования положен принцип учета дискретных, неметрических фенотипических вариаций (фенов и их групп), которые рассматриваются как признаки-маркеры генотипического состава изучаемых популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Такое фенгеографическое исследование дает возможность углубленного понимания закономерностей проявления географической изменчивости (Серебровский, 1929). Таким образом, целью настоящей работы явилось описание изменчивости и фенгеографии прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) самого массового и широкораспространенного вида рептилий Евразии.

Материал, использованный для настоящей статьи, включает коллекции Института биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР из разных районов Евразии и материал коллекций Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического музея АН УССР (Киев), Зоологического института АН СССР (Ленинград), а также небольшие серии ящериц из музеев Вены, Лондона, Стокгольма, Базеля, Бонна. В общей сложности изучено 13 668 экз. ящериц из 135 точек ареала.

Признаки-маркеры, использованные в настоящей работе, относятся к неметрическим признакам окраски — цвет и рисунок (Yablokov a.o., 1980).

**Фенгеография рисунка.** На рис. 1 показано географическое распределение разной частоты встречаемости 9 фенов, из которых 4 относятся к характеру центральной спинной полосы, 2 — к боковым спинным полосам и 3 — к пятнистости спины. Каждый из изученных признаков рисунка показывает специфический характер распределения частот встречаемости. При этом зоны высокой концентрации признаков могут быть как в восточной, так и в западной части

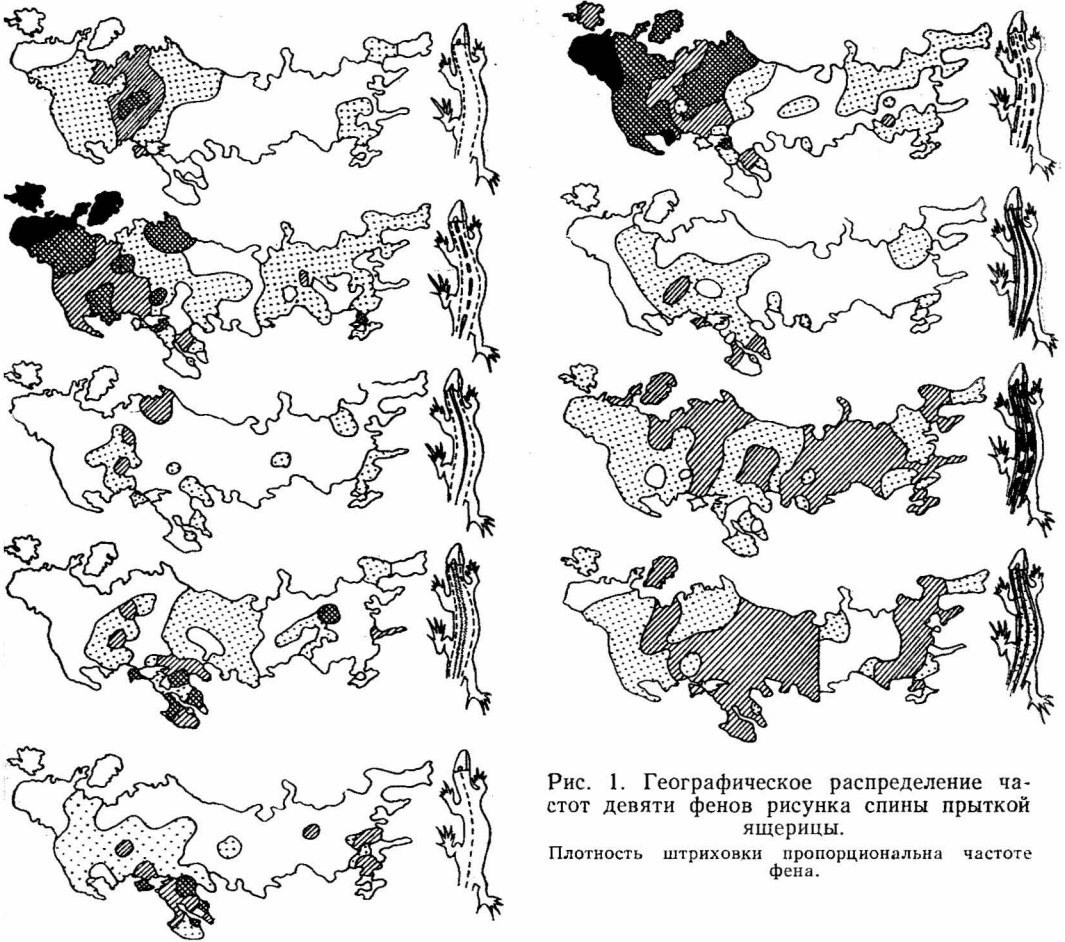


Рис. 1. Географическое распределение частот девяти фенов рисунка спины прыткой ящерицы.

