



УДК 598.112.23:591.4(477)

И.Б. Доценко¹, В.Н. Песков², М.В. Миропольская³

¹ Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого 15, Киев, 01601, Украина
E-mail: icoronella@gmail.com

² Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого 15, Киев, 01601, Украина
E-mail: peskov_53@mail.ru

³ Национальный университет «Киево-Могилянская Академия»,
ул. Сковороды 2, Киев, 04070, Украина
E-mail: mmiropolska@ukr.net

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ, И ИХ ВИДОВАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ

Сравнивали 7 выборок 3 видов рода *Darevskia* методами дискриминантного и дисперсионного анализа. Установлено отсутствие различий по большинству признаков между *D. dahli* из Закавказья и сомнительными экземплярами среди интродуцентов. По признакам внешней морфологии они определяются как истинные *D. dahli*. Все три вида отчетливо различаются между собой, и межвидовые отличия намного превышают межпопуляционные. Бисексуальный вид *D. lindholmi* имеет более высокую степень межпопуляционных отличий и изменчивости, чем партеногенетические *D. dahli* и *D. armeniaca*.

Ключевые слова: скальные ящерицы, интродукция, партеногенетические виды.

Введение

Данная работа является продолжением серии статей об эксперименте по искусственной интродукции и акклиматизации скальных ящериц из Закавказья в Житомирскую область Украины, начатом И.С. Даревским и Н.Н. Щербаком в 1960-х годах (Даревский, Щербак, 1968). Обнаружение в составе популяции интродуцированных в Житомирскую область из Закавказья партеногенетических армянских скальных ящериц (*Darevskia armeniaca*) особей другого закавказского партеногенетического вида — скальной ящерицы Даля (*Darevskia dahli*) (Доценко, Даревский, 2005) поставило ряд вопросов о причинах появления этого вида в данном месте. Первоначально при постановке эксперимента по переселению скальных ящериц на территорию Житомирской области в 1963 г. интродукция вида *D. dahli* не планировалась, поэтому первым предположением был случайный завоз — попадание при переселении с Семеновского перевала (где оба вида обитают симпатрично) среди особей армянской ящерицы хотя бы одной ящерицы Даля. В 1968 г. в то же место, куда прежде выпустили *D. armeniaca*, были

© И.Б. ДОЦЕНКО, В.Н. ПЕСКОВ, М.В. МИРОПОЛЬСКАЯ, 2008–2009

переселены 11 самцов бисексуального вида *Darevskia mixta* (являющегося родительским видом по отношению к армянской скальной ящерице и ящерице Даля (Uzzel, Darevsky, 1975; Даревский, 1982), с целью получения триплоидных гибридов (Даревский, 2006) и изучения возможных последствий такой гибридизации в аспекте видообразования. Учитывая близкое родство всех трех видов, было выдвинуто предположение, что ящерицы экспериментальной популяции, определенные как *D. dahli* (Доценко, Даревский, 2005), но имеющие и некоторые отличия от кавказских популяций этого вида, могут быть гибридами *D. armeniaca* и *D. mixta* (Даревский, 2006).

В настоящей статье предпринята попытка на основе анализа и сопоставления внешнеморфологических признаков установить степень близости между популяцией ящериц Даля из Закавказья и «*D. dahli*» (чей статус является дискуссионным) из числа интродуцентов в Житомирскую область. При этом для обнаружения степени различий межвидового и внутривидового уровней сравнение производили не только между выборкой «*D. dahli*» из житомирской популяции и *D. dahli* из Закавказья, но также и с выборками *D. armeniaca* (из популяции интродуцентов и двух популяций из Закавказья, которые также сравнивали между собой, и крымского бисексуального вида *D. lindholmi* — двух выборок из популяций западной (окр. Севастополя) и восточной (окр. Феодосии) частей Крыма. Анализ межпопуляционных различий внутри как бисексуального, так и партеногенетических видов позволяет сравнить степень и характер географической изменчивости первых и вторых, а также выявить, превышают ли различия популяции дискуссионных «*D. dahli*» с *D. dahli* из Закавказья уровень обычных межпопуляционных и на основании этого сделать заключение об их видовой принадлежности по внешнеморфологическому критерию.

Материалы и методы

Для сравнения были использованы материалы из коллекции Зоологического музея ННПМ НАН Украины (Киев), перечень которых приведен в табл. 1.

