

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, Leningrad
VOL. 158, 1986

HERPETOLOGICAL INVESTIGATIONS
IN THE CAUCASUS

Edited by L. J. Borkin

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Ю. С. Балашов*, *Л. Я. Боркин*, *И. С. Даревский*,
В. А. Заславский, *И. М. Кержнер*, *М. Г. Петрушевская*, *В. А. Тряпицын*,
И. М. Фокин, *С. Я. Цалолыхин*, *В. В. Хлебович*

Рецензенты:

В. Г. Борхвардт и *Л. И. Хозацкий*

Рисунок на обложке — партеногенетический вид, армянская ящерица, *Lacerta armeniaca* (Méhely, 1909) — художника С. Е. Станкевича

Г 2005000000—19 Без объявления
055(02)3—86

© Зоологический институт АН СССР, 1986

МЕХАНИЗМЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ У ЗЕЛЕННЫХ ЯЩЕРИЦ КАВКАЗА

А. М. Рудик

Харьковский государственный университет

Внутри подрода *Lacerta* s. str. Boulenger, 1920 пять видов зеленых ящериц, *L. trilineata*, *L. viridis*, *L. schreiberi*, *L. agilis* и *L. strigata*, составляют очень однородную группу (Arnold, 1973). Морфологическое сходство между ее членами так велико, что в ряде работ приведены многочисленные случаи ошибочных определений (например, Fuhn & Mertens, 1959; Алекперов, 1978). Кроме узкоареальной *L. schreiberi*, каждый из представителей этой группы на обширных участках своего ареала симпатричен с двумя, а *L. trilineata* и *L. agilis* в общей сложности даже с тремя видами группы (по картам ареалов из: Arnold & Burton, 1979; Peters, 1962; Bischoff, 1981). Зеленые ящерицы могут не только местами встречаться совместно (Банников и др., 1971), но и, по-видимому, относительно легко образуют смешанные популяции, поскольку последние упоминаются в ряде работ (Fuhn & Mertens, 1959; Peters, 1962; Bischoff, 1975, 1976; Ройтберг, 1982). Принципиальная возможность гибридизации этих ящериц показана экспериментально (Mertens, 1956; Bischoff, 1969, 1973; Nettmann & Rykena, 1974; Rykena & Henke, 1978). В связи с этим возникает вопрос о характере механизмов, предотвращающих гибридизацию зеленых ящериц в зонах симпатрии и, в частности, на Кавказе, где широко перекрываются ареалы *L. trilineata*, *L. strigata* и *L. agilis*. Рассмотрение возможных причин нескрещиваемости проведено мной в соответствии с классификацией изолирующих механизмов, предложенной Майром (1974).

ПРЕКОПУЛЯТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

1. Биотопическая изоляция

Обычное на Кавказе тесное соседство и многочисленные случаи существования смешанных популяций с любыми сочетаниями видов свидетельствуют об относительно небольшой роли этого фактора.

2. Сезонная изоляция

Известно, что различия в сроках размножения играют существенную роль в репродуктивной изоляции мелких лацертид (Даревский, 1967). По литературным данным трудно составить четкое представление о сроках размножения зеленых ящериц, так как обычно приводятся лишь даты без учета погодных особенностей сезона, фенологических привязок и указания высот. Все авторы, сообщавшие об искусственной гибридизации, также опустили этот вопрос.

Таблица 1

Сроки брачной активности самцов кавказских зеленых ящериц
рода *Lacerta* в террариуме