Плотность штриховки пропорциональна частоте фена.

ареала, как в центре, так и на юге и на севере ареала. Этот вывод, сделанный на материале окраски самцов, подтверждается и анализом аналогичных карт распределения фенов окраски самок, которые не приводятся здесь из-за ограниченности объема настоящей статьи.

Если нанести все обнаруженные границы концентраций фенов самцов на единую карту, получается паутина линий, покрывающая весь ареал. Видимо, любая популяция отличается хотя бы по концентрации одного фена от соседних. Однако, с другой стороны, оказывается, что некоторые зоны резкого перепада частот разных фенов хорошо совпадают друг с другом, образуя какие-то пограничные зоны между группами популяций с более сходным фенообликом.

Необходимо учесть, что точность проведения границ перепада частот фенов разная в разных участках ареала: большая там, где имеются многочисленные сборы, и невысокая в Западной Европе (откуда проанализированы лишь отдельные мелкие выборки), а также на севере и крайнем востоке ареала (особенно в междуречье Енисей — Ангара и на Восточном Алтае).

Рассматривая ареал с запада на восток, можно выделить целый ряд пограничных зон резких перепадов частот концентраций фенов (рис. 2). Западноевропейские популяции сравнительно однородны. Наиболее



Рис. 2. Суммарные границы перепада частот девяти фенов рисунка в 135 выборках самцов прыткой ящерицы.

Ширина каждой линии пропорциональна числу резких фенетических границ в данной зоне. Видна сложная фенотипическая структура ареала вида.

крупная граница здесь проходит, видимо, по северо-западу Германской низменности. Другая крупная пограничная зона начинается в районе Польского Поозерья на побережье Балтийского моря, идет к югу, видимо, до Судетских гор и далее к востоку. От нее отделяется менее крупная пограничная зона, идущая через Чешско-Моравскую возвышенность к Верхне-Дунайской низменности.

Одна из крупнейших пограничных зон начинается в низовьях рек Дуная и Прута и простирается к северо-западу по восточным склонам Восточных Карпат, пересекает Волинскую возвышенность, огибает с запада Полесье, местами проходя по Белорусской гряде. В районе 30° в. д. эта зона резко поворачивает к югу и, пересекая Белорусскую гряду и проходя по правобережью верхнего Днепра, проходит по западной части Днепровской низменности, заканчиваясь на Приднепровской возвышенности. Наибольшая пограничная зона проходит по Южным Карпатам.

Весь этот комплекс западных пограничных зон, более детально представленный на рис. 2, на севере связан по Смоленско-Московской возвышенности с крупной восточно-европейской пограничной зоной. Эта зона тянется почти меридианально с севера из района Вологды по 40° в. д., проходя по западу Мещерской низменности и по восточным склонам Средне-Русской возвышенности. В районе Донецкого кряжа эта зона разделяется на две: одну, огибающую Донецкий кряж с востока и идущую в низовья Волги и другую, выходящую к Азовскому морю в районе Приазовской возвышенности.

Крымский полуостров населяют фенетически крайне своеобразны ящерицы, в результате чего популяции ящериц Крыма фенетически отделяются и от популяций Причерноморской низменности, и от популяций Северного Кавказа.

В Кавказской части ареала мощная пограничная зона проходит в районе Кумо-Манычской впадины между Азовским и Каспийским морями, частично выходя на северную часть Ставропольской возвышенности. Кроме того, четко выделяются по частотам фенов все изученные восточные популяции Северного Кавказа.

Значительная пограничная зона образуется на Среднем и Южном Урале. Следующая к востоку небольшая пограничная зона частично совпадает с Тургайской ложбиной. Самая крупная пограничная зона в восточной части ареала проходит по югу Барабинской степи в районе 80° в. д. На юге эта зона делится на две: восточную, идущую по предгорьям Алтая, и юго-западную, выходящую на Казахский мелкосопочник в районе Тенгизского понижения.

