

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 armeniasa* (Méhely, 1909) — художинка С. Е. Станкевича

Г $\frac{2005000000-19}{055(02)3-86}$ Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1986

ИЗУЧЕНИЕ СМЕШАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ТРЕХ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ (*LACERTA SAXICOLA* COMPLEX) В АРМЕНИИ

Ф. Д. Даниелян

Ереванский государственный университет

Одним из наиболее замечательных открытий, связанных с изучением герпетофауны Кавказа, несомненно, было обнаружение И. С. Даревским естественного партеногенеза и гибридного происхождения скальных ящериц группы *Lacerta saxicola*. Данная работа продолжает серию многочисленных исследований, выполненных И. С. Даревским и его учениками, включая и автора данной статьи.

В ряде предшествующих работ было показано, что в Закавказье ареалы некоторых партеногенетических и обоеполюх видов скальных ящериц часто соприкасаются. В полосе своего соприкосновения разные виды обитают совместно, образуя тесные смешанные популяции на скалах, обрывах, в ущельях рек. При соприкосновении ареалов партеногенетических и обоеполюх видов ящериц между ними иногда происходит спонтанная гибридизация, которая приводит к образованию триплоидных гибридных особей (Даревский и Куликова, 1961, 1962, 1964; Даниелян, 1968; Боркин и Даревский, 1980). Наряду с такими смешанными популяциями в Закавказье часто можно наблюдать также популяции, где совместно обитают несколько партеногенетических видов.

Целью данной работы является изучение смешанной популяции, в которой совместно обитают три партеногенетических вида: *L. armeniaca*, *L. dahli* и *L. rostombekovi*. Эта популяция, расположенная в окрестностях курорта города Дилижан, интересовала нас в связи с тем, что среди особей *L. dahli* обнаружили ящерицы с ярко-желтой окраской нижней стороны тела, которых мы условно назвали «желтыми» *L. dahli*. Эти особи по окраске резко отличались от обычных.

Для анализа фолидоза (15 признаков по общепринятой методике) было использовано 63 ящерицы, из которых 19 относятся к обычной *L. dahli*, 23 к «желтой» *L. dahli* и 21 к *L. rostombekovi*. Детальное изучение признаков у этих партеногенетических ящериц показало, что по 7 признакам «желтая» *L. dahli* занимает промежуточное положение между обычной *L. dahli* и *L. rostombekovi* (см. таблицу). Например, по количеству чешуй вокруг середины тела в одном ряду «желтая» *L. dahli* совпадает с *L. rostombekovi* на 37,5%, с обычной *L. dahli* на 50%, но отличается от обоих видов на 12,5%. По остальным 6 признакам нам не удалось найти достоверных различий между ними.

Изменчивость фоллидоза у партеногенетических ящериц рода *Lacerta* в смешанной популяции

Признаки	<i>L. rostombekovi</i>			«желтая» <i>L. dahli</i>			<i>L. dahli</i>		
	min—max	$\bar{x} \pm m$	σ	min—max	$\bar{x} \pm m$	σ	min—max	$\bar{x} \pm m$	σ
Количество чешуй вокруг середины тела	49—52	51,00±0,23	1,05	50—58	53,30±0,55	2,64	53—57	54,89±0,72	0,99
Количество бедренных пор	16—18	17,00±0,22	0,63	16—19	16,74±0,19	0,75	17—19	17,95±0,62	0,85
Количество зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками	11—13	11,76±0,04	0,83	9—12	10,87±0,20	0,97	10—11	10,42±0,37	0,51
Количество верхнегубных щитков	6—8	6,48±0,11	0,5	6—7	6,57±0,12	0,51	6	6,05±0,01	0,23
Количество преанальных щитков	3	2,95±0,05	0,22	2—3	2,22±0,09	0,42	2	2±0	0
Количество щитков между центральный височным и барабанным щитками	2—2 3—3	2,57±0,11	0,51	2—2 3—3	2,17±0,02	0,39	2—2 2 3	2,05±0,37	0,51
Количество туловишных щитков	30—34	31,95±0,24	1,12	28—34	31,57±0,33	1,56	29—33	31,37±1,12	1,54