Вид и популяция	Высота над уровнем моря, м	Время от окончания спячки, сутки *	Календарные сроки
<i>L. trilineata media</i>			
Инаклу, Армения	1700	21—48...	1978: 22.II—23.III...
Коджори, Грузия	1200	23—64	1972: 12.II—13.IV
Мараза, Азербайджан	600	22—30...	1982: 17.XI—26.XI...
Кабардинка, Краснодарский край	100	20—28...	1983: 26.III—4.IV...
Пицунда, Абхазия № 1	3—5	14—44...	1985: 12.III—11.IV...
—>— № 2		23—30...	1984: 19.III—26.III...
—>— № 3		12—44...	1984: 9.III—10.IV...
<i>L. agilis exigua</i>			
Кабардинка, Краснодарский край	600	14—26...	1983: 8.IV—20.IV...
Хадзыженск, Краснодарский край	300	9—61	1985: 6.II—31.III
<i>L. agilis brevicaudata</i>			
Тавшут, Армения	1850	8—64	1984: 2.IV—5.VI
Леловани, Грузия	1200	14—59...	1977: 14.I—27.II...
<i>L. agilis grusinica</i>			
Пицунда, Абхазия № 1	3—5	9—47...	1984: 9.II—19.III...
—>— № 2		15—47...	1985: 6.II—10.III...
—>— № 3		6—60...	1984: 24.I—24.III...
<i>L. strigata</i>			
Дилижан, Армения	1000	20—29...	1978/79: 29.XII—7.I...
Шемаха, Азербайджан	900	15—31...	1976: 4.III—26.III...
Хашури, Грузия	500	13—23...	1983/84: 28.XII—16.I...
Имири, Грузия	200	15—31...	1971/72: 31.XII—16.I...
Пицунда, Абхазия	3—5	9—58	1984: 14.III—2.V

Примечание. *— период, в течение которого отмечено брачное поведение самцов. Полная потенциальная продолжительность этого периода не всегда поддается учету (отмечено многоточием), так как покрытые самки теряют половую привлекательность. Особенно короткий брачный период наблюдается в парах с самками, осуществившими только одну кладку в сезон.

Данные, накопленные мной за несколько лет при зимне-весеннем размножении зеленых ящериц в террариуме, свидетельствуют о существенном перекрытии сроков половой активности самцов всех трех видов. Наибольшие отличия наблюдаются между *L. agilis* и *L. trilineata*. *L. strigata* занимает промежуточное положение (табл. 1). Эти данные получены в константных условиях: 15-часовой световой день, обильное кормление, свободный выбор предпочитаемых температур в диапазоне 22—42° С.

Известно, что в неволе сроки размножения ящериц могут сильно отличаться от естественных (Saint Girons & Joly, 1974). Поэтому для контроля ящерицы, одновременно отловленные в смешанных или контактирующих популяциях, в течение теплого сезона содержались в садках совместно и были подвержены всем превратностям погодных условий Харькова и соответствующим изменениям фотопериода. Их репродуктивные циклы при этом сильно растянулись, но соотношение между ними не изменилось (табл. 2). Кроме наблюдений над кавказскими ящерицами, в таких же условиях мной прослежено около 25 случаев размножения зеленых ящериц Украины (*L. a. agilis*, *L. a. chersonensis*, *L. a. exigua* и *L. viridis*). Выяснилось, что индивидуальные различия в наступлении физиологической готовности к спари-

Т а б л и ц а 2

Сроки спаривания кавказских зеленых ящериц рода *Lacerta*,
содержавшихся при погодных условиях Харькова

Вид и популяция	N	Сроки спаривания*
Кабардинка, Краснодарский край (пойманы 28.IV 1982)		
<i>L. trilineata media</i>	2	31.V—24.VI
<i>L. agilis exiqa</i>	2	11.V—14.VII
Пицунда, Абхазия (пойманы 26—28.IV 1983)		
<i>L. trilineata media</i>	2	21.V—27.VI
<i>L. agilis grusinica</i>	2	12.V—15.VIII
Хашури, Грузия (пойманы 1.V 1982)		
<i>L. agilis brevicaudata</i>	1	11.V—14.VII
<i>L. strigata</i>	1	11.V—24.V

П р и м е ч а н и е. *— зарегистрировано появление свежих следов брачных укусов на боках самок в садках с самцами обозначенных видов.

ванию сильно колеблются у разных особей из одной и той же популяции и могут быть значительнее, чем различия, связанные с географическими условиями существования популяций, а в крайних вариантах даже существеннее межвидовых. Так, сильно запаздывать с размножением могут молодые животные, время полового созревания которых по тем или иным причинам пришлось на брачный период. Таким образом, различия сроков спаривания в репродуктивной изоляции кавказских зеленых ящериц могут играть лишь некоторую, не очень значительную роль. Главным образом, при контактах *L. agilis*—*L. trilineata*.

