

УДК 598.113.6 : 591.162 + 592/599

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ РАНГЕ
 ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ФОРМ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ
 (*LACERTA SAXICOLA EVERSMAUNN*) В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ
 О ПРИМЕНЕНИИ ВИДОВЫХ КРИТЕРИЕВ К АГАМНЫМ ВИДАМ

И. С. ДАРЕВСКИЙ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Широко распространенный в горах Кавказа, Южного Крыма, Малой Азии и Северного Ирана полиморфный вид — скальная ящерица (*Lacerta saxicola Eversmann*) образует более 20 хорошо различающихся подвидов, четыре из которых лишены самцов и представлены исключительно партеногенетическими самками (Darevskij und Kuzikova, 1961; Даревский, 1962). В связи с тем, что многочисленные внутривидовые формы этого вида в систематическом отношении очень неравноценны и характеризуются различной степенью морфологической дифференциации, разными авторами неоднократно высказывались предположения, что некоторые из них в действительности представляют собой самостоятельные виды (Даревский, 1957; Терентьев, 1961; Добровольская, 1964). В данной связи особого интереса заслуживает вопрос о таксономическом ранге четырех партеногенетических форм, поскольку безоговорочное применение к ним современных критериев вида наталкивается на серьезные трудности. В настоящее время установлено (Даревский, 1957, 1965; Даревский и Мухелишвили, 1966), что область распространения партеногенетических форм *Lacerta saxicola armeniacae*, *L. saxicola dahli*, *L. saxicola rostombekovi*, а также партеногенетической расы обоеполого подвида *Lacerta saxicola defilippii* занимает обширную территорию в пределах северной Армении, южной Грузии, северо-западного Азербайджана и северо-восточной Турции, где все они обладают хорошо выраженными перекрывающимися ареалами (рис. 1). До последнего времени эти ящерицы рассматривались специалистами в качестве отдельных подвидов, четко отличающихся друг от друга и других подвиговых форм *Lacerta saxicola* (Méhely, 1909; Lantz et Cuyré, 1936; Даревский, 1957).

Не останавливаясь специально на данном вопросе, отметим только, что достоверность указанных различий, заключающихся в особенностях строения чешуйчатого покрова, размерах и окраске тела, была подтверждена недавно Г. Добровольской (1964) методами биометрического анализа. В целом различия эти таковы, что, основываясь только на морфологическом критерии, мы имеем все основания рассматривать партеногенетические формы как самостоятельные виды. Достигнутая к настоящему времени высокая степень изученности этих ящериц позволяет привлечь для решения вопроса об их таксономическом ранге также географический и физиологический критерии вида. Как уже говорилось, все известные партеногенетические формы *Lacerta saxicola* распространены главным образом в пределах Восточного Закавказья, где их ареалы почти не выходят за границы лесной и горно-степной частей Закавказского нагорья в зоне 900—2200 м над ур. м.

Представление об этом дают карты (рис. 2), на которые нанесены основные пункты достоверных находок каждой из четырех рассматриваемых форм в отдельности. Первое, что обращает на себя внимание при рассмотрении области распространения партеногенетических ящериц, это очень тесная территориальная общность ареалов, особенно заметная при их совмещении. Как видно из рис. 3, ареалы *L. saxicola dahli* и *L. s. rostombekovi* на значительном протяжении укладываются внутри

ареала более широко распространенной *L. s. armeniasa*, с которым на юге совпадает также область распространения партеногенетической расы *L. s. defilippii*. К этому необходимо добавить, что, обитая в совершенно сходных экологических условиях (преимущественно на выходах различ-