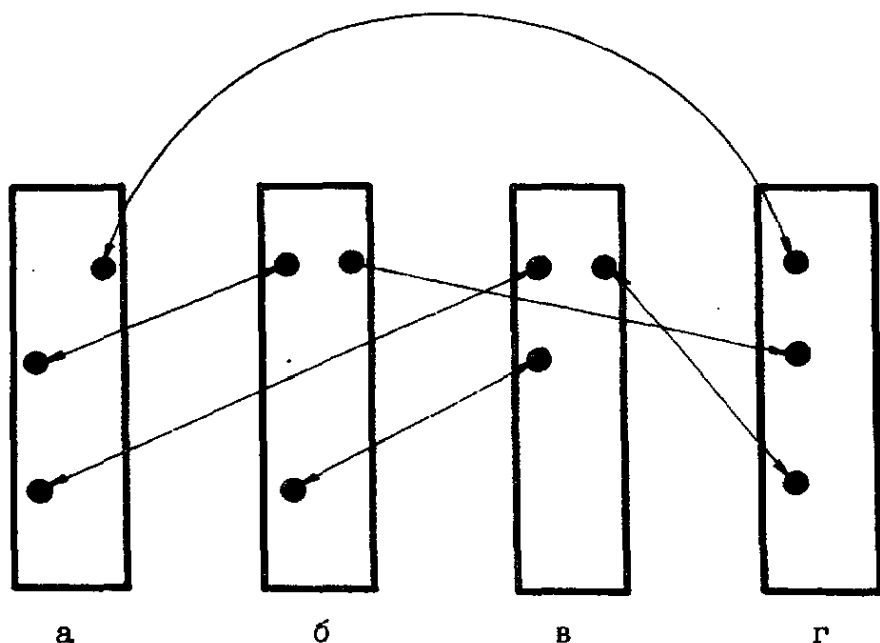


Схема пересадок кожных лоскутов между особями *L. rostombekovi* (а), *L. dahli* (б), «желтой» *L. dahli* (в) и *L. armeniaca* (г).

Промежуточность положения «желтой» *L. dahli* подтверждается и данными по плодовитости. Если кладка обычной *L. dahli* состоит из 2—5 яиц, а кладка *L. rostombekovi* из 2, реже 3, то у «желтой» *L. dahli* в кладке бывает не менее 3 яиц.

Ящерицы изучались также методом пересадки кожи. Этот метод, который все больше используется в настоящее время, открывает широкие возможности для выяснения родственных отношений между таксонами видового и внутривидового ранга. Он особенно перспективен при изучении однополых партеногенетических видов, которые из-за отсутствия панмиксии, как правило, генетически почти или полностью однородны. Указанный метод был успешно применен для подтверждения однополости у ряда видов ящериц (Maslin, 1967; Eckardt & Whimster, 1971; Cuellar & Kluge, 1972; Даревский и др., 1977), а также для выяснения степени генетической однородности однополых видов внутри отдельных клональных популяций (Cuellar, 1976, 1977; Cuellar & Smart, 1977; Даревский и Даниелян, 1979).

При изучении тканевой совместимости между *L. rostombekovi*, обычной и «желтой» *L. dahli* применялась методика (Cuellar, 1972), несколько видоизмененная нами. Работа проводилась по схеме, предложенной Маслиным (Maslin, 1967). В наших опытах было исследовано 32 ящерицы. В каждом опыте использовались по 4 особи обычной и «желтой» *L. dahli*, *L. rostombekovi* и *L. armeniaca*, которая служила в качестве контроля. Спинальная сторона животного делилась условно на 4 участка: 3 на левой стороне, 1 на правой (контрольная пересадка). Каждая особь была одновременно и донором, и реципиентом по отношению к остальным, и на нее переносились трансплантаты, полученные от каждой из трех других ящериц (см. рисунок). В общей сложности в 8 опытах было трансплантировано 96 кожных лоскутков, 24 из которых были пересажены для контроля на *L. armeniaca*.

