ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
Բիոլոգիական գիտ. XVIII, № 10, 1965 Биологические науки

Ф. Д. ДАНИЕЛЯН

МЕХАНИЗМ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ У НЕКОТОРЫХ ФОРМ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ (LACERTA SAXICOLA EVERSMANN), РАСПРОСТРАНЕННЫХ В АРМЕНИИ

Широко распространенный на Кавказе полиморфный вид — скальная ящерица (Lacerta saxicola Eversmann) представлен на территории Армянской ССР шестью хорошо различающимися подвидами, из которых три (Lacerta saxicola armeniaca Meh., L. saxicola dahli Dar. и L. saxicola rostombekovi Dar.) лишены самцов и размножаются партеногенетически [1—5]. Было показано, что каждый из 6 армянских подвидов этого вида обладает в пределах республики хорошо выраженным самостоятельным ареалом, однако в ряде районов эти ареалы отчасти перекрываются, в результате чего соседние подвиды местами обитают совместно. По данным И. С. Даревского и В. Н. Куликовой [3], такое перекрытие ареалов приводит к возникновению гибридов, число которых составляет местами от 5 до 10% всех особей в данной популяции ящериц. Особенно подробно этими авторами была изучена гибридная зона, расположенная на северо-восточных отрогах Гегамского хребта в районе сел. Лчашен и Чкаловка на берегу оз. Севан. Здесь было установлено существование стерильных триплоидных гибридов, образующихся при оплодотворении партеногенетических самок L. s. armeniaca самцами обоеполой формы L. sax. terentjevi. Наряду с двумя указанными подвидами в данной гибридной зоне довольно широко распространена также обоеполая форма L. sax. defilippii, не дающая помесей ни с партеногенетической armeniaca, ни с бисексуальной terentjevi. И. С. Даревский [1], впервые обративший внимание на это обстоятельство, высказал предположение, что отсутствие гибридов между defilippii и terentjevi следует объяснить действием экологических изолирующих факторов, механизм которых еще недостаточно выяснен.

В данной работе мы поставили перед собой задачу выяснить причину нескрещиваемости между обоеполыми подвидами terentjevi и defilippii с одной стороны и попытаться объяснить механизм возникновения гибридов между terentjevi и armeniaca—с другой. Этот вопрос представляет собой не только частный интерес в смысле изучения биологии скальной ящерицы, но интересен и в более широком биологическом плане, так как затрагивает проблему репродуктивных изолирующих механизмов внутри полиморфного вида, каковым является Lacerta saxicola.

Работа проводилась под руководством И. С. Даревского в апреле—сентябре 1964 г. при кафедре зоологии Ереванского государственного университета. В указанный период в среднем через каждые две недели на стационаре в окрестностях сел. Лчашен нами отлавливалось по

10—15 особей каждого из обитающих здесь обоеполых подвидов (L. s terentjevi и L. s. defilippii). В лабораторных условиях ящериц вскрывали и производили промеры и взвешивание гонад и жировых тел по методике, предложенной в свое время И. С. Даревским [2]. Наличие зрелых спермиев в семенниках и их придатках устанавливалось при микроскопическом исследовании мазков. Аналогичная работа в те же сроки проводилась с партеногенетической формой L. s. armeniaca, отлавливаемой в окрестностях сел. Такярлу в ущелье р. Мармарик, где расположена летняя учебная база биологического факультета Ереванского университета. Это диктовалось тем обстоятельством, что в гибридной зоне партеногенетическая форма сравнительно немногочисленна и интенсивный вылов ее здесь мог привести к нарушению сложившегося в природе баланса между подвидами.

Было установлено, что сроки размножения партеногенетического подвида в окрестностях Такярлу и окрестностях Лчашена совпадают.