Таблица 1. Выборки трех видов рода *Darevskia* из коллекции Зоологического музея ННПМ НАНУ

Table 1. Samples of the genus *Darevskia* three species from the Zoological Museum NMNH NASU collection

Номер выборки	Вид	Номера в коллекции	Места сбора, даты сбора, коллекторы	<i>n</i>
1	<i>D. armeniaca</i>	Sr 3982/25413–25429, 3936/25240–2547	Украина, Житомирская обл., окр. с. Дениши, 7.07.2004 (17 экз.), 22.05.2002 (8 экз.). Колл. И.Б.Доценко; И.В. Кириленко и Т.Я. Кушка	25
2	<i>D. armeniaca</i>	Sr 202/2311–2318	Азербайджан, Ханларский р-н, оз. Гей-Гель, 19.06.1974. Колл. Закавказ. экспед.	8
3	<i>D. armeniaca</i>	Sr 203/2332–2348	Армения, между г. Берд и г. Иджеван, 22–23.06.1974. Колл. Закавказ. экспед.	17
4	« <i>D. dahli</i> »	Sr 4014/25558–25561, 4022/25622–25631, 4029/25695–25698	Украина, Житомирская обл., окр. с. Дениши, 17.06.2006 (4). Там же, 06.2006 (10). Там же, 1.05.2007 (4). Колл. И.Б. Доценко.	25 ¹
5	<i>D. dahli</i>	Sr 247/2549–2573	Грузия, окр. Тбилиси, пос. Ходжори, 22.08. 1975. Колл. И.С. Даревский	25

Номер выборки	Вид	Номера в коллекции	Места сбора, даты сбора, коллекторы	<i>n</i>
6	<i>D. lindholmi</i>	Sr 4023/25632–25640	Украина, АР Крым, окр. г. Севастополя, Инкерман, окр. пещерного монастыря, 15–17.07. 2007. Колл. И.Б.Доценко	9
7	<i>D. lindholmi</i>	Sr 162/1763–1773	Украина, АР Крым, Феодосийский р-н, с. Громовка, 08.1974. Колл. Н.Н. Щербак	11

¹ 5 экземпляров отправлены в Зоологический музей МГУ.

Камеральная обработка выполнена по 17 признакам внешней морфологии (табл. 2), уже применявшимся нами при изучении видов скальных ящериц (Доценко, Даревский, 2005; Доценко, 2007), с некоторыми сокращениями (табл. 3). Индекс L./L. сар. определяли как длину туловища с головой от кончика морды до анальной щели (L.), по отношению к длине головы и шеи от кончика морды до нижнего края воротниковых чешуй (L. сар.). Наличие мелкого надносового щитка с одной стороны учитывалось как 1, с обеих — как 2.

Таблица 2. Исследованные признаки внешней морфологии видов рода *Darevskia*

Table 2. Studied external characters of the genus *Darevskia* species

Номер признака	Признак	Латинская аббревиатура
1	Количество рядов грудных и брюшных щитков	Ventr.
2	Количество зернышек между надглазничными и верхнересничными (справа)	Gran. (d)
3	Количество зернышек между надглазничными и верхнересничными (слева)	Gran. (s)
4	Количество бедренных пор на правом бедре (справа)	P. fem. (d)
5	Количество бедренных пор на левом бедре (слева)	P. fem. (s)
6	Количество чешуй вокруг середины туловища	Sq.
7	Количество преанальных чешуй вокруг анального щитка	PreA.
8	Количество чешуй вокруг центр. височного щитка (справа)	Temp. (d)
9	Количество чешуй вокруг центр. височного щитка	Temp. (s)
10	Количество воротниковых чешуй	Collar.
11	Количество увеличенных центральных преанальных чешуй	C. preA.
12	Количество рядов чешуй между центральным височным и барабанным щитками	R. temp.
13	Наличие мелкого верхненосового щитка с обеих либо с одной стороны	S. nas.
14	Отношение длины туловища с головой к длине головы	L./L. сар.
15	Отношение длины лобного щитка к его ширине	L./D. Front.
16	Отношение длины межтеменного щитка к его ширине	L./D. Par.
17	Отношение длины затылочного щитка к его ширине	L./D. Occ.

С целью установления степени различий методами дискриминантного и дисперсионного анализа сравнивали две выборки *D. dahli*: из Закавказья (Грузия) и дискуссионных «*D. dahli*»-интродуцентов (Житомирская обл.), а также три выборки *D. armeniaca* (интродуцентов в Житомирской обл. и выборки из Армении и Азербайджана) и две выборки бисексуального *D. lindholmi* из западной и восточной частей Крыма.

При обработке результатов применяли пакет программ «STATISTICA» версия 5 (StatSoft, Inc., 2001, США).

Результаты и обсуждение

Результаты сравнения семи выборок трех исследуемых видов рода *Darevskia* методом дискриминантного анализа представлены на рисунках 1 и 2 и в таблицах 3 и 4, статистические показатели (пределы изменчивости, значения выборочных средних и ошибки) в таблице 5, степень достоверности различий (LSD-тест) в таблице 6.

Как видно из рисунка 1, все три вида отчетливо различаются между собой. Межпопуляционные различия в пределах каждого вида значительно меньше.