3. Этологическая изоляция

Изучение поведенческих механизмов изоляции составляет наиболее трудоемкую часть исследования и полностью изложено в рамках настоящей работы быть не может.

Система брачных отношений у зеленых ящериц изучена недостаточно. Обобщая имеющиеся сведения по наиболее изученной *L. agilis*, Тертышников (1976) приводит мнения разных авторов, приписывающих этому виду то моногамию, то более или менее продолжительное брачное сожителство, то промискуитет. Сам он придерживается последнего мнения. Мои наблюдения тоже свидетельствуют в пользу потенциально беспорядочных отношений между полами. Случаи парного сожителства обычно наблюдаются в разреженных популяциях с недостатком убежищ. В этих обстоятельствах пришельцы изгоняются особенно последовательно как самцами, так и самками. Исключение делается только для возможных половых партнеров. Создается видимость брачного сожителства, усиливающаяся пропорционально росту агрессивности в период спаривания. Промискуитет облегчает гибридизацию.

Половое поведение самцов ящериц включает элементы угрозы, а самок — подчинения. Предъявление любого некрупного животного (даже мыши) вызывает у самца более или менее выраженную угрожающую позу, такую же, с какой начинается и ухаживание: самец приподнимается на вытянутых

передних лапах, наклоняет голову к земле, оттопыривает горловой мешок и сплющивает тело с боков. При движении к объекту агрессии готовый к драке самец двигается быстро, а его угрожающая поза не достигает предельной степени выразительности. Сближение с объектом ухаживания или сильным соперником поначалу тоже не различаются между собой, но в этих случаях движения самца замедленны, ритмичны, а поза выразительнее. В зависимости от ответной реакции он может продолжать демонстрации без выпадов, переползая со стороны на сторону перед мордой объекта (ухаживание), или с выпадами (попытка прогнать соперника). Таким образом, готовность к драке распознается наблюдателем почти сразу, а другие мотивации самца только после ответной реакции объекта или, если она отсутствует, после непосредственного контакта: тыканье мордой и хватание челюстями за хвост и бока означает ухаживание, а укусы в голову, спину, шею агрессию.

В поведении самок те же угрожающие демонстрации обычно непосредственно предшествуют нападению на врага, но выражены слабее. При появлении вблизи крупных и ярко окрашенных ящериц самка начинает кивать, перебирает передними лапами, а при сильном возбуждении подрагивает хвостом и открывает рот. Реакция усиливается, если реципиент принимает угрожающую позу. При явной опасности нападения самка убегает; если угроза ритуализирована, может оставаться на месте. Самка, не принимающая ухаживаний, продолжает выражать подчинение, поворачивает голову к самцу, кусает его морду, иногда тихо шипит. Готовая к спариванию самка иногда немного отбегает, но чаще остается на месте, обычно отворачивается, продолжая подрагивать телом и хвостом. Иногда самки так вяло реагируют на ухаживания, что исход брачной игры не ясен до последнего момента. Самцы в свою очередь часто бывают так настойчивы, что пытаются спариваться вопреки явному сопротивлению партнера. Оба обстоятельства затрудняют анализ поведения самок при межвидовых контактах.

3.1. Зрительное общение

В литературе имеются указания на важную роль отдельных элементов рисунка в эпигамном поведении зеленых ящериц, особенно таких, как голубая окраска горла и светлые глазки на боках тела (Nettmann & Ryken, 1974; Лцх, 1975). Однако внутривидовой размах изменчивости окраски и рисунка даже в пределах Кавказа охватывает значительную часть диапазона изменчивости всей группы, в том числе и по предполагаемым важнейшим признакам. При выяснении особенностей брачного и территориального поведения я использовал такие приемы, как закрашивание отдельных элементов рисунка (глазков, полос, яркого горла, шеи), их преднамеренное подкрашивание, перекрашивание под другой вид, пол или возраст, а также в неестественные цвета, подсаживание особей чужой окраски (к кавказским *L. trilineata* и *L. agilis* выпускались самки *L. a. agilis* аберг. *erythronothus*). Результаты этих опытов позволяют думать, что половозрелые особи своего вида распознаются зелеными ящерицами обычно независимо от окраски. Различия в реакциях на тот или иной ее тип не качественные, и существенным оказывается не наличие или отсутствие каких-то элементов рисунка, а только лишь степень интенсивности и контрастности окраски в передней части тела. Против важной роли окраски говорит и то, что самцы могут начинать ухаживания, видя только хвост или заднюю часть тела самки, находящейся в убежище, среди камней или веток.