Основная задача исследования заключалась в выяснении сроков созревания гонад у совместно обитающих подвидов, причем особое вни

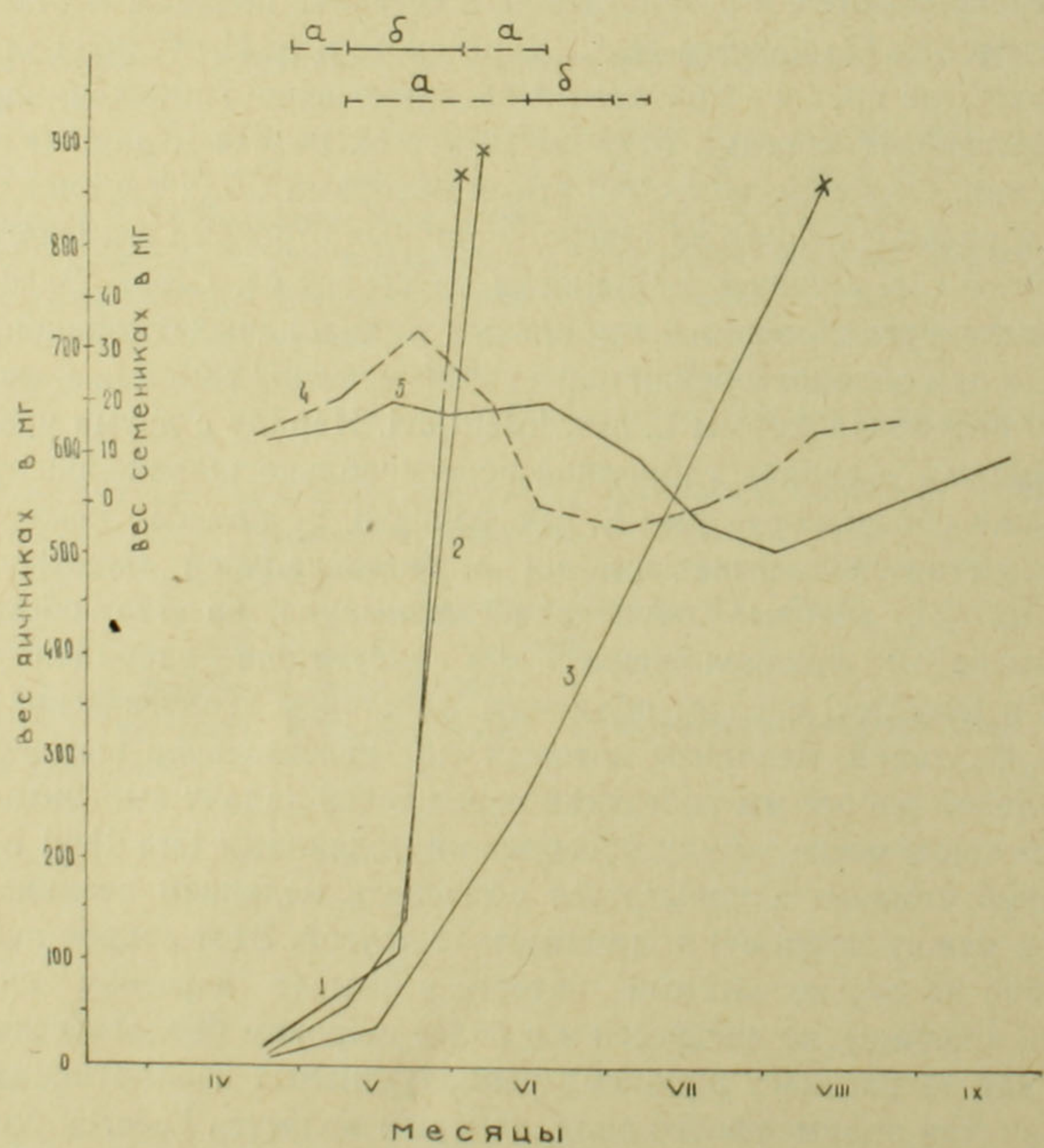

Рис. 1. Сезонные изменения веса яичников и семенников. 1. Яичники у—1. L. sax. terentjevi. 2. L. sax. armeniaca. 3. L. sax. defilippii Семенники у—4. L. sax. terentjevi. 5. L. sax. defilippii. xxx— выход яиц в яйцевод. Спермии: а — в семенниках: — — — —, б — в придатках:———.