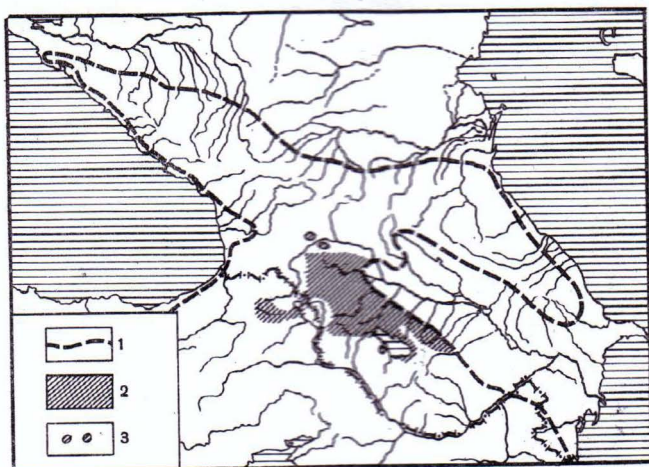
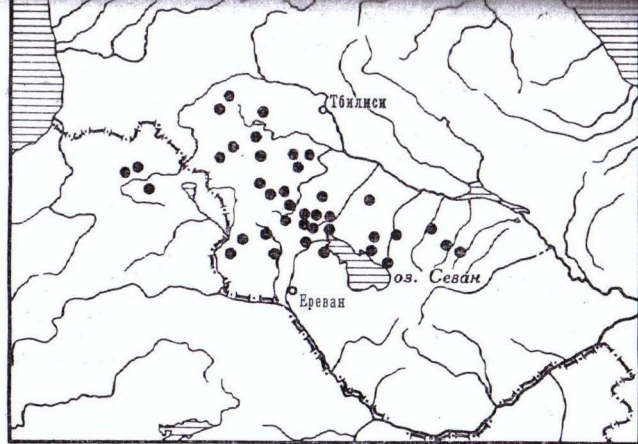


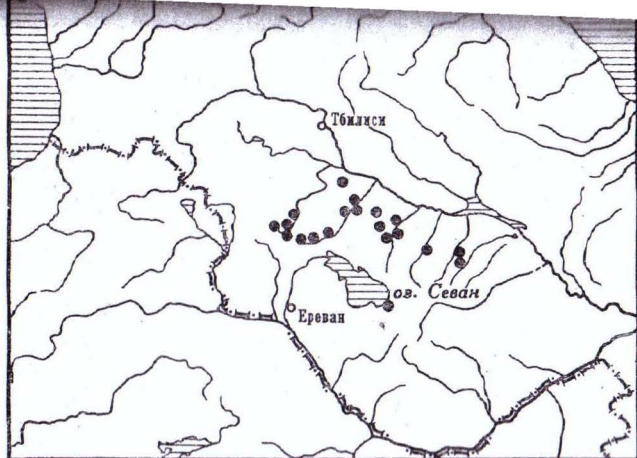
Рис. 1. Соотношение ареалов бисексуальных и партеногенетических форм скальной ящерицы в пределах Кавказа
1 — общий ареал вида *Lacerta saxicola*, 2 — общий ареал четырех партеногенетических форм, 3 — изолированные участки ареалов партеногенетических форм

ного рода скал), партеногенетические ящерицы в зонах совместного обитания не образуют каких-либо промежуточных форм, т. е. ведут себя в этом отношении как вполне хорошие виды. В ряде мест северной Армении можно наблюдать, как особи двух или даже трех различных «подвидов» держатся буквально бок о бок друг с другом, греются рядом на солнце и скрываются при опасности в одно убежище. Иными словами, партеногенетические формы совершенно не отвечают основному требованию географического критерия, говорящему о несовместимости в общем ареале двух или нескольких подвидов одного вида. Таким образом, применяя для установления таксономического ранга партеногенетических форм скальной ящерицы морфолого-географический метод, мы с полным основанием можем считать их хорошо различающимися видами. Можно отметить, что подобные же зоны совместного обитания двух и даже трех разных видов из близкой к *Lacerta saxicola* группы так называемых стенных ящериц, наблюдаются и в ряде мест Южной Европы, причем их видовая самостоятельность в этом случае совершенно не вызывает сомнений (Klemmer, 1957).