Отдельно выявить значимость локомоции и пластических видовых особенностей труднее. В одном из опытов самец *L. viridis* с дистанции предъявления (около 30 см) тотчас отличал истинного соперника среди поочередно подсаживаемых к нему самцов и самок *L. viridis* и *L. trilineata*, подобранных так, что все различия между ними, включая размеры и окраску, были минимальны. «Своей» самке он адресовал при встрече такие же умеренно-враждебные демонстрации, как и обеим *L. trilineata*. Его «матримониальные» намерения проявлялись лишь при непосредственном или почти непосредственном контакте. Данный опыт дает основание предполагать значимость габитуальных особенностей, поскольку самцы этих видов, как и других членов подрода *Lacerta* s. str., пластически различаются между собой больше, чем самки. Подмеченные видовые различия в движениях, связанные с размножением, состоят в характере и частоте движений головы самок (кивки или поклоны). Самцы *L. strigata* в отличие от двух других видов при спаривании совершают быстрые вращательные движения одной из передних лап, что, впрочем, уже никак не может повлиять на выбор самки.

Таким образом, оптико-моторный комплекс импонирования самца в качестве видоспецифичного опознавательного компонента включает, по-видимому, в первую очередь демонстрацию его пластических признаков; возможно, специфику некоторых поз и движений. Окраска при этом может играть только вспомогательную роль, главное же ее значение состоит в демонстрации физиологического состояния самца. О степени влияния различных зрительных сигналов на выбор самки самцом судить трудно, но в целом ясно, что в межвидовых контактах существенной роли они не играют.

3.2. Звуковое общение

Характерные звуки, издаваемые самцами при ухаживании и в момент копуляции, зарегистрированы мной у средней (*L. trilineata media*) и прыткой (*L. a. agilis*) ящериц. Поскольку в доступной литературе подобных сведений нет, остановлюсь на этих наблюдениях подробнее.

Тихие ритмичные звуки самец средней ящерицы издавал, по-видимому, непосредственно перед копуляцией. Многократные незавершенные попытки спариваться никогда такими звуками не сопровождалось. Если эти звуки имели место в случаях, когда ухаживания адресовались самцам других видов (гомосексуальное поведение в общем террариуме наблюдается довольно часто), то, несмотря на выразительные «самцовые» позы и отчаянное сопротивление объекта, неизбежная в таких случаях драка оканчивалась все же имитацией спаривания. Следует добавить, что самцы *L. trilineata* во всех столкновениях, как правило, выходят победителями, поскольку они крупнее остальных. Сами звуки напоминают тихий свист или шипение. Издаются с интервалом 0,5—1,0 сек одной серией в течение нескольких секунд. Если партнер остается на месте, спаривание следует еще через 2—3 сек. Бегство партнера (в террариуме безуспешное) может лишь растянуть этот промежуток.

У прыткой ящерицы подобные звуки отмечены только для самцов номинативного подвида из Украинских Карпат. В отличие от средней ящерицы, эти звуки издаются непосредственно в момент копуляции и в относительно ускоренном темпе. Однако такие звуки у представителей восточной группы подвигов *L. agilis* и у *L. strigata* мною не отмечались. Издают ли эти звуки самцы зеленой ящерицы, сказать трудно, так как в соответствующих ситу-

ациях они ведут себя очень сходно с самцами *L. trilineata* и даже ритмично выдыхают воздух с приоткрытым ртом, но самих звуков не слышно. Может быть, они слишком тихие. Таким образом, этот тип поведения у разных таксонов различен. Однако, сомнительно все же, чтобы он имел отношение к механизмам репродуктивной изоляции. Скорее он является элементом комплекса стереотипных движений. Описанное Барановым и др. (1972) «пение» самок прыткой ящерицы — явление совсем другого рода.