мание обращалось на время выхода яиц в яйцеводы у самок в период существования зрелых спермиев у самцов. Поскольку функция размножения у ящериц тесно связана с питанием, параллельно проводилось изучение динамики развития жировых тел. Результаты этих исследований изображены графически на рис. 1, 2, 3. Как можно видеть, закономерность созревания семенников у самцов terentjevi и defilippii в общих чертах сходна. Однако если у первой формы семенники достигают максимума развития уже во второй половине мая, то у второго этот максимум наблюдается приблизительно на месяц позднее — во второй половине июня. Особенно наглядно выглядят эти различия, если сопоставить период существования зрелых спермиев в придатках семенников. Оказалось, что у terentjevi спермии появляются в придатках в начале мая, сохраняясь до начала июня, тогда как у defilippii они обнаруживаются с середины июня до начала июля. Важное значение указанных различий становится очевидно, если сопоставить их со сроками выхода яиц в яйцеводы у самок (рис. 1). Можно видеть, что у terentjevi яйца выходят в яйцеводы приблизительно на месяц раньше чем у defilippii. Поскольку у ящериц оплодотворение созревших яиц происходит при их выходе в яйцеводы, необходимо чтобы спаривание имело место в период нахождения их в яичниках [2].

С другой стороны, самец способен продуктивно спариваться лишь при наличии зрелых спермиев в придатках семенников. Отсюда следует, что при установленных нами сроках созревания гонад, перекрестное спаривание между defilippii и terentjevi становится невозможным, чем и объясняется отсутствие гибридов между ними. В связи с тем, что у партеногенетических armeniaca сроки выхода яиц в яйцеводы практически совпадают с таковыми у самок terentjevi, создаются все предпосылки для оплодотворения партеногенетических самок, что приводит к возникновению стерильных гибридов. Можно отметить, что по данным Даревского и Куликовой [3, 4], бесплодие таких гибридов связано с глубокими аномалиями в строении гонад, вызванными нарушениями в сложном цито-генетическом механизме конъюгации хромосом при оогенезе.

Наблюдающаяся у изученных нами ящериц динамика накопления жировых тел находится в полном соответствии с описанной выше динамикой развития гонад (рис. 2, 3). После выхода с зимовки жировые тела у всех трех изученных форм развиты довольно сильно и в дальнейшем вес их закономерно снижается по мере развития гонад. По окончании периода размножения жировые тела снова быстро увеличиваются в весе, достигая максимума перед уходом на зимовку. Как видно из рис. 2 и 3, эти изменения в весе жировых тел обратно пропорциональны изменению веса семенников и яичников, которые развиваются за счет энергетических резервов депонированных в жировых телах. Таким образом, у Lacerta saxicola установлена общая для многих ящериц закономерность, изученная ранее И. С. Даревским [2] у ящурок и круглоголовок.

Установленный нами факт нескрещиваемости обитающих совместно подвидов одного вида позволяет высказать некоторые соображения

о таксономической принадлежности изученных форм скальной ящерицы. Согласно прочно установившемуся в настоящее время взгляду, подвиды характеризуются обязательной способностью свободного скрещивания,