Две четко выраженные, но небольшие по протяженности, пограничные зоны образуются в юго-восточной части ареала: одна совпадает с хребтом Джунгарский Алатау, другая проходит по хребту Тарбагатай. Ряд других более мелких пограничных зон в восточной части ареала также показан на рис. 2.

Приведенные данные позволяют считать, что в ряде случаев группы фенетических границ хорошо совпадают со сравнительно небольшими изменениями рельефа — возвышенностями и понижениями (грядами, увалами), хотя совпадение наблюдается далеко не всегда. Интересно, что иногда фенетические границы проходят поперек рек, в том числе крупных — Волги, Иртыша. Складывается, однако, впечатление, что феноеографические границы в большей степени обусловлены орографическими, а не гидрографическими особенностями местности.

**Феноеография цвета.** Несмотря на несомненное существование ряда вариаций желтого, коричневого, серого, зеленого цветов в окраске спины ящериц, достаточно объективный учет этих оттенков наладить не удалось, четко выделялось лишь наличие коричневого и зеленых тонов в окраске спины самцов. Полученные результаты показывают, что в окраске самцов северных популяций зеленого цвета нет, тогда как у самцов многих южных популяций, наоборот, спина окрашена в зеленый цвет. В некоторых южных популяциях встречаются только зеленые самцы. Исключением является группа популяций, обитающих на южной границе ареала вокруг озера Иссык-Куль: здесь у самцов зеленых тонов в окраске нет.

Распространение пяти других вариаций цвета — комплексов фенотипов, обуславливающих редкие типы окраски у var. *erythronotus*, var. *punctata*, var. *immaculata*, var. *platini*, как и полный меланизм, маркируют в известной степени целые географические регионы или изолированные группы популяций. Так, var. *erythronotus* встречается, в основном, в возвышенных районах Средней и Восточной Европы, между 15 и 35° в. д. (Никитенко, 1959; Ворсе, 1975 и наши данные), тогда как var. *platini* распространена всегда восточнее, в бассейне рек Дона, Волги, Кумы и на Малом Кавказе (между 36 и 50° в. д.). Полные меланисты встречаются лишь на востоке ареала (на Алтае) и на острове Биручий (юг Украины). В целом, видимо, по цвету можно выделять лишь сравнительно крупные группы популяций, охватывающие целые географические районы.

**Обсуждение.** Приведенные в данной работе материалы с одной стороны, дополняют уже имеющиеся данные по внутривидовой географической изменчивости рептилий, с другой — освещают некоторые проблемы, до сих пор не привлекавшие внимания при исследовании рептилий.

На данном этапе можно уже говорить о четко выраженной феноеографической неоднородности ареала вида прыткой ящерицы. И этот факт ставит ряд проблем (как теоретических, так и методических), некоторые из которых кратко обсуждаются ниже.

Одна из этих проблем — проблема «масштаба» признаков фенотипа, выбираемых в качестве признаков-маркеров генотипического состава группировок. Сейчас уже известны работы по прыткой ящерице, показывающие, что не все фены выявляют различия между одинакового ранга группировками. Так, было показано, что по редким или даже, точнее сказать, редчайшим фенам можно выделять семьи и демы внутри сравнительно однородного населения ящериц (Турутина и др., 1978). В настоящей статье показано, что некоторые признаки маркируют участки ареала вида. Среди таких признаков есть как обычные признаки, так и признаки, встречающиеся в весьма низкой концентрации.

Институт зоологии  
Ембелют

ние этих данных позволяет предположить, что если для тонких внутри-популяционных сравнений целесообразнее использовать редкие и редчайшие признаки, то для широких географических сравнений и изучения феногеографии следует использовать признаки как с низкой, так и с высокой частотой встречаемости.

Связанным с проблемой масштаба признака является и обнаруженное в данной работе некоторое различие между феногеографией признаков цвета и признаков рисунка: по цвету сравнение оказывается