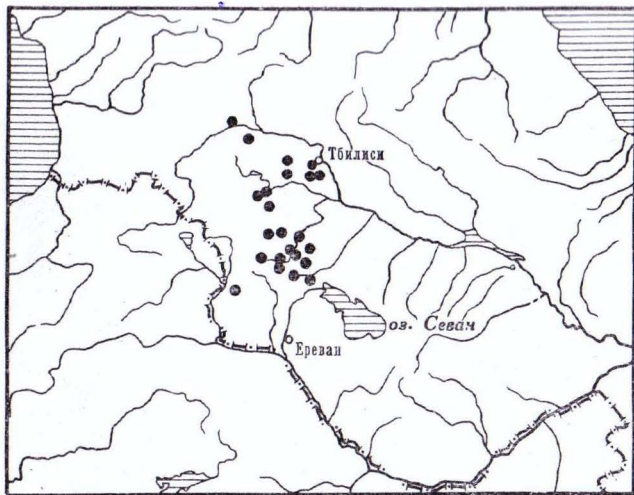
Данные, которыми мы располагаем в настоящее время, позволяют привлечь для решения интересующего нас вопроса также и физиологический или генетический критерий вида, основанный, как известно, на том факте, что помеси между различными видами, как правило, бывают бесплодны. Как уже отмечалось, каждый из партеногенетических «подвидов» скальной ящерицы обладает самостоятельным ареалом, внутри которого практически встречаются одни самки. Отсутствие собственных самцов естественно препятствует гибридизации между обитающими совместно партеногенетическими формами, однако на границах ареалов партеногенетические самки получают возможность спариваться с самцами соседних обоеполых подвидов *Lacerta saxicola*, в результате чего между ними возникают гибриды. Ранее мы показали (Даревский и Куликова, 1962, 1964), что такие гибридные особи всегда являются стериль-



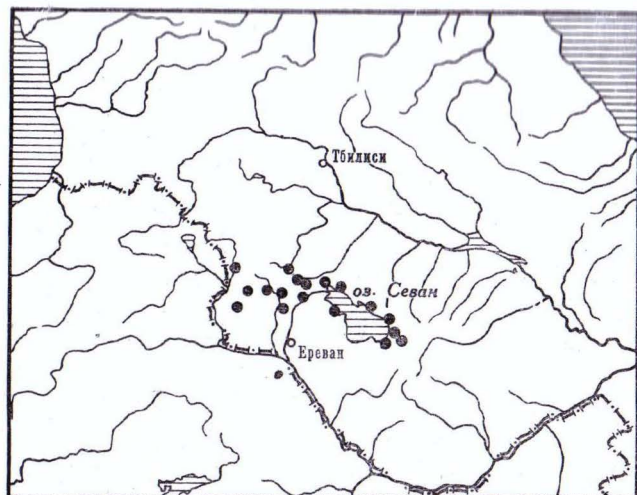
А



Б



В



Г

Рис. 2. Основные местонахождения партеногенетических форм скальной ящерицы в Центральном Закавказье и северо-восточной Турции

А — *Lacerta armenica* Mbb.,
 Б — *L. rostombekovi* Dar., В — *L. dahl* Dar., Г — *L. unisexualis* Dar. (партеногенетическая раса бисексуального подвида *L. a. defillippii* Cam.)

ными триплоидными ($3n=57$) самками, бесплодие которых обусловлено глубокими аномалиями в развитии и строении гонад. Особенно интересен факт возникновения бесплодных гибридов между партеногенетической и обоеполой расой *Lacerta saxicola defilippii*, указывающий на то, что переход ящериц к однополюму размножению носит в данном случае

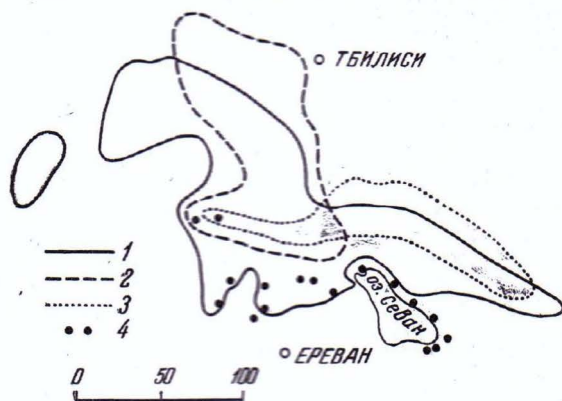


Рис. 3. Схема, иллюстрирующая совпадения ареалов четырех партеногенетических форм скальной ящерицы в пределах Кавказа
 1 — *Lacerta armeniaca* Mén., 2 — *L. dahi* Dar., 3 — *L. rostrombekovi* Dar., 4 — основные пункты находок *Lacerta unisexualis* Dar. (партеногенетическая раса бисексуального подвида *L. saxicola defilippii* Cam.)

