

**СОВРЕМЕННЫЕ ХРОМОСОМНЫЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ЕВРАЗИЙСКОГО ВИДА *ZOOTOCA VIVIPARA* (LICHTENSTEIN, 1823)
(LACERTIDAE): РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ**

Л.А. Куприянова
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
larissakup@zin.ru

**MODERN CHROMOSOMAL AND MOLECULAR INVESTIGATIONS
OF THE EURASIAN SPECIES *ZOOTOCA VIVIPARA* (LICHTENSTEIN, 1823)
(LACERTIDAE): RESULTS AND PERSPECTIVES**

L.A. Kupriyanova
Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia

Живородящая ящерица – один из немногих представителей чешуйчатых пресмыкающихся, обладающая транспалеарктическим ареалом. Она обитает во многих районах Европы и Азии. Вид повсеместно распространен в северной части Евразии от Ирландии и Пиренейского полуострова на западе до Шантарских о-вов, на о-ве Сахалин и в северной Японии на востоке (Ананьева и др., 2004). Этим во многом объясняется повышенный интерес к ней зоологов различных стран. Он усиливается еще тем обстоятельством, что в разных частях ареала вида были обнаружены яйцекладущие и яйцеживородящие популяции, что редко встречается среди рептилий. Все перечисленные особенности привели к многочисленным исследованиям живородящей ящерицы и позволили сделать ряд важных открытий в последние десятилетия XX в. и первые годы XXI в.

В настоящем сообщении будет кратко рассмотрена история изучения *Lacerta (Zootoca) vivipara* (Jacquin, 1787) (Lacertidae) (род и автор описания вида приводятся в соответствии с традиционными воззрениями) и обобщены результаты главным образом цитогенетических и молекулярных исследований вида. Впервые этот вид был отмечен австрийским ботаником Ф.И. фон Жакуином (Franz Josef von Jacquin) в 1787 г. (Jacquin, 1787). В 1996 году австрийский и немецкий герпетологи В. Майер и В. Бишофф на основании комплексных данных выделили его в самостоятельный род *Zootoca* (Mayer und Bischoff, 1996). В работе 2011 года другие немецкие герпетологи доказали, что авторство видового названия «vivipara» должно принадлежать автору, который впервые использовал это название в соответствующем номенклатурном описании вида, а именно согласно Шмидтлеру и Бёме (Schmidtler und Böhme, 2011), Лихтенштейну (Lichtenstein 1823).

Современные исследования живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823) показали, что она характеризуется высоким генетическим разнообразием и высокой географической изменчивостью кариотипа, в первую очередь, половых хромосом. Следует отметить, что вопрос о наличии половых хромосом у рептилий и у лацертидных ящериц в частности долго оставался дискуссионным. Первое сообщение было сделано еще в 1934 году японским исследователем Огума (Oguma, 1934). Он указал, что в кариотипе самца живородящей ящерицы присутствуют 36 акроцентрических (A) хромосом ($2n = 36$), а в кариотипе самки – на одну хромосому меньше ($2n = 35 A$). На основании этих данных им был сделан вывод о том, что у живородящей ящерицы существует полоопределяющий механизм ZZ/ Z0 типа. Однако позднее было показано, что диплоидное число хромосом у самок и самцов вида одинаково и равно 36 (Margot, 1946; Brink van, 1959). Одновременно появились работы, в которых не подтверждалось присутствие половых хромосом у Reptilia (Matthey et Brink van, 1956), а результаты Огума были признаны ошибочными и объяснены несовершенством использованного им метода парафинированных срезов. Однако исследования конца XX века вновь подняли вопрос о существовании половых хромосом у ящериц (King, 1977; Olmo, 1986), в том числе и у живородящей ящерицы (Chevalier et al., 1979; Куприянова, 1986).

Интенсивный кариологический анализ *Z. vivipara* в особенности из разных районов Европы обнаружил высокую межпопуляционную изменчивость особей по структуре половых хромосом, по их числу и по нескольким другим характеристикам. Следует отметить, что несмотря на то, что морфология живородящей ящерицы изучена достаточно полно, проблема идентификации таких особей из различных популяций, встречающихся в разных частях обширного ареала вида, стояла и до сих пор стоит весьма остро. В связи с этим обстоятельством выявленные маркерные признаки кариотипа были использованы для диагностики ящериц. В результате было установлено, что *Z. vivipara* представляет собой сложный комплекс, состоящий из многочисленных популяций, особи которых морфологически слабо дифференцированы, но четко различаются по кариотипу и гаплотипу. В состав комплекса вошли семь ранее неизвестных хромосомных форм вида, две из которых недавно описаны как два новых яйцекладущих подвида (*Z. v. carniolica* Mayer, Böhme, Tiedemann et Bischoff, 2000 и *Z. v. louislantzi* Argibas, 2009). Кроме того, согласно современным исследованиям первый подвид может претендовать на статус вида (Lindtke et al., 2010). Статус остальных хромосомных форм остается пока неясным (Рис. 1; Таблица 1).