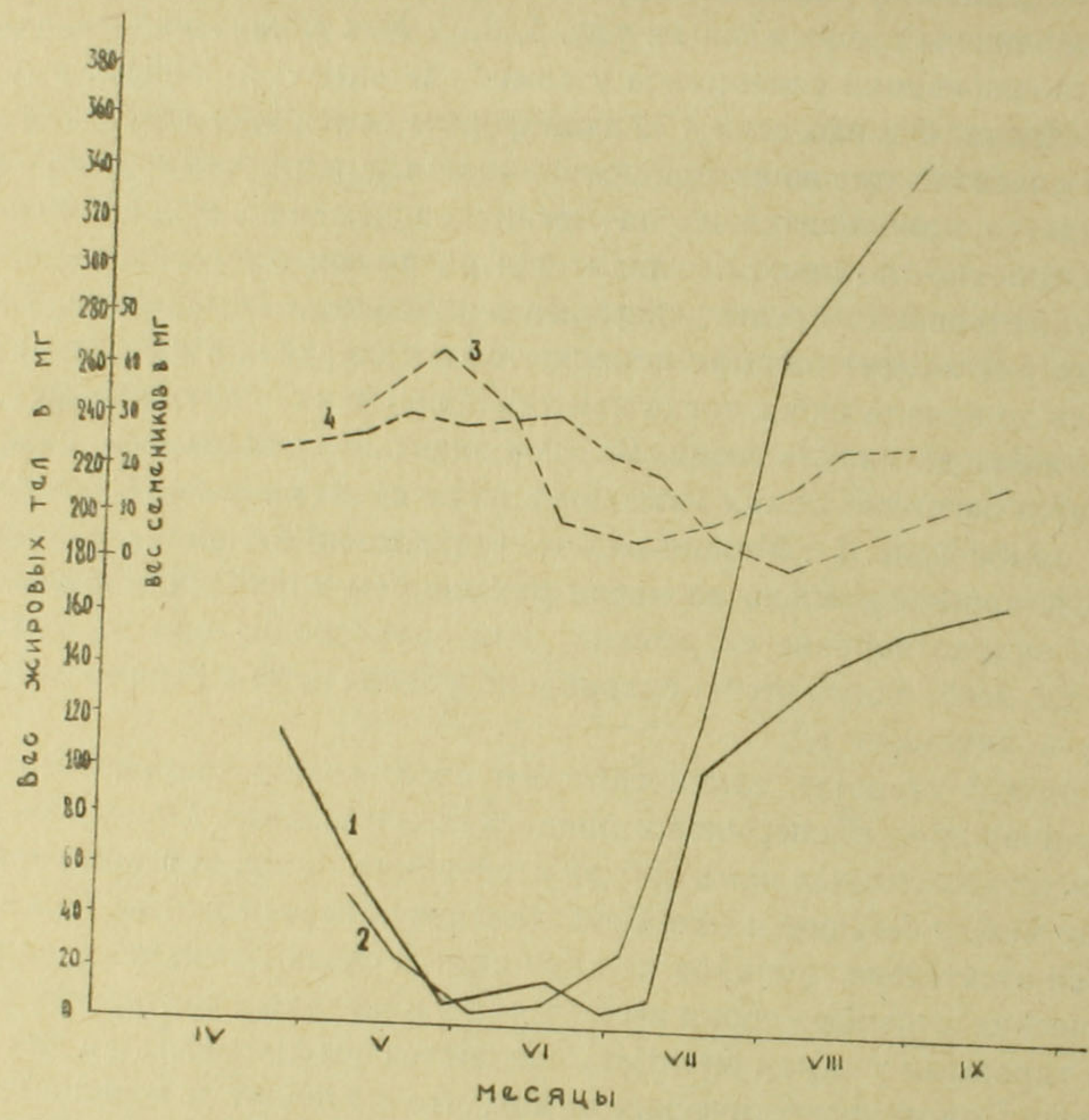

Рис. 2. Сезонные изменения веса жировых тел и семенников у самцов L. sax. terentjevi и L. sax. defilippii. 1. Жировые тела у L. sax. terentjevi. 2. Жировые тела у L. sax. defilippii. 3. Семенники у L. sax. terentjevi. 4. Семенники у L. sax. defilippii.

и наличием промежуточных переходных форм между ними. Изученный нами механизм репродуктивной изоляции между L. sax. terentjevi и L. sax. defilippii, заключающийся в несовпадении сроков созревания гонад, дают право с достаточным основанием считать, что в действительности мы имеем дело не с подвидами, а двумя самостоятельными видами, кстати, достаточно четко различающимися своей морфологией [1, 6].

Такие случаи были известны в литературе и раньше. В своей монографии Майр [7] рассматривает их в числе других экологических факторов в разделе «сезонная изоляция», применительно к разным видам. Установление такой изоляции у считавшихся подвидовыми форм скальной ящерицы может, по нашему мнению, служить достаточным доказательством в пользу их видовой самостоятельности. Можно отметить, что в свое время такое предположение в общей форме для вида Lacerta saxicola было уже высказано И. С. Даревским [1] и П. В. Терентьевым [8].