3.3. Осознательное общение

В период размножения самцы много времени проводят в физическом контакте с самками: кладут сверху голову, касаются языком, тычутся мордой или покусывают за хвост. Характер чешуйчатого покрова очень сходен у разных видов и не может играть никакой роли. Так, Д. Г. Стрелков (устное сообщение) наблюдал попытки ухаживания даже по отношению к цинковым ящерицам с совершенно иным типом чешуйчатого покрова (*Eumeces taeniolatus*). Различий в манере контакта среди зеленых ящериц заметить не удалось, кроме того, что самцы *L. trilineata* при брачном укусе обычно удерживают самку несколько ближе к голове, чем самцы остальных видов. Можно считать, что этот тип коммуникации служит лишь для синхронизации физиологического состояния половых партнеров.

3.4. Общение при помощи органов химического чувства

Прежде я высказывал мнение о малой значимости обоняния (Рудик, 1981). Ошибочная интерпретация наблюдений была предопределена тем, что они проводились в относительно перенаселенных террариумах, где роль отдельных запахов довольно мала. Результаты опытов и наблюдений 1981—1983 годов, поставленных методически значительно аккуратнее, показали преобладающее значение хеморецепции при идентификации особей своего вида самцами и, в частности, при выборе брачного партнера. Приведу два примера. В опыте по подсаживанию к самцу *L. viridis* самцов *L. viridis* и *L. trilineata* такого же размера, первый немедленно подвергался яростной атаке. Реакция на второго в целом тоже была враждебной, но после непосредственного контакта агрессивность возрастала, если я перед ссаживанием потирал самца *L. trilineata* о самца *L. viridis*, и, напротив, более или менее закономерно затухала, если я этого не делал.

В другом опыте три самца *L. agilis*, внешне готовые к размножению, были относительно инертны и совсем не проявляли интереса к живущим с ними двум самкам *L. strigata*. В отсутствие самцов в этот террариум на полчаса были помещены шесть готовых к размножению самок *L. agilis* и затем снова изъяты. Самцы, водворенные назад, повели себя совершенно по-новому: между ними вспыхнули драки, было предпринято несколько попыток спаривания с самками.

Источником феромонов, по всей видимости, является паховая область. В процессе нормального ухаживания самцы наибольший интерес проявляют к близлежащим частям тела (корень хвоста, задние ноги, область клоаки), а вовсе не к бокам, горлу и голове. Следует добавить, что в отдельных, нехарактерных для конкретных ситуаций случаях, чужие самки со «своим» запахом все же не вызывают у самцов соответствующего интереса, т. е. весь комплекс других особенностей иногда оказывается все же более весомым, чем специфичность феромонов.

В половом поведении самцов, особенно на заключительных этапах ухаживания, усматривается существенный элемент насилия. Сама манера спаривания ящериц такова, что объекту ухаживаний иногда трудно избавиться от настойчивого самца даже путем активного отпора. И все же последнее слово остается за самкой. При многократно спровоцированных мной межвидовых или несвоевременных спариваниях приходилось наблюдать, как самец, уже фиксируя самку челюстями и задними ногами и вывернув один из гемипенсов, не мог осуществить копуляцию, так как клоака самки оставалась закрытой.

4. Механическая изоляция

В природе приходилось наблюдать, как крупный самец *L. agilis* ухаживал за такой мелкой самкой, что будучи спугнутым, побежал, неся ее во рту. В случае разновидовых пар различия в размерах могут создавать серьезные механические затруднения. Так, в террариуме старый самец *L. trilineata* при ухаживании оборвал хвост у самки *L. strigata* и почти насмерть задушил самку *L. agilis*, повредив ей ребра и позвоночник. Крупные размеры партнера самцов также не смущают. Самки же явно предпочитают больших самцов.

ПОСТКОПУЛЯТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

При искусственной гибридизации я использовал два приема: совмещение пиков сексуальной готовности и, главным образом, ольфакторную дезориентацию самцов. Результаты удавшихся спариваний представлены в табл. 3. Видно, что в целом ряде случаев действительные или мнимые спаривания произошли независимо даже от физиологической готовности самок (кладок и задержек меньше, чем спариваний). В природе это маловероятно, так как самки, не готовые к размножению, обычно убегают. В случае *L. viridis*—*L. trilineata*, где размеры партнеров примерно равны и насилие исключается, все покрытые самки отложили яйца.