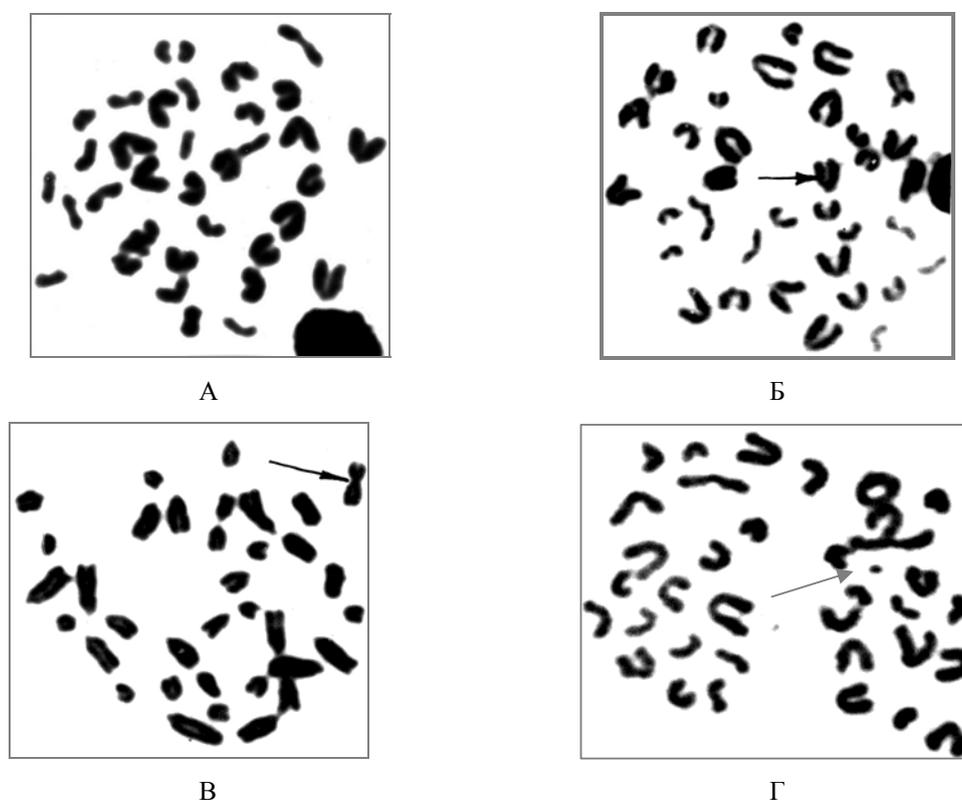


Рис. 1. Метафазные пластинки клеток крови *Zootoca vivipara*: А – $2n = 36$ (самец); Б – $2n = 35$ (самка), $Z_1 Z_2 W$ половые хромосомы, W – акроцентрическая/субтелоцентрическая (A/ST) хромосома, Русская форма *Zootoca v. vivipara*; В – $2n = 35$ (самка), $Z_1 Z_2 W$ половые хромосомы, W – субметацентрическая (SV) хромосома, западная форма *Zootoca v. vivipara*; Г – $2n = 36$ (самка), $Z w$ половые хромосомы, w – акроцентрическая (a) микрохромосома (m), *Zootoca v. carniolica*. Стрелки указывают на W- и w-половые хромосомы (Куприянова, 2004 с изменениями)

В связи со сложной ситуацией в пределах *Z. vivipara* в последние годы был принят поиск решения проблемы структуры вида, его внутривидового разнообразия, распространения и таксономического статуса форм. Подчеркнем, что анализ одного из цитогенетических маркеров хромосом, ядрышкообразующих районов (ЯОР), позволил, например, в 1990 году высказать мнение о том, что *Lacerta (Zootoca) vivipara* следует выделять из рода *Lacerta* (Куприянова, 1990), что, как сказано ранее, было сделано Майером и Бишеффом в 1996 году.