В первую очередь это относится к выборкам партеногенетических видов, тогда как бисексуальный *D. lindholmi* демонстрирует сравнительно большие межпопуляционные различия и большую степень изменчивости. Это же наблюдение подтверждает анализ числовых значений дистанций Махалонобиса (табл. 3): различия между популяциями бисексуального вида по этому критерию составляют 51,61, тогда как межпопуляционные различия у *D. armeniaca* — 10,92 (между популяциями 1 и 2), 20,80 (между популяциями 1 и 3) и 6,90 (между закавказскими популяциями 2 и 3), а *D. dahli* (популяции 4 и 5) всего 8,19. По данным таблицы 3 видно также, что межвидовые различия почти всегда на порядок (иногда даже на два) выше межпопуляционных.

При анализе признаков, в наибольшей степени выявляющих различия между видовыми выборками (табл. 4), самые значительные различия по первой канонической

Таблица 3. Значения дистанций Махалонобиса для 7 популяций 3 видов скальных ящериц

Table 3. The Mahalanobis distance values for 7 populations of 3 species of rock lizards

Выборка	1	2	3	4	5	6	7
1	—	10,92	20,80	217,24	192,34	<i>343,23</i>	<i>271,58</i>
2	10,92	—	6,90	220,10	199,09	<i>365,11</i>	<i>278,15</i>
3	20,80	6,90	—	192,19	181,22	<i>335,65</i>	<i>247,88</i>
4	217,24	220,10	192,19	—	8,19	84,39	106,53
5	192,34	199,09	181,22	8,19	—	66,54	84,49
6	<i>343,23</i>	<i>365,11</i>	<i>335,65</i>	84,39	66,54	—	<u><i>51,61</i></u>
7	<i>271,58</i>	<i>278,15</i>	<i>247,88</i>	106,53	84,49	<u><i>51,61</i></u>	—

Примечание. Жирным шрифтом выделены межпопуляционные различия для партеногенетических видов *D. armeniaca* (выборки 1–3) и *D. dahli* (выборки 4, 5), подчеркнутым курсивом — межпопуляционные отличия для бисексуального вида *D. lindholmi*; жирным курсивом — межвидовые различия между партеногенетическим видом *D. armeniaca* и бисексуальным *D. lindholmi*, достигающие наивысших значений.

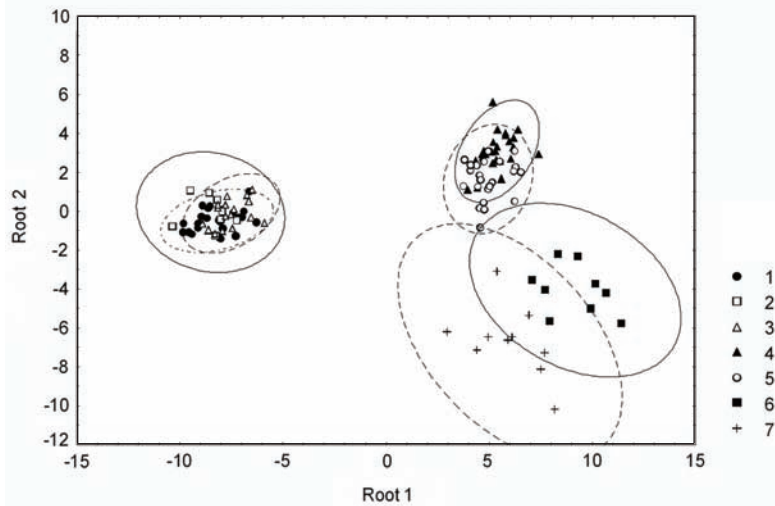


Рис. 1. Распределение особей семи популяций трёх видов скальных ящериц в пространстве значений первой и второй главных компонент (нумерация выборок приведена в табл.1)

Fig. 1. Distribution of rock lizards specimens of seven populations of three species in the space of the first and second main components (sample numbers as shown in Table 1)

Таблица 4. Факторные нагрузки трех первых главных компонент при сравнении семи выборок трех видов скальных ящериц

Table 4. The first three main components factor loads by comparing the rock lizards seven samples of three species

Номер признака	Признак	1	2	3
1	Ventr.	0,021	0,430	0,209
2	Gran.(d)	0,197	0,067	0,032
3	Gran. (s)	0,275	0,093	0,015
4	P. fem. (d)	0,155	-0,073	0,016
5	P. fem. (s)	0,185	-0,052	0,025
6	Sq.	0,657	-0,204	-0,329
7	PreA	0,022	-0,005	-0,070
8	Temp. (d)	-0,019	0,253	-0,337
9	Temp. (s)	-0,038	0,259	-0,463
10	Collar.	0,071	0,056	0,201
11	C. preA.	0,246	0,124	-0,064
12	R. temp.	0,305	-0,540	0,032
13	S. nas.	0,102	0,328	0,082
14	L./L. cap.	-0,107	0,075	0,051
15	L./D. Front.	-0,103	-0,243	0,621
16	L./D. Par.	-0,159	-0,357	-0,082
17	L./D./ Occ.	0,012	-0,339	-0,332
Вклад фактора в общую дисперсию		80,8%	12,9%	3,9%

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения признаков, несущих наиболее значимые факторные нагрузки.

