

УДК 598.1:575

ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА (*ZOOTOCA VIVIPARA* (LICHTENSTEIN 1823), LASCERTIDAE) ИЗ СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫХ И ЦЕНТРАЛЬНЫХ РАЙОНОВ ЕВРОПЫ: ВНУТРИВИДОВОЕ КАРИОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

© 2012 г. Л. А. Куприянова¹, В. Бёме²

¹Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия

e-mail: larissakup@zin.ru

²Зоологический исследовательский музей им. Александра Кенига, Бонн Д-53113, Германия

Поступила в редакцию 15.04.2012 г.

Впервые представлены результаты исследования кариотипов живородящей ящерицы из северо-восточных и центральных районов Европы (северный район Эстонии, северо-восточный район Польши и северный и центральный районы Германии) и рассмотрена история номенклатурного описания вида Лихтенштейном (Lichtenstein, 1823). Обнаружена межпопуляционная изменчивость кариотипа по морфологии W-половой хромосомы у яйцеживородящих самок: $2n = 35$, W-acro/субтелоцентрическая (A/ST) и $2n = 35$, W-субметацентрическая (SV). Данный признак кариотипа использован для идентификации морфологически слабо различающихся особей вида. В результате установлено, что особей *Z. vivipara* с A/ST W-половой хромосомой из Эстонии и Польши следует относить к Русской форме *Z. v. vivipara*, тогда как особей с SV W-половой хромосомой из Германии — к западной форме номинативного подвида. В итоге уточнены границы распространения описанных форм подвида *Z. v. vivipara* в обследованных районах Европы и впервые установлено разнообразие хромосомных форм живородящей ящерицы в одном из них, а именно, в Польше. Полученные сведения подтверждают высказанную ранее (Куприянова, 1997) гипотезу о том, что южный берег Балтийского моря является зоной вторичного контакта разных форм вида, заселение которого происходило (Куприянова, 2004; Куприянова, Melashchenko, 2011) в послеледниковый период с запада и юго-запада особями западной формы и с востока и юго-востока — особями Русской формы *Z. v. vivipara*. Можно предположить также, что новые зоны вторичного контакта этих форм будут найдены на территории других стран Балтийского бассейна — в Финляндии и Швеции.

Широкоареальный вид живородящая ящерица (*Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823)) повсеместно обитает в Европе и во многих районах Азии. Он распространен в северной части Евразии от Ирландии и Пиринейского п-ова на западе до Шан-

тарских о-вов, на о-ве Сахалин и в северной Японии на востоке (Ананьева и др., 2004).

Впервые этот вид был отмечен австрийским ботаником Ф.И. фон Жакуином (Franz Josef von Jacquin) в 1787 г. (Jacquin, 1787). Недавно в работах ведущих немецких герпетологов (Böhme, Rödder, 2006; Schmidtler, Böhme, 2011) показано, что представленная Жакуином первая публикация (1.5 страницы на латинском языке) была просто сообщением о находке живородящей ящерицы, она не соответствует критериям международной комиссии по зоологической номенклатуре ICZN, 1999. Более того описание нового вида даже не являлось целью той публикации. Поэтому авторство видового названия *vivipara* должно принадлежать автору, который впервые использовал это название в соответствующем номенклатурном описании вида, а именно согласно Шмидтлеру и Бёме (Schmidtler, Böhme, 2011), Лихтенштейну (Lichtenstein, 1823).

К настоящему времени установлено, что *Zootoca vivipara* представляет собой сложный комплекс, состоящий из многочисленных популяций, особи которых морфологически слабо дифференцированы. Однако оказалось, что для вида характерны не только разные способы размножения (яйцекладущие и яйцеживородящие популяции), но и высокая межпопуляционная изменчивость кариотипа и гаплотипа. На основании комплексных молекулярных, хромосомных и морфометрических данных недавно были описаны два новых яйцекладущих подвида (*Z. v. carniolica* Mayer, Böhme, Tiedemann et Bischoff 2000 и *Z. v. louislantzi* Arribas 2009), причем согласно современным исследованиям *Z. v. carniolica* может претендовать на статус вида (Lindtke et al., 2010). Помимо этого были описаны три ранее неизвестные яйцеживородящие хромосомные формы номинативного подвида *Z. v. vivipara* (австрийская, западная и венгерская), статус которых остается пока неясным. Все описанные подвиды и хромосомные формы *Z. v. vivipara* отличаются друг от друга по нескольким маркер-