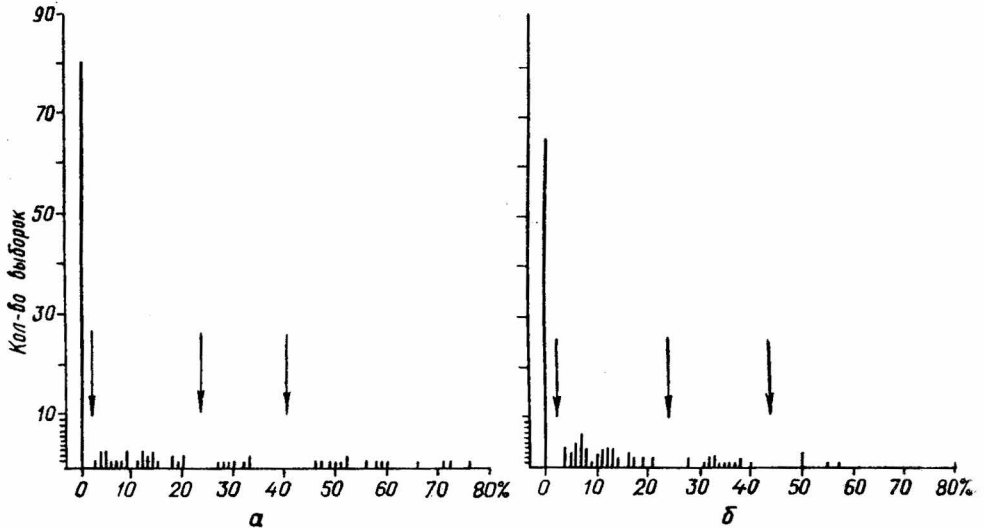


Рис. 3. Гистограмма распределения частот двух фенотипов рисунка спины (*a* — отсутствие центральной спинной полосы, *b* — центральная спинная полоса размыта) самцов прыткой ящерицы в 135 выборках.

Виден полимодальный характер распределения. Стрелками отмечены естественные перепады частот.

несколько «грубее», с помощью частот цветовых вариаций выделяются, как правило, лишь географически значительные регионы, тогда как признаки рисунка могут маркировать специфической частотой присутствия как крупные, так и сравнительно мелкие участки ареала.

Одна из часто возникающих при феногеографических исследованиях проблема — определение границы между перепадами частот того или иного признака. Например, общая изменчивость частоты признака может колебаться от 0 до 100% и для построения феногеографической карты иногда важно решить, стоит ли искать при такой изменчивости какие-либо резкие перепады частот и где именно проходят эти перепады. При обработке материала по феногеографии прыткой ящерицы нами был использован следующий методический прием. На оси абсцисс (рис. 3) наносились частоты данного признака, а по оси ординат откладывалось число популяций с данным значением частоты признака. Стрелками на рис. 3 показаны обнаруженные при обработке данных резкие разрывы между группами популяций с близкими концентрациями частот. В одном случае это оказалось 0,2—20; 25—34; 46—76 (существующие разрывы в районе частот 60—65 не принимаются во внимание ввиду небольшого числа данных); в другом 0,3—21; 28—41; 49 и более (опять-таки, несмотря на значительный разрыв в районе частот 60—80, присутствие лишь одной популяции в районе частоты 80% делает этот разрыв не особенно надежным). В целом, именно нахождение таких естественных резких перепадов частот позволяет, как нам кажется, обоснованно на-

ходить значимые (а не случайные) изменения частот встречаемости определенного признака.

При оценке возможных причин появления фенетических границ (и соответственно пограничных зон) кажутся правдоподобными три основных предположения. Во-первых, каждый фен определенной концентрацией может маркировать какую-то адаптивную границу (т. е. каждый фен в своем распространении связан с определенным направлением и давлением естественного отбора как такового, скажем, коричневая окраска покровительственна в условиях коричневого фона, а зеленая — на зеленом фоне). Во-вторых, перепады частот фенов могут маркировать места, где встречаются популяции с разным генофондом, места встречи разных потоков генов. Например, при расселении навстречу друг другу популяций ящериц из разных рефугиумов в послеледниковое время и восстановлении единства ареала в каком-то районе, должна произойти встреча этих потоков генов. При этом должна наблюдаться интрогрессия генов (фенов) и целых генных комплексов, отмечаемая фактически резкими границами перепада частот фенов.

Пока нет критериев для разделения этих двух возможностей, да и биологически они должны быть тесно связаны между собой. Но эти данные ведут к предположению о существовании значительно большего числа отдельных рефугиумов (или каких-то потоков генов, которые при встрече дадут те или иные пограничные зоны). Другим возможным выводом является существование в пределах ареала изучаемого вида большого разнообразия условий существования (а, значит, и направлений естественного отбора), чем это представляется на первый взгляд. Второе предположение в большей степени чем первое, доступно проверке.

Такая проверка состояла бы из детального сопоставления особенностей распространения отдельных фенов с климатическими границами, почвенными, температурными, влажности, распространением отдельных видов растений и животных и т. д.