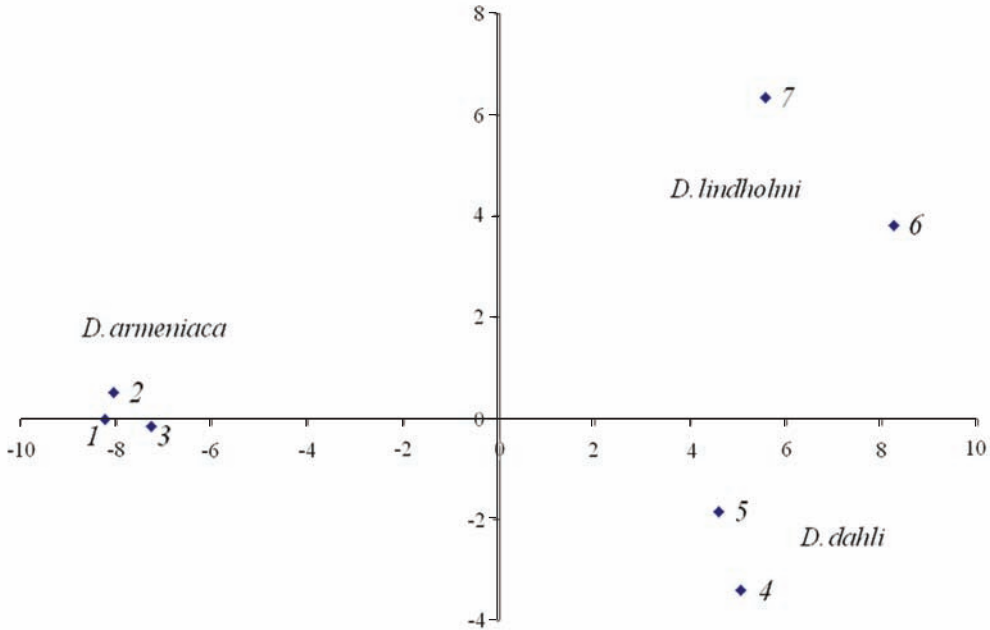


Рис. 2. Диаграмма координат распределения трех видов рода *Darevskia* в пространстве первых двух канонических переменных (нумерация выборок в табл. 1)

Fig. 2. Coordinates of genus *Darevskia* seven samples of three species in the space of the two canonical variables

переменной, охватывающей 80,8% общей дисперсии, составляет признака $Sq. (6) = 0,657$. По этому признаку близкие партеногенетические виды *D. armeniaca* и *D. dahli* отличаются значительно больше, чем более отдаленные *D. dahli* и бисексуальный *D. lindholmi*, хотя такая близость более удаленных видов явно демонстрирует не их родство, а лишь сходные проявления признаков в разных ветвях (см. закон гомологических рядов — Вавилов, 1935).

Из таблицы 5 видно, что значения этого признака у *D. armeniaca* существенно ниже, чем у двух других видов. При этом выявлены достоверные различия ($p < 0,05$ и $p < 0,01$) между выборкой армянских ящериц-интродуцентов из Житомирской области и обеими выборками из Закавказья (которые между собой достоверно не различаются); не выявлено различий между выборкой интродуцентов «*D. dahli*» и закавказской выборкой вида *D. dahli*; зато две выборки крымских *D. lindholmi* по этому признаку показывают очень существенные различия высокой степени достоверности: $p < 0,0001$ (табл. 6).

Также значимы признаки 2, 3, 12 (табл. 4), отражающие признаки мелких элементов фоллидоза головы — «количество зернышек...», «количество рядов чешуй между центральным височным и барабанным», а кроме того, и «количество увеличенных центральных преанальных» (признак 11). По этим признакам популяции армянской ящерицы не имеют различий между собой, или достоверность их различий низка, но в высокой степени отличаются от популяций двух других видов (табл. 5, 6). В целом в пространстве значений первой канонической переменной вид *D. armeniaca* явно отличается от двух остальных.

По второй канонической переменной, охватывающей 12,9% дисперсии, наибольшие нагрузки имеют признаки $Ventr. (1) = -0,43$, в меньшей степени — $Sq. (6) = -0,204$, т. е. признаки, связанные с особенностями фоллидоза туловища, но особенно — «количество рядов чешуй между центральным височным и барабанным» $R. temp. (12) = -0,540$. Последний признак — один из наиболее значимых при определении рассматриваемых видов рода. У армянской ящерицы в абсолютном большинстве случаев между височным и барабанным еще один ряд чешуй, как правило это две довольно крупные чешуйки, расположенные одна над другой, у ящерицы Даля центральный височный имеет относительно меньшие размеры и отделяется от барабанного двумя, реже тремя рядами более мелких чешуек; наконец, у вида *D. lindholmi* центральный височный маленький, изредка вообще не выражен (в этом случае выбирали просто центральную чешуйку), и от барабанного щитка его отделяют от 3 до 7 рядов мелких чешуй (табл. 5).