Однако окончательное установление статуса изученных нами форм скальной ящерицы должно быть сделано лишь при ревизии этого поли-

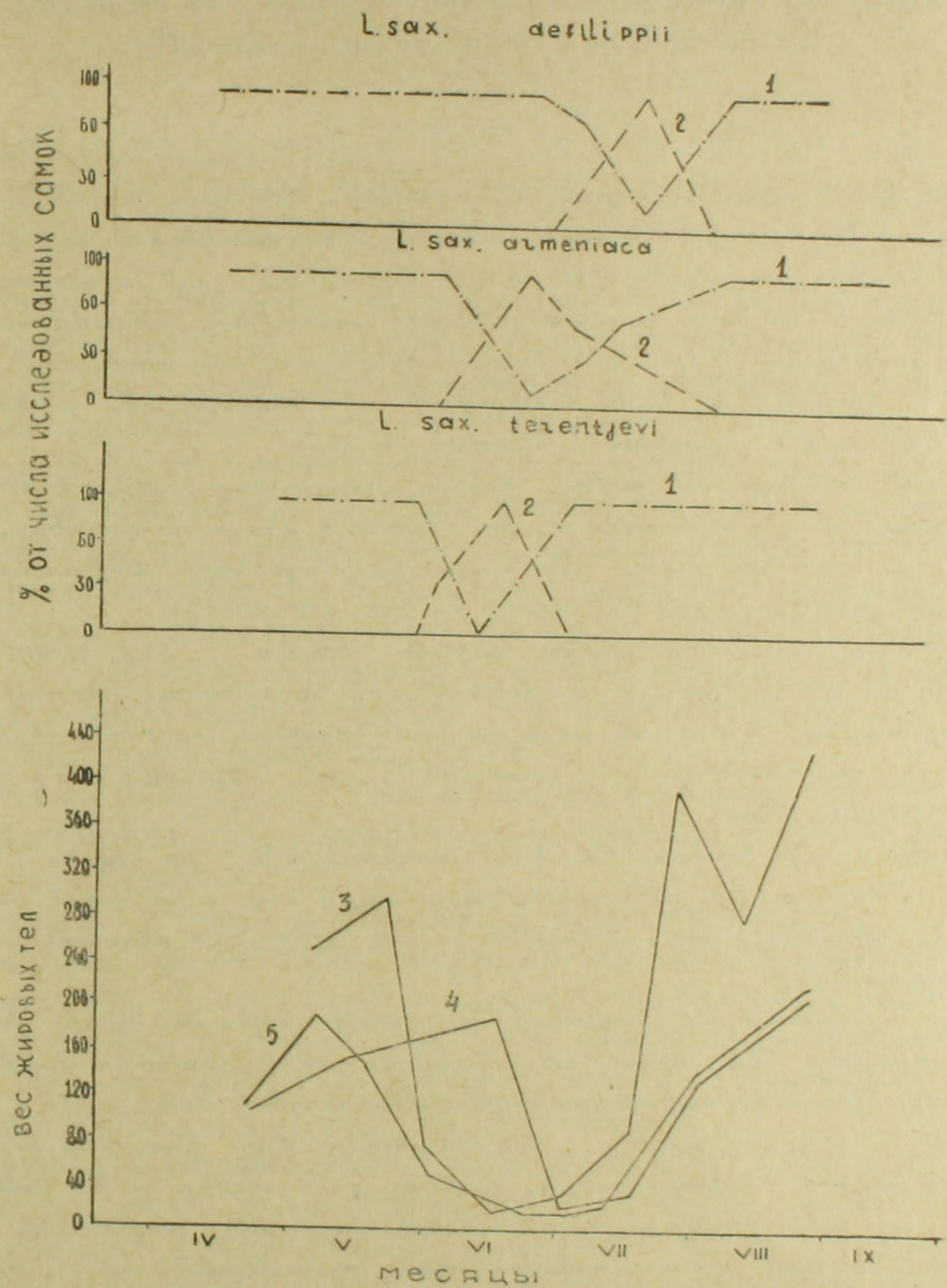

Рис. 3. Сезонные изменения веса жировых тел и степень развития яичников у самок L. sax. terentjevi, L. sax. armeniaca, L. sax. defilippii. 1. Овоциты в яичниках. 2. Яйца в яйцеводах. Жировые тела: 3. L. sax. terentjevi. 4. L. sax. defilippii. 5. L. sax. armeniaca.