Третье предположение, объясняющее появление фенетических границ — действие изоляции. Известно, что даже в достаточно сходных условиях естественного отбора, при неизбежно несколько различном генофонде изолируемых популяций, в результате случайных по природе процессов (волны численности, мутаций) может произойти изменение генофонда, а, соответственно, и фенофонда. Возможным примером, подтверждающим это предположение, является значительное фенетическое отличие некоторых резко изолированных участков ареала: Крымского полуострова, некоторых горных популяций Кавказа, популяций Заилийского и Джунгарского Алатау. Интересно, что если заселение Южной Скандинавии ящерицами в послеледниковый период происходило по сухопутному мосту, возникшему на месте Датского пролива, то популяции Швеции должны быть более похожими на западноевропейские, чем на восточноевропейские, находящиеся географически на одном с ними расстоянии, но разделенные Балтийским морем. Так оно и есть на самом деле.

Несомненно, материал по фенгеографии должен пролить свет и на некоторые спорные вопросы внутривидовой систематики этого вида. Однако, пока, вплоть до завершения обработки всего материала по многим признакам, мы не ставим перед собой целей ревизии внутривидовой таксономии. Необходимость такой ревизии уже сейчас становится очевидной: уже на приведенных фенгеографических картах (см. рис. 1) привлекает внимание то, что в одних частях ареала все особи в популяциях имеют определенный фен, тогда как в других частях ареала все особи в популяциях такого фена не имеют. Формально эти популяции



при попарном сравнении (без учета наличия переходных зон) можно было бы отнести даже к разным видам.

**Выводы.** На основании изучения географической изменчивости нескольких десятков дискретных вариаций окраски (рисунка и цвета) прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) из 135 точек ареала выявлена глубокая фенетическая неоднородность ареала вида. Любая популяция по концентрации хотя бы одного фена может отличаться от соседних, в то же время, некоторые зоны резкого перепада частот по разным признакам хорошо совпадают друг с другом, образуя пограничные зоны разной ширины между группами популяций с более сходным фенообликом. Наиболее крупные фенгеографические границы проходят по северо-западу Германской низменности, от Польского Поозерья к Судетским горам и далее на восток; по Белорусской гряде и далее к югу: с запада Полесья по Вольнской возвышенности, восточным склонам Восточных Карпат и до низовий рек Дуная и Прута; восточноевропейская пограничная зона тянется почти меридианально из района Вологды до Донецкого кряжа; в Кавказской части ареала мощная пограничная зона проходит в районе Кумо-Маньчской впадины; значительные пограничные зоны образуются также на Среднем и Южном Урале и в районе 80° в. д.

#### SUMMARY

A conclusion on a nonuniform and discrete distribution of phene frequencies of occurrence is made on the basis of studies made for 39 characters of coloration (colour and pattern) in 13 668 *Lacerta agilis* L. samples from 135 points of the area of distribution. Numerous zones of a sharp difference in the frequencies of occurrence are found for certain phenes and their groups. Powerful phenetic boundaries formed by a sharp difference of frequencies simultaneously for many phenes are revealed and it is determined that these boundaries in many cases coincide fairly well with orographic regions. Different phenes are shown to mark the lizard natural groupings of various size: from separate populations to large geographical regions.

- Даревский И. С., Щербак Н. П., Петерс Г. Систематика и внутривидовая структура.— В кн.: Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М., 1976, с. 53—95.
- Никитенко М. Ф. Пресмыкающиеся Советской Буковины.— Тр. экспед. по комплексу изуч. Карпат и Предкарпатья, 1959, сер. биол., 7, с. 134—159.
- Серебровский А. С. Проблемы и методы генгеографии.— В кн.: Тр. Всес. съезда ген., селекц., семеновод. и плем. жив., 1929, вып. 3, с. 71—74.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология.— Природа, 1973, № 5, с. 39—51.
- Турутина Л. В., Подмарев В. И. Территориальное распределение фенов и выделение генетико-пространственных группировок в популяции прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных, 1978, вып. 5(7), с. 72—77.
- Ayala F. J. Genetic differentiation during the speciation process.— *Evolut. biol.*, 1975, Plenum Publ. Corp., Waching., 8, p. 1—78.
- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus*.— *Genet. Res.*, 1963, N 4, p. 193—220.
- Berry R. J. Inheritance and natural history. London: Collins, 1977.
- Borcea M. Consideratii asupra polimorfismului genetic la citeva populatii de *Lacerta agilis chersonensis* Andrz. din Moldova.— *Stud. si cercetari de Biol.*, Ser. biol. animala, 1975, 27(4), p. 313—316.
- Carson H. L. Chromosome tracers of the origin of species.— *Science*, 1970, 168 (3938), p. 1414—1418.
- Dodzhansky Th. Genetics and the origin of species. Columbia Univ. Press. New York, 1937.
- Dobzhansky Th. Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura*. In: *Ecological genetics and evolution* (edit. R. Creed), 1972, Blackwell, Oxford.
- Fuhn I. E. Observations concernant le polimorphisme genetique et la prolificite dans une population de *Lacerta agilis chersonensis* Andrz.— *Rev. Roum. Biol.*, Ser. Zool., 1967, 12(4), p. 220—232.