Кроме того, значимый вклад во вторую каноническую переменную вносят признаки, отражающие особенности мелких элементов фоллидоза головы, однако иные, чем в первой канонической переменной: это признаки 13 (наличие мелкого верхненосового щитка с обеих или с одной стороны, обычно имеющегося у *D. dahli*, и лишь в исключительных случаях — у двух других видов), 8 и 9 (количество чешуй вокруг центрального височного щитка, $Temp.$), а также индексы пропорций щитков головы, имеющие отрицательные значения (признаки 15, 16, 17 — табл. 4). В пространстве второй канонической переменной партеногенетические виды отчетливо отделились от бисексуального *D. lindholmi*.

По третьей канонической переменной (3,9% дисперсии) наиболее существенная нагрузка приходится на индекс «отношение длины к ширине межтеменного щитка»: $L./D.Front. (15) = -0,621$; кроме того, высокие значения нагрузки имеют признаки, связанные с количеством щитков в височной области (признаки 8 и 9), и, как и по первой и второй каноническим переменным, признак $Sq. (6)$ (табл. 4).

Все вышеуказанные признаки являются хорошими определительными для рассматриваемых видов и позволяют отчетливо различать их. Признаки, имеющие наибольшие числовые значения в пространствах 1-й и 2-й канонических переменных — $Sq.$ и $Ventr.$ соответственно, хотя при различении видов скальных ящериц *D. armeniaca* и *D. dahli* не менее существенными являются количество и конфигурация щитков височной области (признаки 8, 9, 12), количество зернышек между надглазничными и верхнересничными (признаки 2, 3) и наличие мелкого надносового щитка с обеих или с одной стороны (признак 13, имеющийся у большинства *D. dahli* 77,3%) (Доценко, Даревский, 2005). Также существенные при различии этих видов индексы пропорций щитков головы (признаки 15 и 17, табл. 4) оказались значимыми лишь в пространствах 2-й и 3-й отчасти канонических переменных, т. е. обладающими малым определительным весом. Следует отметить, что достоверность различий по признаку 17 очень высока при сравнении выборки *D. armeniaca* и выборки *D. dahli* из Житомирской обл. (выборки 1 и 4, 2 и 4), тогда как при сравнении их с выборкой *D. dahli* из Грузии достоверность практически отсутствует (выборки 1 и 5, 2 и 5), либо существенно меньше (выборки 3 и 5) (табл. 6). Наиболее вероятное объяснение этого обстоятельства состоит в том, что основатель популяции *D. dahli* в Житомирской обл. (видимо, единственная случайно завезенная особь) имел по данному

Таблица 5. Статистические показатели семи выборок трех видов скальных ящериц (сверху Min–Max, снизу M ± m)
 Table 5. Statistical indexes of rock lizards seven samples of three species (top Min–Max, bottom M ± m)

Признак	Номер и объём (n) выборки						
	1 n = 25	2 n = 8	3 n = 17	4 n = 25	5 n = 25	6 n = 9	7 n = 10
1. Ventr.	26–28 27,04 ± 0,122	27–29 27,75 ± 0,250	27–29 27,88 ± 0,169	27–30 28,84 ± 0,160	27–30 28,80 ± 0,208	23–27 25,44 ± 0,412	24–28 25,90 ± 0,379
2. Gran. (d)	0–9 5,48 ± 0,462	3–7 5 ± 0,535	3–9 5,29 ± 0,351	10–14 11,16 ± 0,229	10–13 11,12 ± 0,194	0–16 10,33 ± 1,453	7–18 11 ± 0,882
3. Gran. (s)	2–8 4,80 ± 0,332	1–7 4,25 ± 0,750	2–6 4,65 ± 0,320	10–15 11,36 ± 0,264	10–13 11,00 ± 0,183	9–14 11 ± 0,471	7–18 10,70 ± 1,055
4. P. fem. (d)	13–18 15,48 ± 0,217	12–16 14,63 ± 0,565	11–17 15,06 ± 0,337	16–20 17,88 ± 0,226	11–20 17,40 ± 0,321	18–20 18,44 ± 0,242	17–21 19,10 ± 0,379
5. P. fem. (d)	12–17 15,36 ± 0,230	12–17 15,25 ± 0,590	14–17 15,29 ± 0,239	16–20 17,80 ± 0,224	16–20 18,04 ± 0,220	18–20 18,44 ± 0,242	18–20 18,90 ± 0,180
6. Sq.	42–48 44,60 ± 0,300	40–44 42,63 ± 0,498	40–46 43,41 ± 0,394	55–59 56,80 ± 0,224	55–59 56,60 ± 0,265	64–68 65,33 ± 0,553	54–64 59,20 ± 0,975
7. PreA.	5–10 7,88 ± 0,260	6–10 7,63 ± 0,460	7–9 7,65 ± 0,170	7–9 7,88 ± 0,105	7–9 8,16 ± 0,095	8–9 8,11 ± 0,111	6–10 8 ± 0,394
8. Temp. (d)	9–16 12,64 ± 0,321	11–14 12,13 ± 0,398	8–13 10,53 ± 0,311	10–14 12,24 ± 0,254	11–14 12,72 ± 0,227	7–14 10,67 ± 0,782	6–12 8,40 ± 0,521
9. Temp. (s)	11–16 13,16 ± 0,243	10–13 11,50 ± 0,327	9–13 11,12 ± 0,283	10–14 12,12 ± 0,240	11–14 12,64 ± 0,199	9–13 11,33 ± 0,471	7–11 8,60 ± 0,427
10. Collar.	7–11 8,52 ± 0,184	7–10 8,50 ± 0,327	8–11 8,88 ± 0,208	8–14 10,36 ± 0,305	8–11 9,32 ± 0,160	8–10 8,89 ± 0,261	8–12 10,10 ± 0,379