Соотношение числа оплодотворенных яиц и их общего числа при достаточно большом количестве опытов могло бы отразить степень физиологической, а значит и филогенетической, близости. Некоторое представление о жизнеспособности гибридных зигот дает соотношение числа оплодотворенных яиц и числа зародышей, развившихся до стадии формирования основных элементов рисунка. Зародыши, погибшие на поздних стадиях часто имеют хорошо заметные дефекты: незаращение теменной фонтанели уродливые челюсти, конечности.

Гибриды от скрещивания *L. agilis* и *L. trilineata* получены впервые. Они интересны также тем, что родительские особи происходят из зоны симпатрии. Все искусственные гибриды зеленых ящериц были получены до этого от аллопатрических родителей. Гибридный самец, несмотря на ряд наружных дефектов, оказался весьма активным в половом отношении. За два года жизни он покрыл 14 самок обоих родительских видов, проявляя к ним равный интерес. В обоих вариантах возвратного скрещивания часть потомства оказалась уродливой. Однако все выращенные беккроссы, по крайней мере, способны спариваться. О фертильности самок окончательно судит рано, так как для откладки яиц они еще слишком молоды. Фригидность бесплодие гибридной самки выявлены в четырех сезонах размножения с многими самцами разных видов.

Т а б л и ц а 3

Результаты гибридизации зеленых ящериц (*Lacerta*) Кавказа и Украины в неволе

Варианты скрещиваний и контроль			Количество					потомков	
			спаривавшихся пар	кладок	случаев задержки яиц	общее число яиц	оплодотворен- ных яиц		полностью сформирован- ных зародышей
♀	×	♂							
<i>L. trilineata</i>		<i>L. agilis</i>	6	2	4	18	7	2	0
<i>L. trilineata</i>		<i>L. viridis</i>	1	0	1	—	—	—	—
<i>L. trilineata</i>		<i>L. strigata</i>	1	0	1	—	—	—	—
<i>L. trilineata</i>		<i>L. trilineata</i>	4	3	1	31	29	24	17
<i>L. agilis</i>		<i>L. trilineata</i>	3	2	1	13	8	3	2
<i>L. agilis</i>		<i>L. viridis</i>	4	3	1	25	0	—	—
<i>L. agilis</i>		<i>L. strigata</i>	6	2	1	16	0	—	—
<i>L. agilis</i>		<i>L. agilis</i>	10	10	0	99	93	84	81
<i>L. viridis</i>		<i>L. trilineata</i>	5	5	0	33	5	0	—
<i>L. viridis</i>		<i>L. agilis</i>	1	0	0	—	—	—	—
<i>L. viridis</i>		<i>L. strigata</i>	1	0	0	—	—	—	—
<i>L. viridis</i>		<i>L. viridis</i>	3	3	0	34	32	29	29
<i>L. strigata</i>		<i>L. trilineata</i>	2	1	1	? *	—	—	—
<i>L. strigata</i>		<i>L. agilis</i>	8	5	2	54	12	6	1**
<i>L. strigata</i>		<i>L. viridis</i>	3	1	0	6	0	—	—
<i>L. strigata</i>		<i>L. strigata</i>	3	3	0	25	25	21	17
Всего гибридных			41	21	13	165	32	11	3
Всего контрольных			20	19	1	189	180	158	144

П р и м е ч а н и е . * — кладка не обнаружена; ** — вылупившийся гибрид прожил 14 суток, предлагаемую пищу не принимал.

Описанные (Ryken & Henke, 1978; Bischoff, 1973) гибридные самки также были почти неспособны к размножению, тогда как от гибридных самцов удалось получить несколько сформированных эмбрионов.

ДЕЙСТВЕННОСТЬ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ

О действительности механизмов репродуктивной изоляции между видами подрода *Lacerta s. str.* можно судить по тому, что несмотря на относительно хорошую изученность рассматриваемой группы, описаны только единичные случаи обнаружения предполагаемых гибридов, главным образом, в Балканском регионе (Mertens, 1956, 1964, 1968).