- Fuhn I. E., Vancea St. Die innerartliche Gleiderung der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) in Rumanien.—Sanck. Biol., 1964, 45 (3/5), p. 469—489.
- Jones J. S., Leith B. H., Rawlings P. Polymorphism in *Cepea*: a problem with too many solutions.—Ann. Rev. Ecol. Syst., 1977, N 8: p. 109—143.
- Peters G. Die zaunedechse des kleinen Kaukasus als besonderer unterart *Lacerta agilis brevicaudata*.—Zool. Jahrb., 1958, 86, N 1/2, p. 127—138.
- Peters G. Die Grusinische zauneideche *Lacerta agilis grusinica* nomen novum.—Zool. Anz., 1960, 165, N 7/8, p. 279—289.
- Selander P. K. Biochemical polymorphism in populations of the house mouse and old field mouse.—Symp. Zool. Soc. Lond., 1970, N 26, p. 73—91.
- Yablokov A. V., Baranov A. S., Rozanov A. S. Population structure, geographic variation, and microphylogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis*).—Evolut. biol., 1980, 12, Plenum Publ. Corp., Waching., p. 91—127.

Институт биологии развития АН СССР,  
Научно-исследовательский  
вычислительный центр АН СССР

Поступила в редакцию  
20.II 1979 г.

УДК 595 729 (47)

А. В. Горохов

## ОБЗОР СВЕРЧКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА NEMOBIINAE (ORTHOPTERA, GRYLLIDAE) ФАУНЫ СССР

Сравнительно недавно появился ряд статей, заставляющих по новому взглянуть на систематику подсемейства *Nemobiinae*. Этот таксон, который в каталоге Шопара (Chopard, 1967) считался трибой, был снова повышен до уровня подсемейства (Vickery, Johnstone, 1970). Род *Pteronemobius* Jас., к которому Шопар отнес более половины видов *Nemobiinae*, представляет собой, как выяснилось, комплекс близких родов (Vickery, Johnstone, 1970; Vickery, 1973). Однако последними авторами были исследованы в основном североамериканские виды. В связи с этим большинство представителей *Nemobiinae* из других мест, в частности с территории СССР, нуждаются в надвидовой ревизии.

В основу настоящей работы положены результаты обработки коллекции сверчков подсемейства *Nemobiinae*, хранящейся в Зоологическом институте АН СССР (Ленинград).

### Род *Stenonemobius* Gorochov, gen. n.

Очень мелкие сверчки со стройным телом. Голова сверху и спереди несколько уплощенная. Глаза небольшие; их высота приблизительно в 1,5 раза меньше расстояния между ними. Глазки не развиты. Усиковые впадины по ширине почти равны расстоянию между ними. Наличник слабо выпуклый; антеклипеус несколько уже постклипеуса (рисунк, 1—2).

Переднеспинка поперечная; ее ширина почти в 1,5 раза больше длины; боковые лопасти переднеспинки снизу неглубоко округло вырезаны.

В роду известна только ф. *macroptera*. Надкрылья значительно не достигают вершины брюшка, оканчиваются около середины задних бедер; стридуляционный аппарат ♂ развит. Задние крылья значительно заходят за вершину голени вытянутых задних ног.

Передние голени снаружи с крупным овальным отверстием тимпанального органа. Задние голени с 3 наружными и 3 (♀) — 4 (♂) внутренними шипами; у ♂ 1-й внутренний шип железистый, укорочен и утолщен, расположен проксимальнее 1-го наружного шипа, причем