Все контрольные пересадки были отторгнуты в течение 10—20 суток, что свидетельствовало о тканевой несовместимости между ними. Во время контрольных пересадок трансплантаты от «желтой» *L. dahli* и *L. rostombekovi*

отторгались бурно, и отторжение завершалось у всех реципиентов в течение 13—14 суток. Лоскуты же, пересаженные от обычной *L. dahli*, отторгались медленнее: лишь через 15—20 суток лоскут отпадал, и участок затягивался тонкой пленкой (*вклейка*, рис. III). Из 16 лоскутов, пересаженных от обычной *L. dahli* к *L. rostombekovi* и наоборот, лишь один трансплантат отпал в первый же день (по-видимому, от механического смещения), тогда как остальные 15 оставались на реципиенте в течение 20—30 суток.

Процесс отторжения у всех ящериц протекал почти одинаково. Первые несколько суток кожный лоскут сморщивается и приподнимается с краев; к 10—15-му дню трансплантаты начинают резко менять цвет. Такой трансплантат, по-видимому, надо считать «мертвым» и отторгнутым. Подобный тип отторжения описывался ранее (Cuellar, 1976; Коркиа, 1980). Однако обмен кожными лоскутами между «желтой» и обычной *L. dahli*, а также между «желтой» *L. dahli* и *L. rostombekovi* завершился успешно. Из 32 пересаженных лоскутов лишь два отпали, и те, очевидно, по механическим причинам. Остальные 30 трансплантатов (93,7%) прижились и оставались на реципиенте до конца опыта 180 суток (*вклейка*, рис. IV).

Партеногенетические виды *L. dahli* и *L. rostombekovi* образовались в результате естественной гибридизации между близкими двуполовыми видами: *L. dahli* от *L. portschinskii* × *L. mixta*, а *L. rostombekovi* от *L. portschinskii* × *L. raddei* (Uzzell & Darevsky, 1973, 1975; Аззелл и Даревский, 1974; Боркин и Даревский, 1980). Поэтому можно считать, что *L. dahli* и *L. rostombekovi* несут в своих генотипах по одному общему (*portschinskii*) и по одному разному геному. По этой причине отторжение трансплантатов между этими видами идет хотя и медленно, но полностью. Результаты наших исследований позволяют предположить, что особи «желтой» *L. dahli* имеют, по всей вероятности, гибридное происхождение и что в гибридизации участвовали партеногенетические *L. dahli* и *L. rostombekovi*.

Возникает вопрос, каким же образом могла произойти гибридизация двух партеногенетических видов? Известно, что одно из несовершенств партеногенетического размножения заключается в появлении в эмбриогенезе большого числа уродств, которые были описаны у различных видов однополых ящериц (Даревский, 1960, 1966; Даревский и Куликова, 1961; Даниелян, 1970). Существование уродов обычно наблюдалось на заключительных стадиях инкубации, после того как из большинства яиц кладки успевали вывестись нормальные молодые особи. Гибель этих уродов наступала в возрасте от нескольких суток до 3—5 недель. Некоторые из эмбрионов были самцами с характерными мужскими гениталиями, которые в отличие от нормальных самцов не были ввернуты вовнутрь, а оставались все время снаружи. Это указывало на то, что в потомстве партеногенетических самок идет развитие мужских эмбрионов, рост которых в силу каких-то причин приостанавливается. Так как гибель мужских эмбрионов в ряде случаев наступает лишь на заключительной стадии инкубации, можно было предположить, что хотя бы некоторые из них способны полностью завершить свое развитие и достичь взрослого состояния.

Изучение собранного в разное время обширного материала, действительно, позволило выявить существование у партеногенетических видов единичных самцов, встречаемость которых в природе не превышает 0,1% (Даревский и др., 1977). Несколько таких мужских особей, в частности *L. ar-*

meniaca, ранее были добыты в природе. Было выявлено (Даревский и др., 1977), что эти самцы отличаются от партеногенетических самок относительно более крупной головой и более яркой зеленой окраской верхней стороны тела. Мужская их принадлежность доказывалась также наличием характерных гениталий и внешне вполне развитых семенников. Диплоидное число хромосом этих самцов равно 38 ($35M+3m$); 18-я пара хромосом гетероморфна, одна из них по длине близка к микрохромосомам и идентифицируется как Y-хромосома. В семеннике самца *L. armeniaca* обнаружены были сперматоциты I и II порядков и сперматиды; в единичных случаях на некоторых срезах были обнаружены и зрелые сперматозоиды.