Для кавказских ящериц подобные данные пока не известны, несмотря на целенаправленные поиски гибридов (Peters, 1962; Bischoff, 1976; Ройтберг, 1982). Правда, среди нескольких сотен особей из смешанных популяций зеленых ящериц мне удалось выявить и поймать необычную самку, сочетающую в себе признаки *L. agilis* и *L. trilineata*. Однозначный вывод о ее таксономическом статусе поможет сделать биохимическое исследование. Считается, что *L. agilis* и *L. strigada* на Кавказе автохтоны (Даревский и др., 1976), а средняя ящерица, вероятно,— одна из древних форм *L. trilineata* (Peters, 1964). Поэтому относительно небольшая вероятность гибридизации кавказских представителей *Lacerta s. str.* может быть объяснена более длительным, чем на Балканах, периодом симпатрии, в течение которого изолирующие механизмы должны были совершенствоваться.

В качестве наиболее серьезного препятствия в межвидовых спариваниях выступают различия в брачном поведении, меньшее значение имеет биотопическая приуроченность видов. В случае средней ящерицы к этому могут добавляться различия в сроках размножения и размерах животных. Среди поведенческих актов основную роль при выборе партнера, по крайней мере для самцов, играют сигналы, воспринимаемые яacobсоновым органом. Менее существенны габитуальные особенности, ритм некоторых движений и специфика ритуальных поз. Роль окраски в распознавании особей своего вида невелика, даже сомнительна. Еще менее определенно можно говорить о значении звуков, иногда издаваемых ухаживающими самцами.

Однако, даже различия феромонов не всегда могут служить серьезной преградой. Так, относительно частые случаи спонтанной гибридизации ящериц и змей в террариумах могут быть объяснены избыточностью и трансформацией феромонов на ограниченной площади. Подобное явление может иметь место и в природе, когда особи разных видов пользуются общими норами, как это иногда наблюдается в смешанных популяциях. Весьма обычными у рептилий являются и заболевания, нарушающие химическую рецепцию.

Если поведенческие и экологические различия оказываются недостаточными, в работу по защите генофонда включаются не менее сильные посткопулятивные механизмы, сводящие к минимуму вероятность рождения здоровых гибридов. Таким образом, гибридизации зеленых ящериц Кавказа в естественных условиях препятствует целый комплекс разнообразных факторов. Однако ни один из них не является достаточно надежным в отдельности. Можно предполагать, что в исключительных случаях естественная гибридизация может иметь место. В масштабах же геологического времени вероятность ограниченного обмена генами весьма велика, особенно на ранних этапах симпатрии. Косвенным свидетельством в пользу такого предпо-

ложения служит то, что по ряду признаков, включая окраску, именно на Кавказе прыткая ящерица обнаруживает наибольшее сходство с *L. strigata* и *L. trilineata*. С другой стороны, этот же факт может трактоваться как первичное явление, одно из свидетельств в пользу древности кавказских *L. agilis* (Даревский и др., 1976). Но тогда возникает вопрос о действенности дизруптивного отбора в древней зоне предполагаемой симпатрии. Дальнейшие исследования экологии и, в частности, конкурентных взаимоотношений помогут лучше понять истинную причину повышенного морфологического сходства между зелеными ящерицами на Кавказе.