морфного вида в целом. Следует полагать, что и некоторые другие «подвиды» также смогут быть выделены на правах самостоятельных видов.

Ереванский государственный
университет, кафедра зоологии

Поступило 2.XII 1964 г.

Ֆ. Դ. ԴԱՆԻԵԼՅԱՆ

ՀԱՅԱՍՏԱՆՈՒՄ ՏԱՐԱԾՎԱԾ ԺԱՅՌԱՅԻՆ ՄՈՂԵՍՆԵՐԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ԶԵՎԵՐԻ ՌԵՊՐՈԴՈՒԿՏԻՎ ՄԵԿՈՒՍԱՑՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԸ

Ամփոփում

Կովկասում լայնորեն տարածված ժայռային մողեսը (Lacerta saxicola Eversmann) *Հայաստանում հանդիպում է վեց ենթատեսակներով։ Այդ վեց ենթատեսակներից յուրաքանչյուրն ունի տարածման լավ արտահայտված արեալ։ Սակայն մի շարք շրջաններում այդ արեալները մասամբ համընկնում են, որի շնորհիվ հարևան ենթատեսակները տեղ-տեղ ապրում են միասին։ Ի. Ս. Դարևսկու և Վ. Ն. Կուլիկովայի* [3] *տվյալներով, արեալների այդ համընկնումը առաջացնում է հիբրիդային ձևեր։*

Ուսումնասիրության համար որպես ստացիոնար վերցվել է Գեղամա լեռնաշղթայի հյուսիս-արևելյան մասը, Լճաշեն և Զկալովկա գյուղերի շրջակայքում, որտեղ հանդիպում են ժայռային մողեսների ենթատեսակներ (L. sax. terentjevi, L. sax. defilippii, L. sax. armeniaca)։

Այդ երեք ենթատեսակներից երկուսը՝ երկսեռ L. sax. terentjevi *և կուսածին* L. sax. armeniaca *զուգավորվելով, առաջացնում են տրիպլոիդ հիբրիդային ստերիլ ձևեր։ Իսկ նույն վայրում հանդիպող երկսեռ* L.. sax. defilippii *չի զուգավորվում ո՛չ կուսածին* L. sax. armeniaca *և ո՛չ երկսեռ* L. sax. terentjevi *հետ։*

Նրանց չզուգավորման հիմնական պատճառն այն է, որ երկսեռ L. sax. defilippii *մոտ սեռական գոնադների զարգացումը մեկ ամիս հետ է ընկնում երկսեռ* L. sax. terentjevi *և կուսածին* L. sax. armeniaca *սեռական գոնադների զարգացումից։*

Ըստ գրականության հավաստի տվյալների, ենթատեսակները բնորոշվում են միմյանց հետ ազատ զուգավորվելու ձևեր տալու հատկությամբ։ Մեր կողմից ուսումնասիրած ռեպրոդուկտիվ մեկուսացման մեխանիզմը L. sax. defelippii, L. sax. terentjevi *և* L. sax. armeniaca *միջև՝ իրավունք է տալիս բավարար հիմքեր ունենալ ասելու, որ մենք գործ ունենք ոչ թե ենթատեսակների, այլ երկու ինքնուրույն տեսակների հետ, որոնք բավականին պարզ տարբերվում են նաև իրենց մորֆոլոգիական հատկություններով* [1, 6]։

ЛИТЕРАТУРА

1. Даревский И. С. Зоолог. сб. Зоол. ин-та АН АрмССР, вып. 10, 1957.
2. Даревский И. С. Зоолог. журнал, т. 39, вып. 8, 1960.
3. Даревский И. С. и Куликова В. Н. Цитология, том. 4, 1962.
4. Даревский И. С. и Куликова В. Н. ДАН СССР, т. 158, 1,
5. Darewski I. S. und Kulikowa W. N. Zool. Ib. Syst. Bd. 89, S. 119—176 1961.
6. Добровольская Г. Применение математических методов зрения зоолога, III, 70—74, 1964.
7. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. Москва, 1947.
8. Терентьев П. В. Герпетология, ст. 225, 1961.