Надо отметить, что Добровольской (1964) и Даревским (1966) также были исследованы два самца *L. dahli*, которые внешне совершенно не отличались от самок этого же вида. Они имели в семенниках все стадии сперматогенеза, однако обладали некоторыми признаками гермафродитизма (об этом свидетельствует наличие «овосеменника» со слабо выраженными яйцеводами). Исходя из этого, авторы пришли к предположению, что эти самцы вполне могут быть фертильными. Морфологические и кариологические особенности, а также локализация партеногенетических самцов позволяют думать, что их появление не связано с гибридизацией. Скорее всего здесь можно говорить об остаточной бисексуальности, что ранее предполагалось (Taylor et al., 1967) в отношении редких самцов из некоторых партеногенетических популяций северо-американских ящериц рода *Cnemidophorus*. Об этом свидетельствует и тот факт, что самцы происходят из аллопатрических популяций *L. armeniaca*.

Косвенным доказательством существования таких самцов может служить наличие в коллекции Зоологического института АН СССР (Ленинград) двух, вероятно, триплоидных гибридов, добытых в зоне симпатрии между партеногенетическими видами *L. armeniaca* и *L. dahli* в окрестностях города Цалка в южной Грузии. Эти гибриды обладали развитыми яичниками, чем и отличались от лишенных гонад стерильных триплоидных особей, образующихся при спаривании партеногенетических самок с самцами обоеполых видов (Даревский и Куликова, 1962; Даревский и Даниелян, 1969; Даревский и др., 1973; Боркин и Даревский, 1980). Следует заметить, что одним из возможных механизмов появления таких самцов может быть гормональное переопределение пола или же нарушение в работе сбалансированной системы пол-определяющих механизмов (Даревский и др., 1977; Даревский, 1982).

Таким образом, можно предположить, что в исследуемой нами популяции появился самец *L. dahli* или *L. rostombekovi*, который затем скрестился с самками *L. rostombekovi* или *L. dahli*, что и привело к возникновению желтых особей *L. dahli*. Иногда у партеногенетических самок яйца выходят в яйцеводы гаплоидными. Обычно такие яйца не развиваются, однако в случае спаривания может образоваться диплоидный гибрид. По-видимому, это и случилось однажды с самкой *L. dahli*, и получившаяся от этого вида «желтая» *L. dahli* начинает размножаться уже партеногенетически, производя себе подобных диплоидных желтых особей.