Характеристика кариотипов и распределение подвидов и форм *Zootoca vivipara* в Европе и Азии

№	2n ♂/♀	Система половых хромосом ♂/♀	Морфо- логия пол-х хро-м	Яйцеклад/ живор-ие Я/Ж	Места обитания	Вид, подвид, хромосомная форма
Первая группа кариотипов						
1.	36A/36A	ZZ/Zw	a	Я	Центральная и Юго-западная Европа	<i>Z. v. carniolica</i>
2.	36A/36A	ZZ/Zw	a	Ж	Центральная Европа	<i>Z. v. vivipara</i> венгерская форма
Вторая группа кариотипов						
3.	36A/35 A	ZZ/Z0?	A0?	Ж	о-в Сахалин	<i>Zootoca vivipara</i>
4.	36A/35 (34A+ 1 A/ST)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	A, ST	Я	Западная Европа	<i>Z. v. louislantzi</i> (<i>Z. v. vivipara</i> пиренейская форма)
5.	36A/35 (34 A+ 1 A/ST)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	A/ST	Ж	Центральная Европа	<i>Z. v. pannonica</i> ?
6.	36A/35 (34A+ 1 ST/A)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	ST/A	Ж	Центральная Европа	<i>Z. vivipara</i> (<i>Z. v. vivipara</i> австрийская форма)
7.	36A/35 (34A+ 1 A/ST)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	A/ST	Ж	Восточная Европа, Балтийский регион, Азия	<i>Z. v. vivipara</i> русская форма
8.	36A/35 (34A+ 1 SV)	Z ₁ Z ₁ Z ₂ Z ₂ /Z ₁ Z ₂ W	SV	Ж	Западная и Центральная Европа, Балтийский регион	<i>Z. v. vivipara</i> западная форма

На основе кариологических и зоогеографических данных был проведен анализ родственных отношений некоторых форм и подвидов *Z. vivipara* и определены предковые и производные формы и подвиды (Kurpianova, 1990; Курпянова и Руди, 1990; Odierna et al., 1993).

Анализ нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК особей *Z. vivipara* из различных районов Европы дал возможность построить молекулярное филогенетическое древо вида (Surget-Groba et al., 2001; 2006). На филогенетическом древе выделено 5 кластеров (А, В, С, D и Е). Сопоставление всех ранее полученных цитогенетических сведений с этим филогенетическим древом вида показало хорошее соответствие хромосомных и молекулярных данных (Рис. 2).

Кариотипический анализ в основном подтверждает такое подразделение и показывает, что оно маркировано определенными хромосомными изменениями и возникновением разных форм и подвидов. Следовательно, степень согласованности молекулярной и хромосомной эволюции в комплексе «живородящая ящерица» достаточно велика. Однако полная согласованность отсутствует, поскольку некоторые описанные хромосомные формы не выделены отдельным кластером и взаимоотношения некоторых подвидов (кластер С) с другими формами также оставались не ясными, например, подвид *Z. v. pannonica* и австрийской формы *Z. v. vivipara?* (см. Kurpianova et al., 2006).

В итоге всех комплексных исследований большого числа живородящих ящериц из многочисленных географически разобщенных популяций на протяжении всего обширного ареала вида были сделаны важные выводы. Во-первых, установлено, что высокая цитогенетическая дифференциация вида сочетается с 1. низкой морфологической и с 2. невысокой генетической дифференциацией описанных форм и подвидов. Во-вторых, ана-

лиз маркерных признаков хромосом предковой и производных форм *Z. vivipara* позволил уточнить шаги и последовательность эволюционных преобразований хромосом, в первую очередь, половой W/w – хромосомы при подвидо- и формообразовании.