Окончание табл. 5

Признак	Номер и объём (n) выборки						
	1 n = 25	2 n = 8	3 n = 17	4 n = 25	5 n = 25	6 n = 9	7 n = 10
11. C. preA.	1-2 1,2 ± 0,081	1 1	1 1	2 2	2 2	1-2 1,78 ± 0,147	1-2 1,9 ± 0,1
12. R. temp.	1-2 1,08 ± 0,055	0-2 1 ± 0,189	1 1	2-3 2,04 ± 0,040	2-3 2,60 ± 0,100	3-5 4,11 ± 0,309	4-7 4,90 ± 0,277
13. S. nas.	— —	0-1 0,25 ± 0,164	0-2 0,12 ± 0,118	0-2 1,32 ± 0,138	0-2 1,20 ± 0,141	— —	— —
14. L./L. cap.	2,85-3,25 3,08 ± 0,023	3,03-3,81 3,24 ± 0,091	2,89-3,46 3,18 ± 0,031	2,65-3,33 2,92 ± 0,038	2,45-3,29 2,95 ± 0,036	2,70-2,96 2,86 ± 0,026	2,68-2,91 2,77 ± 0,030
15. L./D. Front.	0,72-0,92 0,80 ± 0,011	0,82-0,95 0,89 ± 0,015	0,76-1,04 0,95 ± 0,017	0,70-0,88 0,77 ± 0,010	0,68-0,82 0,75 ± 0,010	0,7-0,8 0,77 ± 0,017	0,83-1 0,92 ± 0,017
16. L./D. Par.	2,05-2,67 2,27 ± 0,027	1,67-2,35 2,09 ± 0,076	1,75-2,50 2,10 ± 0,042	1,07-1,80 1,54 ± 0,045	1,3-1,9 1,58 ± 0,033	1,4-2,5 1,91 ± 0,117	1,91-2,67 2,19 ± 0,073
17. L./D. Occ	0,48-0,82 0,69 ± 0,013	0,57-0,75 0,67 ± 0,022	0,50-0,62 0,55 ± 0,010	0,30-0,67 0,50 ± 0,019	0,46-1 0,65 ± 0,024	0,7-0,9 0,79 ± 0,020	0,6-1 0,81 ± 0,038

Таблица 6. Результаты сравнения семи выборок трех видов скальных ящериц (достоверность различий) по признакам внешней морфологии с использованием LSD-теста
 Table 6. A comparison of seven samples of rock lizards (significant difference) on the basis of external morphology with the use of LSD-test

Признак	Номера сравниваемых выборок																					
	1-2	1-3	1-4	1-5	1-6	1-7	2-3	2-4	2-5	2-6	2-7	3-4	3-5	3-6	3-7	4-5	4-6	4-7	5-6	5-7	6-7	
1. Ventr.	-	++	++++	++++	++++	+++	-	++	++	++++	+++	++	++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	-
2. Gran.(п.)	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	-	-	-	-	-
3. Gran.(л.)	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	-	-	-	-	-
4. P.fem.(п)	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	+	+	+	+	+
5. P.fem.(л)	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	-	++	++	-	+	-
6. Sq.	++	+	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++
7. PreA.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8.Temp.(п)	-	+++	-	-	+++	+++	+	-	+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	-	++	+++	+++	+++	+++	++
9. Temp.(л)	+	-	++	-	+++	+++	-	-	+	+++	+++	++	+++	+++	+++	-	+	+++	+++	+++	+++	+++
10. Coll.	-	-	+++	++	-	+++	-	+++	-	-	++	+++	-	+++	+++	-	+++	+++	-	-	-	-
11. C.preA.	+	++	++++	++++	++++	++++	+	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	-	++	-	+	-	-	-
12. R.temp.	-	-	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	++++	++++	++++
13. S.nas.	-	-	++++	++++	-	-	-	++++	++++	-	-	++++	++++	++++	-	-	++++	++++	++++	++++	++++	-
14. L/L.cap.	+	+	+++	++	+++	+++	-	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	-	-	+	-	-	++	-
15. L/D/Front	+++	++++	+	+++	-	+++	+	+++	+++	+++	-	+++	+++	+++	-	-	+++	+++	+++	+++	+++	+++
16. L/D Par.	+	+	++++	++++	++++	-	++++	++++	++++	-	-	++++	++++	++++	+	-	++++	++++	++++	++++	++++	++
17. L/D/Occ.	-	++++	++++	-	++	+++	++	++++	-	++	++	-	+++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	-