ЛИТЕРАТУРА

- Аззелл Т. М. и Даревский И. С. Доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов кавказских скальных ящериц рода *Lacerta*.— Ж. общ. биол., 1974, т. 35, № 4, с. 553—561.
- Боркин Л. Я. и Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных.— Ж. общ. биол., 1980, т. 41, № 4, с. 485—506.
- Даниелян Ф. Д. Эколого-фаунистическое исследование бисексуальных и партеногенетических видов скальных ящериц Армении. Автореф. канд. дисс. Л., 1968, 17 с.
- Даниелян Ф. Д. Нарушение эмбрионального развития и появление уродств у скальных ящериц Армении.— Зоол. ж., 1970, т. 49, вып. 7, с. 1064—1067.
- Даревский И. С. Эмбриональные уродства при партеногенетическом размножении у скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann.— Докл. АН СССР, 1960, т. 132, № 1, с. 234—237.
- (Даревский И. С.) *Darevsky I. S.* Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann.— J. Ohio Herpetol. Soc., 1966, vol. 5, n. 2, p. 115—152.
- Даревский И. С. Замечательные скальные ящерицы.— Природа, 1982, № 3, с. 33—44.
- Даревский И. С., Аззелл Т. М., Куприянова Л. А. и Даниелян Ф. Д. Гибридные триплондные самцы в симпатрических популяциях партеногенетических и обоеполюх видов скальных ящериц рода *Lacerta* L.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., 1973, отд. биол., т. 78, № 1, с. 48—58.
- Даревский И. С. и Даниелян Ф. Д. Диплоидные и триплоидные особи в потомстве партеногенетических самок скальных ящериц, естественно спаривающихся с самцами близких бисексуальных видов.— Докл. АН СССР, 1969, т. 184, № 3, с. 727—730.
- Даревский И. С. и Даниелян Ф. Д. Изучение степени генетической однородности однополого вида скальной ящерицы (*Lacerta unisexualis* Darevsky) методом приживления кожного трансплантата.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1979, т. 89, с. 65—70.
- (Даревский И. С. и Куликова В. Н.) *Darevsky I. S. & Kulikova W. N.* Natürliche Partenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann).— Zool. Jhrb. Abt. Syst., Ökol. u. Geogr. Tiere, 1961, Bd. 89, N. 1, S. 119—176.
- Даревский И. С. и Куликова В. Н. Систематические признаки и некоторые особенности оогенеза гибридов между обоеполой и партеногенетической формами скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann.— Цитология, 1962, т. 4, № 2, с. 160—170.
- Даревский И. С. и Куликова В. Н. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) как следствие гибридизации между двуполоыми и партеногенетическими формами этого вида.— Докл. АН СССР, 1964, т. 158, № 1, с. 202—205.
- Даревский И. С., Куприянова Л. А. и Бакрадзе М. А. Остаточная бисексуальность у партеногенетических видов скальных ящериц рода *Lacerta*.— Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 5, с. 772—780.
- Коркия И. Р. Изучение кожных пересадок и реакции внутренних органов и крови у скальных ящериц рода *Lacerta*.— Ж. общ. биол., 1980, т. 41, № 6, с. 924—932.
- Cuellar O.* Intraclonal histocompatibility in a parthenogenetic lizard: evidence of genetic homogeneity.— Science, 1976, vol. 193, n. 4248, p. 150—153.
- Cuellar O.* Genetic homogeneity and speciation in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus velox* and *C. neomexicanus*: evidence from intraspecific histocompatibility.— Evolution, 1977, vol. 31, n. 1, p. 24—31.
- Cuellar O. & Kluge A. G.* Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris*.— J. Genetics, 1972, vol. 61, n. 1, p. 14—26.
- Cuellar O. & Smart C.* Analysis of histoincompatibility in a natural population of the bisexual whiptail lizard *Cnemidophorus tigris*.— Transplantation, 1977, vol. 24, n. 2, p. 127—133.
- Eckardt M. J. & Whimster I. W.* Skin homografts in the all-female gekkonid lizard *Hemidactylus garnoti*.— Copeia, 1971, n. 7, p. 152—154.

- Maslin T. P. Skin grafting in the bisexual teiid lizard *Cnemidophorus sexlineatus* and in the unisexual *C. tessellatus*,— J. Exp. Zool., 1967, vol. 166, n. 1, p. 137—150.
- Taylor H. L., Walker J. M. & Medica P. A. Males of three normally parthenogenetic species of teiid lizard (genus *Cnemidophorus*).— Copeia, 1967, n. 4, p. 737—743.
- Uzzell T. & Darevsky I. S. The relationships of *Lacerta portschinskii* and *Lacerta raddei* (Sauria, Lacertidae).— Herpetologica, 1973, vol. 29, n. 1, p. 1—6.
- Uzzell T. & Darevsky I. S. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* (Sauria, Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications.— Copeia, 1975, n. 2, p. 204—222.

STUDY OF MIXED POPULATION OF THREE PARTHENOGENETIC SPECIES OF THE ROCK LIZARDS (*LACERTA SAXICOLA* COMPLEX) IN ARMENIA

F. D. Danieljan

Erevan State University

An analysis of 15 scalation characters and the transplantation of 96 skin grafts permitted to suggest that the yellow specimens of *L. dahli* originated from the hybridization between *L. rostombekovi* and normal *L. dahli*. The existence of rare males in the populations of the parthenogenetic species *L. rostombekovi* and *L. dahli* and its hybridization with the one of parental species females may result in the appearance of the yellow lizards of *L. dahli*.