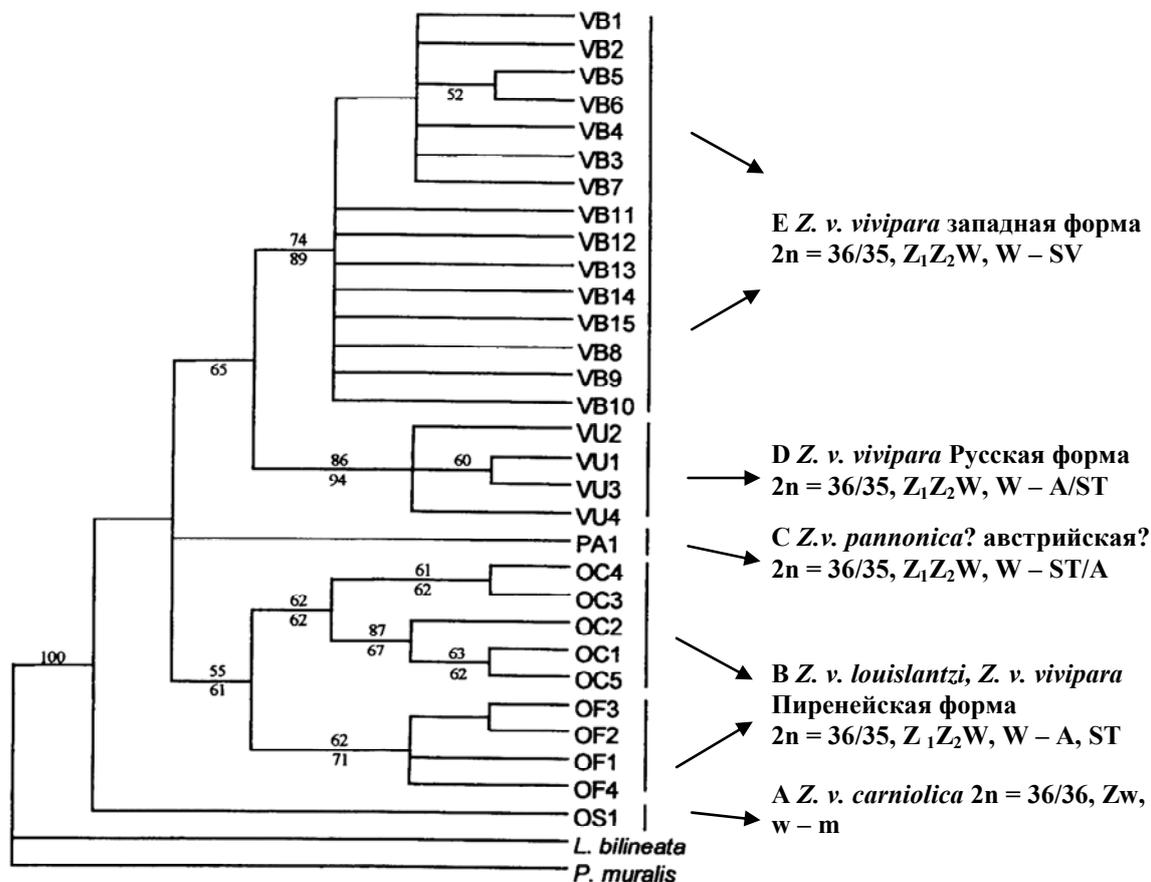


Рис. 2. Сопоставление анализа нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК вида *Zootoca vivipara* и результатов цитогенетических исследований вида *Z. vivipara*. Слева: на филогенетическом древе вида, представленном группой Суржет-Гроба (Surget-Groba et al., 2001), выделено пять кластеров (A, B, C, D и E). Справа: хромосомные формы и подвиды с характеристиками их кариотипов, полученных в серии работ (Курприянова, 1990; Odierna et al., 2001; Курприянова et al., 2006) (Курприянова, 2004 с изменениями)

Кроме того, следует особо подчеркнуть, что все полученные в ходе многолетних изучений сведения о кариотипах яйцекладущих и яйцеживородящих подвидов и форм *Z. vivipara* дали возможность решить часто обсуждаемый в литературе вопрос об однократном и/или многократном возникновении яйцеживорождения в эволюции *Z. vivipara*. Это представляло особую ценность, поскольку молекулярные исследования не давали однозначного ответа на этот вопрос и позволяли говорить как о многократном происхождении яйцеживорождения, так и/или о реверсии способа размножения. Однако как видно из Таблицы яйцекладущие и яйцеживородящие подвиды и формы отмечены среди ящериц, имеющих очень разные характеристики кариотипов. В пределах первой группы кариотипов ($2n = 36\♂/36\♀, Zw$) яйцеживорождение обнаружено у *Z. v. carniolica* и яйцеживорождение – у *Z. v. vivipara*, венгерская форма. Среди второй группы кариотипов ($2n = 36\♂/35\♀, Z_1Z_2W$) яйцеживорождение найдено у *Z. v. louslantzi* и живорождение – у *Z. v. pannonica* и *Z. v. vivipara*, австрийская форма; Русская форма; западная форма). Полученные цитогенетические результаты строго подтверждали гипотезу множественного, по крайней мере два раза, и независимого возникновения живорождения. Один раз это событие произошло у особей в популяциях с первой группой кариотипов ($2n = 36\♂/36\♀, Zw$), а второй – среди особей популяций с резко отличающимися характеристиками кариотипов ($2n = 36\♂/35\♀, Z_1Z_2W$).