необратимый характер, и возвращение к нормальному половому размножению для них уже невозможно. Таким образом, и физиологический критерий вида также указывает на то, что партеногенетические формы — не подвиды, а самостоятельные виды. Такое безоговорочное решение вопроса действительно было бы возможно в случае, если бы мы имели дело с нормальными видами, слагающимися из самцов и самок и размножающимися обычным половым путем. Однако тот факт, что партеногенетические самки не нуждаются в оплодотворении, вынуждает нас рассмотреть вопрос, возможно ли вообще ставить знак равенства между нормальными обоеполовыми видами и формами, размножающимися без оплодотворения или, во всяком случае, без участия самцов. Вопрос этот далеко не нов и тесно связан с такой важной и, по сути дела, еще не решенной проблемой, как определение вида. Известно, что современное так называемое биологическое определение вида основывается на критерии фактической или потенциальной способности к скрещиванию естественных популяций, внутри которых свободно осуществляется панмиксия. Такое определение в качестве неперемennого условия предполагает существование в популяциях обоих полов и, следовательно, совершенно неприемлемо при отсутствии настоящего полового размножения, частным случаем которого является партеногенез. Так, например, специально занимавшийся изучением этого вопроса Т. Добржанский полагает даже, что «...у бесполок организмов и организмов с облигатным самооплодотворением вид как наиболее постоянная и поэтому менее произвольная по сравнению с другими категория отсутствует» (приводится по Кейну, 1958). Учитывая очевидную ограниченность биологического определения, некоторые авторы предложили типологию видов, основанную на различных способах их размножения. Одна из наиболее успешных, на наш взгляд, попыток такого рода принадлежит А. Кейну (1958), по мнению которого необходимо четко отграничивать понятие биологического вида, отличая его от случаев, когда оно неприменимо из-за отсутствия настоящего полового размножения. Такие формы Кейн

для удобства предлагает называть «агамными видами», полагая в то же время, что критерии их видовой самостоятельности должны быть такими же, как у обычных обоеполюх форм, и в системе их следует помещать рядом с их ближайшими родичами.

Целесообразность выделения агамных, в том числе и партеногенетических форм на правах самостоятельных видов, если к этому имеются морфологические предпосылки, поддержана в последнее время Симпсоном (G. Simpson, 1961) и Майром (E. Mayer, 1963). С другой стороны, по мнению Н. В. Тимофеева-Рессовского (1965), любые попытки отождествления видов и подвидов у агамных и бисексуальных форм могут носить лишь условный характер.

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

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

Необходимо, таким образом, выяснить, можно ли в одном ряду с изолирующими механизмами, действие которых основано, например, на особенностях строения гениталий, несовпадении сроков созревания гонад, специфике брачного поведения, понижении эффективности спаривания и т. д., рассматривать также нормальное отсутствие самцов, уже само по себе исключающее всякую возможность перекрестного оплодотворения. Отсюда закономерно вытекает и второй важный вопрос: должен ли систематик при оценке таксономического ранга изучаемых им форм принимать во внимание характер механизма репродуктивной изоляции или же он может довольствоваться лишь чисто внешней стороной дела, т. е. уже самим фактом существования такой изоляции? Думается, что выше мы уже принципиально ответили на эти вопросы, когда согласились с необходимостью разделения агамных и биологических видов, основываясь на способе их размножения. Точно так же, как, признавая равноценность этих категорий перед лицом таксономии, систематик в то же время не закрывает глаза на глубокие их различия в биологиче-

ском смысле, так и в своей практической работе он не должен делать различий между механизмами, обеспечивающими репродуктивную изоляцию, поскольку в каждом случае с их помощью обеспечивается важная для него таксономическая самостоятельность изучаемых форм. Применяя это положение к нашему случаю с партеногенетическими ящерицами, необходимо признать, что все они являются вполне самостоятельными видами, в соответствии с чем и должны именоваться: *Lacerta armeniaca* Méhely, *Lacerta dahli* Dar. и *Lacerta rostombekovi* Dar. Точно так же обстоит дело и с партеногенетической расой бисексуальной формы *Lacerta saxicola defilippii*, которая, как мы ранее показали (Даревский, 1962), обладает достоверными морфологическими отличиями и хорошо выраженным ареалом (рис. 3). Под названием *Lacerta unisexialis* этот агамный вид будет описан нами в другом месте.