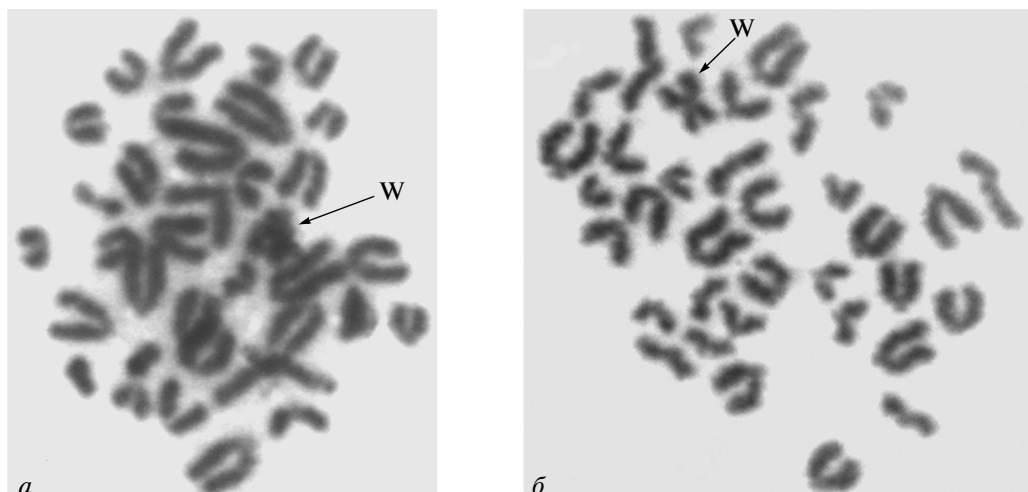


Рис. 1. Метафазные пластинки клеток крови самок *Zootoca vivipara* из популяции: *a* – № 2 $2n = 35: 34 A + 1 A/ST$ (Русская хромосомная форма *Z. v. vivipara*). Стрелка указывает на A/ST W-половую хромосому; *б* – № 3 $2n = 35: 34 A + 1 SV$ (западная хромосомная форма *Z. v. vivipara*). Стрелка указывает на SV W-половую хромосому.

ным признакам кариотипа, в частности по морфологии и структуре W - половой хромосомы. Кроме того, они различаются характером географического распространения. Малочисленные популяции яйцекладущего подвида *Z. v. louislantzi* сохранились в южной части ареала – в Испании и южной Франции на границе с Испанией (Пиринеи) и популяции яйцекладущего *Z. v. carniolica* – в Словении, Хорватии, недавно этот подвида был обнаружен в Венгрии и Австрии. Их происхождение связывают с плейстоценовыми рефугиумами в западной и центральной Европе.

Три яйцевивородящие хромосомные формы *Z. v. vivipara* имеют мозаичное распределение в одном из районов центральной Европы, при этом в некоторых странах конкретные формы подвида представлены редкими, реликтовыми популяциями, которые нуждаются в охране. Однако одна из них, западная форма *Z. v. vivipara* широко распространена по всей центральной Европе, обнаружена на Британских о-вах и в Скандинавии. Самки этой формы имеют $2n = 35$ W-половая хромосома субметацентрическая (SV).

В восточной Европе (и частично в Азии) была описана яйцевивородящая форма *Z. v. vivipara* с числом хромосом как у центрально-европейской формы, но с акро/субтелоцентрической (A/ST) W-половой хромосомой в кариотипе ($2n = 35$, W – A/ST). Эта так называемая русская форма занимает обширную часть ареала, включая также север и северо-запад России и юго-восток Финляндии (Куприянова, Руди, 1990; Kupriyanova, Böhme, 1997; Kupriyanova et al., 2005).

Недавно в Калининградской обл. впервые были обнаружены две хромосомные формы номинативного подвида и локализована зона их вторичного контакта: редкая для западного региона

яйцевивородящая Русская форма (у самок $2n = 35$, W – A/ST) и редкая узкоареальная для России яйцевивородящая западная форма (у самок $2n = 35$, W – SV), известная преимущественно из центральной Европы (Куприянова и др., 2007; Kupriyanova, Melashchenko, 2011).