В ходе исследований было также продемонстрировано, что все описанные подвиды и хромосомные формы отличаются друг от друга не только по маркерным признакам кариотипа, но и по характеру географического распространения. Оказалось, что в центральной Европе обнаруженные формы *Z. v. vivipara* и подвиды *Z. v. carniolica* и *Z. v. pannonica* обладают ограниченным ареалом и иногда характеризуются мозаичным распределением. Однако две формы имеют широкое распространение: производная западная форма *Z. v. vivipara* повсеместно встречается в западной и центральной Европе, тогда как предковая для западной формы Русская форма *Z. v. vivipara* преобладает в восточной Европе (Таблица 1). Недавно в северо-восточной Европе (Россия, Калининградская область) впервые были встречены обе эти формы номинативного подвида – узкоареальная для России западная форма *Z. v. vivipara* и узкоареальная для Калининградской области Русская форма подвида (Куприянова и др., 2007) и также впервые локализована зона их контакта (Kupriyanova and Melashchenko, 2011). В результате дальнейших кариологических исследований в этом же районе Европы, а именно в Польше, тоже впервые было установлено внутривидовое разнообразие *Z. vivipara* и уточнены границы распространения описанных форм (Куприянова и Бёме, 2012).

В дополнение к рассмотренным фактам все полученные результаты подтверждали еще раз высказанную ранее (Kupriyanova, 1997) гипотезу о том, что южный берег Балтийского моря является зоной вторичного контакта разных форм вида, заселение которого происходило (Куприянова, 2004; Kupriyanova and Melashchenko, 2011) в послеледниковый период с юго-запада и запада особями западной формы и с юго-востока и востока – особями Русской формы *Z. v. vivipara*. Совершенно очевидно, что в ходе дальнейшего хромосомного анализа новые зоны вторичного контакта этих форм можно обнаружить и на территории других стран Балтийского бассейна.

В заключении необходимо подчеркнуть, что несмотря на интенсивное изучение вида хромосомные данные для живородящих ящериц из разных районов Европы и конкретно из северных районов центральной и восточной Европы все еще остаются очень фрагментарными. В связи с этим цитогенетическая идентификация особей *Z. vivipara*, структура вида, хромосомная изменчивость, происхождение и родственные отношения разных яйцеживородящих и яйцекладущих подвидов и форм и роль хромосомной реорганизации в процессах формо- и подвидообразования тоже остаются до конца неизученными. Вместе с тем все полученные результаты ясно показывают, что всесторонние исследования сложного комплекса *Z. vivipara* могут пролить свет на перечисленные и другие нерешенные вопросы. Помимо этого, хромосомный анализ демонстрирует, что такие сведения необходимы не только для оценки кариотипического разнообразия вида и его охраны в разных районах Европы и Азии, но и при разработке рекомендаций по сохранению редких для обследуемых районов популяций вида.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке Президента РФ по поддержке научных школ НШ 6560. 2012.4.

Список литературы

1. Ананьева Н.А., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии. С.-П., ЗИН, 2004. 232 с.
2. Куприянова Л.А. О возможных путях эволюции кариотипов ящериц. Систематика и экология амфибий и рептилий // Труды Зоологического института РАН, 1986. Т. 157. С. 86–100.
3. Куприянова Л.А., Руди Е.Р. Сравнительно-кариологический анализ популяций живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara*, Lacertidae, Sauria) // Зоол. журн., 1990. Т. 69. Вып. 6. С. 93–101.