Примечание. - — достоверные различия отсутствуют; + — $p < 0,05$; ++ — $p < 0,01$; +++ — $p < 0,001$; ++++ — $p < 0,0001$.

признаку индивидуальное отклонение в сторону большей, чем в среднем для вида, ширины затылочного щитка, что и было унаследовано потомством (принцип основателя).

Признаки 4, 5, 7 и 10 (число бедренных пор, горловых и преанальных чешуй) на практике действительно оказались в большой мере перекрывающимися у рассматриваемых видов и не работают как определительные, о чем свидетельствуют данные таблицы 4. Еще один признак, «отношение длины туловища с головой к длине головы» (14) также не дал значимых результатов, хотя в этом случае решающим, очевидно, явилось то обстоятельство, что в выборках были как взрослые, так и ювенильные экземпляры, и возрастная изменчивость оказалась настолько велика, что перекрыла видовую, хотя по данному признаку взрослые особи исследуемых видов различаются отчетливо даже визуально.

Анализ данных таблицы 6 показывает отсутствие (по 13 признакам) либо очень низкую степень достоверности различий (по 4 признакам) между закавказскими выборками армянской ящерицы, иногда несколько более высокую степень различий (по 6 и 8 признакам соответственно) между выборкой армянских ящериц-интродуцентов и каждой из закавказских выборок этого вида.

Между выборками ящериц Даля из Закавказья и из Житомирской области (выборки 4 и 5) не выявлено достоверных различий по 14 признакам, однако по количеству рядов чешуй между центральным височным и барабанным щитками (у интродуцированных ящериц их почти всегда 2, а у закавказских часто бывает и 3 — табл. 5), а также по пропорциям затылочного щитка эти выборки различаются с высокой степенью достоверности ($p < 0,0001$, табл. 6), что может быть объяснено действием «принципа основателя». Выборки этого вида из разных регионов между собой различаются по наименьшему количеству признаков.

Наконец, между выборками крымского вида *D. lindholmi* не обнаружено различий по 11 признакам из 17, по четырем признакам достоверность различий очень высока ($p < 0,0001$ или $0,001$) и по двум — невысока ($p < 0,01$). По результатам сравнения достоверности различий (LSD-тест) этот вид также характеризуется наибольшей степенью изменчивости и различий между выборками, по сравнению с партеногенетическими видами.

При межвидовых сравнениях выборок результат получается обратным — по большинству (от 10 до 15) признаков в этих случаях имеются различия высокой степени достоверности, тогда как отсутствие или малая степень различий наблюдается лишь по 2–7 признакам (табл. 6).

Еще более убедительно разнится между межвидовыми и межпопуляционными различиями прослеживается по диаграмме, на которой отражены координаты каждой выборки в пространстве двух первых канонических переменных (рис. 2). Отчетливо видна близость между популяциями (интродуцентов и закавказскими) вида *D. armeniasa* (1, 2, 3), а также близость дискуссионной выборки «*D. dahli*» из Житомирской области (4) к выборке *D. dahli* из Грузии (5), тогда как различия между выборками бисексуального вида *D. lindholmi* (6 и 7) из Крыма более значительны, что отражается в их большей удаленности друг от друга на диаграмме.

Выводы

1. Спорный вопрос о систематической принадлежности «*D. dahli*», обнаруженных среди интродуцированных в Житомирской области *D. armeniaca*, решается в пользу действительной принадлежности их виду *D. dahli* на основании результатов исследования внешнеморфологических признаков и сравнения выборок *D. dahli* и *D. armeniaca* из интродуцированных в Житомирскую область популяций с выборками из популяций Закавказья методом дискриминантного анализа. При этом убедительно показано, что различия между выборками *D. dahli* из Житомирской обл. и из Закавказья имеют невысокие значения и по абсолютному большинству признаков не имеют достоверных различий; эти различия сопоставимы с межпопуляционными различиями между выборками вида *D. armeniaca* и существенно меньше различий между выборками из географически удаленных популяций крымского бисексуального вида *D. lindholmi*.