Можно отметить, что подобное же положение сложилось и в группе североамериканских ящериц кнемидофоров (*Scnemidophorus*), некоторые виды которых, как показал недавно Меслин (Т. Maslin, 1962), также слагаются из партеногенетических и бисексуальных рас. Как сообщил мне недавно Меслин (in litt.), в настоящее время расы эти рассматриваются им на правах самостоятельных видов.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Даревский И. С., 1957. Систематика и биология скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann), распространенных в Армении, Зоол. сб. Зоол. ин-та АН АрмССР, вып. X: 27—57.—1962. О происхождении и биологической роли естественного партеногенеза в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann), Зоол. ж., т. XLI, вып. 3: 397—408.—1965. Bemerkungen zu einigen von Herrn H. Steiner in der nordöstlichen Türkei gesammelten Felseidechen (*Lacerta saxicola* Eversmann), Ann. Naturhist. Mus. Wien, Bd. 68: 383—386.
- Даревский И. С. и Куликова В. Н., 1961. Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse *Lacerta saxicola* Eversmann, Zool. Jb. Syst., 89, I: 119—176.—1962. Систематические признаки и некоторые особенности оогенеза гибридов между обоеполой и партеногенетической формами скальной ящерицы, Цитология, т. IV. № 2: 160—170.—1964. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) как следствие гибридизации между партеногенетическими и обоеполой формами этого вида, Докл. АН СССР, 158, I: 202—205.
- Даревский И. С. и Мухелишвили Т. А., 1966. Ареалы подвидовых форм скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann) в восточной и южной Грузии, Сообщ. АН ГрузССР, т. 43, 2: 473—480.
- Добровольская Г., 1964. Биометрический анализ подвидов скальных ящериц Армении. Применение математических методов в биологии, III: 70—74, Изд. Ленингр. ун-та, Л.
- Кейн А., 1958. Вид и его эволюция, М.
- Герентьев П. В., 1961. Герпетология, М.
- Тимофеев-Рессовский Н. В., 1965. К теории вида, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 44: 11—25.
- Klemmer K., 1957. Untersuchungen zur Osteologie und Taxonomie der europäischen Mauereidechsen, Abh. Senckenb. Ges., 496: 1—56. Frankfurt am Main.
- Lantz L. A. et Cugén O., 1936. Contribution à la connaissance de *Lacerta saxicola* Eversmann, Bull. Soc. Zool. France, t. LXI: 159—181.
- Maslin T. P., 1962. All-Female Species of the Lizard Genus *Chemidophorus*, Teiidae, Science, vol. 135, No. 3499: 212—213.

- Mayr E., 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Méhely L. V., 1909. Materialien zu einer Systematik und Phylogenie der Muralis-ähnlichen Lacerten, *Ann. Mus. Hung.*, VII: 409—621.
- Simpson G. G., 1961. *Principles of Animal Taxonomy*, Columbia University Press, New York.

ON THE TAXONOMIC STATUS OF PARTHENOGENETIC FORMS
OF ROCK LIZARDS (*LACERTA SAXICOLA* EVERSMAUN)
AS RELATED TO THE APPLICATION OF SPECIES
CRITERIA TO AGAMIC SPECIES

I. S. DAREVSKY

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

Four parthenogenetic subspecies of *Lacerta saxicola* Eversmann (Transcaucasia) have closely overlapping sympatric ranges. The lizards show no intermediate forms in zones of their mutual habitat. On the border—line of their ranges parthenogenetic lizards can mate with males of neighbouring bisexual forms of *Lacerta saxicola*, producing hybrids that always are sterile triploid ($3n=57$) females. Therefore, application of geographical and physiological species criteria to parthenogenetic forms allows to regard them as independent species. However, geographical and physiological criteria are based on the effect of reproductive isolation mechanisms whose realization is possible upon the occurrence of both sexes in the population. Thus, both criteria should not be unconditionally applied to parthenogenetic and agamic species consisting of females alone. However, the absence of males also plays the role of a peculiar isolation mechanism which maintains the integrity of parthenogenetic species. Due to this, parthenogenetic forms of *Lacerta saxicola* Eversmann which can be easily distinguished in the morphological respect should be considered as independent agamic species: *Lacerta armeniaca* Méh., *L. dahli* Dar., *L. rostombekovi* Dar. and *L. unisexualis* Dar.