4. *Куприянова Л.А.* Цитогенетические подходы к проблеме формо- и подвиообразования в комплексе *Lacerta (Zootoca) vivipara* (Lacertidae, Sauria) // Цитология, 2004. Т. 46. № 7. С. 649–658.
5. *Куприянова Л.А., Мелащенко О.Б., Алексеев П.И.* Кариологические исследования популяций живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* из зоны Балтийского бассейна (западный регион России) // Цитология, 2007. Т. 49. № 7. С. 601–606.
6. *Куприянова Л.А., Бёме В.* Живородящая ящерица (*Lacerta vivipara* (Lichtenstein 1823), Lacertidae) из северо-восточных и центральных районов Европы: внутривидовое кариотипическое разнообразие // Зоол. Журн., 2012. Т.91. № 11. С. 1428–1432.
7. *Brink G. M. van.* L' expression morphologique de la diagamétie chez les Sauropsidés et les Monotrémés // Chromosoma, 1959. V.10. № 1. P. 1–72.
8. *Chevalier M., Dufaure J. & Lecher P.* Cytogenetic study of *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia) with particular reference to sex chromosomes // Genetica, 1979. V.50. № 1. P. 11–18.
9. *Jacquin J.F. von.* *Zootoca vivipara*, observatio Joh. Francisci de Jacquin // Ann. Helvet., 1787. V. 3. P. 33–34.
10. *King M.* The evolution of sex chromosomes in lizards. Evolution and Reproduction // Aust. Acad. Sci., Proc. 4th Int. Conf. Reprod. Evol., 1977. P. 55–60.
11. *Kupriyanova L.A.* Cytogenetic studies in lacertid lizards // Cytogenetics of Amphibians and Reptiles. Basel: Birkhäuser Verlag, 1990. P. 242–245.
12. *Kupriyanova L.A.* Is the Baltic Sea basin a zone of secondary contact between different chromosomal forms of *Zootoca vivipara*? // Mem. Soc. Fauna Flora Fenn., 1997. V. 71. P. 96–97.
13. *Kupriyanova L.A., Mayer W., Böhme W.* Karyotype diversity of the Euroasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Central Europe and the evolution of viviparity. / Vences M., Kohler J., Ziegler T., Böhme W., (eds.) / Herpetologica Bonnensis, II, Proc. 13th Congress of SEH, 2006. P. 67–72.
14. *Kupriyanova L.A., Melashchenko O.B.* The common Eurasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Russia: sex chromosomes, subspeciation and colonization // Russian J. of Herpetol., 2011. V. 18. № 2. P. 99–104.
15. *Lichtenstein H.* Verzeichniss der Doubletten des Zoologischen Museums der König I. Universität zu Berlin nebst Beschreibung vieler bislang unbekannter Arten von Säugethieren, Vögeln, Amphibien und Fröschen. Berlin, 1823. Trautwein. 118 p.
16. *Lindtke D., Mayer W., Böhme W.* Identification of a contact zone between oviparous and viviparous common lizards (*Zootoca vivipara*) in central Europe: reproductive strategies and natural hybridization // Salamandra, 2010. V.46. № 2. P. 73–82.
17. *Margot A.* Démonstration de l' absence d'hétérochromosomes morphologiquement différenciés chez deux espèces de Sauriens: *Anguis fragilis* et *Lacerta vivipara* // J. Rev. Suisse Zool., 1946. V. 28. P. 555–596.
18. *Matthey R., Brink D.M. van.* La question des hétérochromosomes chez les Sauropsides. 1. Reptiles // Experientia, 1956. V. 12. № 2. P. 53–55.
19. *Mayer W., Bischoff W.* Beiträge zur taxonomischen Revision der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae), Teil 1: *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* und *Teira* als eigenständige Gattungen. Salamandra // Rheinbach., 1996. № 32. P. 163–170.
20. *Odierna G., Kupriyanova L., Capriglione T., Olmo E.* Further data on sex chromosomes of Lacertidae and a hypothesis on their evolutionary trend // Amphibia-Reptilia, 1993. V.14. P. 1–11.
21. *Oguma K.* Studies on Sauropsid Chromosomes. Cytological evidence providing female heterogamety in the lizard (*Lacerta vivipara* J.) // Arch. Biol., 1934. V. 45. P. 27–46.
22. *Olmo E.* Reptilia. Animal Cytogenetics. Berlin-Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 4, 1986, 100 p.

23. *Schmidtler J.F., Böhme W.* Synonymy and nomenclatural history of the Common or viviparous Lizard, by this time: *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823) // *Bonn Zool. Bul.*, 2011. V.60. № 2. P. 145–159.

24. *Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Thorpe R., Kupriyanova L., Vogrin N., Maslak R., Mazzotti S., Venczel M., Ghira I., Odierna G., Leontyeva O., Monney J.C., Smith N.* Intraspecific Phylogeography of *Lacerta vivipara* and evolution of viviparity // *Molec. Phylogenetics and Evolution*, 2001. V. 18. № 3. P. 449–459.

25. *Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Puky M., Semenov D., Orlova V., Kupriyanova L., Ghira I., Smajda B.* Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity // *Biol. Jour. of the Linnean Society*, 2006. V. 87. P. 1–11.