В заключение я хотел бы высказать искреннюю благодарность редактору сборника Л. Я. Боркину и профессору А. П. Крапивному, оказавших мне большую помощь при подготовке рукописи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекперов А. М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку, «Элм», 1978, 264 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М., «Мысль», 1971, 303 с.
- Баранов А. С., Борисов В. И., Яблоков А. В. «Пение» ящерицы.— Природа, 1972, № 9, с. 109.
- Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа. Систематика, биология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*. Л., «Наука», 1967, 214 с.
- Даревский И. С., Шербак Н. Н. и Петерс Г. Систематика и внутривидовая структура.— В кн.: Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М., «Наука», 1976, с. 53—95.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1974, 460 с.
- Ройтберг Е. С. Оценка возможности гибридизации *Lacerta agilis* и *L. strigata* (Sauria, Lacertidae) на территории Дагестана.— Зоол. ж., 1982, т. 61, вып. 2, с. 249—253.
- Рудик А. М. О брачном поведении зеленых ящериц.— В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1981, с. 117—118.
- Тертышников М. Ф., при участии Баранова А. С., Яблокова А. В., Борисова В. И. и др. Поведение и активность.— В кн.: Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М., «Наука», 1976, с. 252—272.
- Arnold E. N. Relationship of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia, Lacertidae).— Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., 1973, vol. 25, n. 8, p. 291—366.
- Arnold E. N. & Burton I. A. Pareys Reptilien- und Amphibienführer Europas. Hamburg—Berlin, Verlag Paul Pareys, 1979, 270 S.
- Bischoff W. Lacertenbastarde.— Aquarien-Terrarien, 1969, H. 6, S. 262—265.
- Bischoff W. Lacertenbastarde II. Zool. Garten, N. F., Leipzig, 1973, Bd. 43, H. 5, S. 278—291.
- Bischoff W. Ergänzende Mitteilungen zur Verbreitung von *Lacerta trilineata media*.— Aquarien-Terrarien, 1975, H. 3, S. 108.
- Bischoff W. Echsen des Kaukasus. Die Streifeneidechse.— Aquarien-Terrarien, 1976, H. 3, S. 85—88.
- Bischoff W. Verspreiding, oecologie en systematiek van de zandhagedis, *Lacerta agilis*.— Lacerta, 1981, n. 6—7, s. 85—93.
- Fuhn J. E & Mertens R. Studien an *Lacerta trilineata* aus Rumänien mit Beschreibung einer neuen Unterart.— Senckenberg. Biol., 1959, Bd. 40, H. 1—2, S. 25—42.
- Lux E. Die «Sprache» der Reptilien. Zum Vergleich des intraspezifischen Verhaltens einiger Reptilien.— Aquarien-Terrarien, 1975, H. 9, S. 300—363; H. 10, S. 343—345; H. 11, S. 378—381; H. 12, S. 409—412.
- Mertens R. Über Reptilienbastarde II.— Senckenberg. Biol., 1956, Bd. 37, H. 5—6, S. 383—384.

- Mertens R.* Über Reptilienbastarde III.— Senckenberg. Biol., 1964, Bd. 45, H. 1—2, S: 33—49.
- Mertens R.* Nachträge zur Reptilienfauna der Insel Korfu.— Senckenberg. Biol., 1968, Bd. 49, H. 3—4, S. 173—180.
- Nettmann H.-K. & Rykena S.* Eine gelungene Kreuzung von *L. t. trilineata* mit *L. v. viridis* (Sauria, Lacertidae).— Salamandra, 1974, Bd. 10, H. 2, S. 83—85.
- Peters G.* Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. I. *Lacerta trilineata*, *viridis* und *strigata* als selbständige Arten.— Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1962, Bd. 38, H. 1, S. 127—152.
- Peters G.* Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. III. Die orientalische Populationen von *Lacerta trilineata*.— Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1964, Bd. 4, H. 2, S. 185—250.
- Rykena S. & Henke L.* Bastardierung von *Lacerta viridis* und *Lacerta agilis* im Terrarium (Reptilia: Sauria: Lacertidae).— Salamandra, 1978, Bd. 14, H. 3, S. 147—152.
- Saint Girons H. & Joli J.* Influence de la temperature sur la durée de la spermatogenese de *Lacerta muralis* L. (Reptilia, Lacertidae). Etude autoradiograph.— C. R. Acad. Sci. Paris, 1974, sér. D, t. 278, n. 13, p. 1739—1742.

REPRODUCTIVE ISOLATION MECHANISMS IN THE CAUCASIAN GREEN LIZARDS

A. M. Rudyk

Kharkov State University

Several species of the green lizard group of the Caucasus (*Lacerta trilineata*, *L. strigata* and *L. agilis*) occur sympatrically. However, the reproductive isolating mechanisms prevent the hybridization. Various kinds of possible mechanisms, both pre-mating (habitat isolation, differences in the breeding period, mating behaviour, including visual, sound, tactile and chemical communications, sizes) and postmating (low amounts of fertilized eggs, hybrid inviability) are discussed. The author provides new data on artificial hybridization of the three species (table 3).