2. Бисексуальный вид *D. lindholmi* проявляет значительно большую степень межпопуляционных различий и большую степень изменчивости по основным определяющим признакам, чем партеногенетические виды *D. armeniaca* и *D. dahli*.

3. Значительное сходство по ряду признаков внешней морфологии закавказского партеногенетического вида *D. dahli* с крымским бисексуальным видом *D. lindholmi* не является отражением близкого родства этих видов, а скорее проявлением гомологических рядов изменчивости по этим признакам (Вавилов, 1935). С другой стороны, существенные внешнеморфологические различия близких партеногенетических видов *D. armeniaca* и *D. dahli*, имеющих общий материнский вид *D. mixta* (Даревский, 1982), позволяя хорошо различать эти виды, не свидетельствует об удаленности их родства.

4. Скачкообразное увеличение межвидовых различий двух близких видов *D. armeniaca* и *D. dahli* отмечено в эксперименте по переселению и акклиматизации в Житомирской области Украины. В результате действия «принципа основателя» интродуцированная популяция *D. dahli*, берущая начало, вероятно, от единственной случайно завезенной особи, приобрела ряд новых отличий от родственного вида *D. armeniaca* по пропорциям затылочного щитка головы и количеству рядов чешуй между центральным височным и барабанным щитками.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. — Л.: Наука, 1987. — 259 с.

Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа. — Л.: Наука, 1967. — 214 с.

Даревский И.С. Замечательные скальные ящерицы // Природа. — 1982. — № 3. — С. 33–44.

Даревский И.С. Последствия несостоявшейся попытки интродукции двуполого вида скальной ящерицы *Darevskia mixta* (Méhely, 1909) (Sauria, Lacertidae) из Грузии в Житомирскую область Украины // Вестн. зоологии. — 2006. — 40, № 4 — С. 370.

Даревский И.С., Даниелян Ф.Д., Розанов Ю.М., Соколова Т.М. Внутриклональное спаривание и его вероятное эволюционное значение в группе партеногенетических видов скальных ящериц рода *Archeolacerta* // Зоол. журн. — 1991. — 7, вып. 3. — С. 63–73.

Даревский И.С., Щербак Н.Н. Акклиматизация партеногенетических ящериц на Украине // Природа. — 1968. — 5, № 3 — С. 93.

Доценко И.Б., Даревский И.С. О находке скальной ящерицы Даля *Darevskia dahli* (Darevsky, 1957) в составе популяции армянской скальной ящерицы *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909), интродуцированной на территорию Украины // Материали Першої конференції УГТ. — Київ, 2005. — С. 47–50.

Uzzel T.M., Darevsky I.S. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria, Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications // Copeia. — 1975. — No. 2. — P. 204–222.

I.B. Dotsenko, V.N. Peskov, M.V. Miropolskaya

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ЗОВНІШНЬОЇ МОРФОЛОГІЇ СКЕЛЬНИХ ЯЩІРОК
РОДУ *DAREVSKIA*, ЩО ЖИВУТЬ НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ, ТА ЇХ ВИДОВА ПРИНАЛЕЖНІСТЬ

Порівнювали 7 вибірок 3 видів роду *Darevskia* за 17 ознаками методами дискримінантного і дисперсійного аналізу. Встановлено майже повну відсутність відмін за більшістю ознак між *D. dahli* із Закавказзя та сумнівними екземплярами серед інтродуцентів. За ознаками зовнішньої морфології вони визначаються як істинні *D. dahli*. Усі три види виразно відрізняються між собою і міжвидові відміни набагато перевищують міжпопуляційні. Бісексуальний вид *D. lindholmi* має вищу ступінь міжпопуляційних відмін та мінливості, ніж партеногенетичні *D. dahli* і *D. armeniaca*.

Ключові слова: скельні ящірки, інтродукція, партеногенетичні види.

I.B. Dotsenko, V.N. Peskov, M.V. Miropolskaya

COMPARATIVE ANALYSIS OF GENUS *DAREVSKIA* ROCK LIZARDS EXTERNAL
MORPHOLOGY FROM THE TERRITORY OF UKRAINE, AND THE SPECIES BELONGING OF THEM

Seven groups of samples for 3 species of *Darevskia* genus by 17 variables were compared by some dispersion and discriminant analysis. An almost complete lack of distinctions by most of variables between *D. dahli* from Transcaucasian region and casually introduced doubtful specimens is proved. They are identified as true *D. dahli* by the external morphology variables. All three species are clearly distinct from one another, and extraspecific differences are more sufficient than extrapopulation one. The bisexual species *D. lindholmi* has a high degree of extrapopulation differences and variability than parthenogenetic *D. dahli* and *D. armeniaca*.

Key words: rock lizards, introduced species, parthenogenetic species.