Анализ ареалов яйцекладущих подвида и яйцевивородящих хромосомных форм номинативного подвида хорошо согласуется с выводами А.М. Сергеева о том, что “процент живородящих пресмыкающихся повышается при движении к северу и в горы” (Сергеев, 1995, с. 415).

Кроме того, результаты комплексных хромосомных и молекулярных исследований позволили доказать многократное (по крайней мере, двухкратное) и независимое возникновение яйцевиворождения в ходе эволюции *Z. vivipara*.

Несмотря на интенсивные исследования этого вида, сведения о кариотипах ящериц, населяющих обширную территорию северо-восточной и центральной Европы, очень фрагментарны, а для северных районов Польши и Германии отсутствовали полностью. В связи с вышеизложенным, целью работы являлось изучение кариотипов живородящей ящерицы из северо-восточных и центральных районов Европы, идентификация особей, оценка разнообразия вида, уточнение распространения и расселения разных форм номинативного подвида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все ящерицы отловлены в августе 2010 г.

1 – север Эстонии, окрестности пос. Палмсе, $59^{\circ}32'$ с.ш. и $25^{\circ}18'$ в.д. (2 самки и 1 самец);

2 – северо-восток Польши, окрестности г. Августов, $54^{\circ}06'$ с.ш. и $22^{\circ}56'$ в.д. (1 самка);

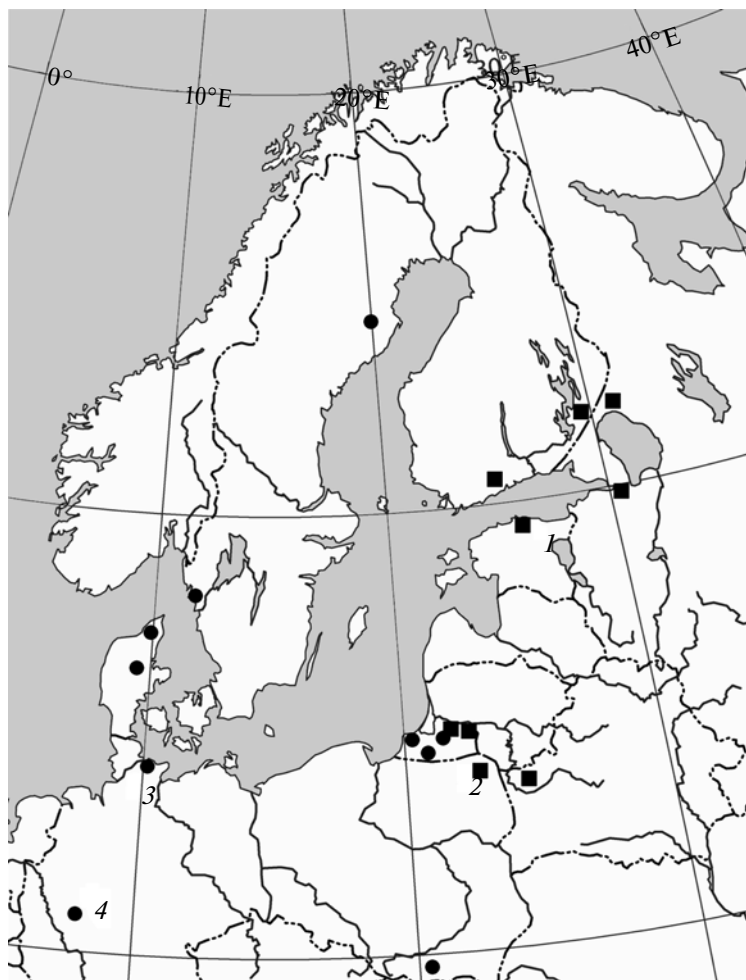


Рис. 2. Места находок разных хромосомных форм *Zootoca v. vivipara* на территории Балтийского региона (по хромосомным данным): квадрат – русская хромосомная форма *Z. v. vivipara* (1 и 2 – данные настоящей работы); круг – западная хромосомная форма *Z. v. vivipara* (3 и 4 – данные настоящей работы).

3 – север Германии, окрестности г. Киль, Шле-свиг-Холстеин, 54°20' с.ш. и 10°18' в.д. (3 самки и 1 самец);

4 – запад центральной Германии, окрестности г. Кобленц, Рхинеланд, 50°21' с.ш. и 07°36' в.д. (3 самки и 2 самца). Фиксированные экземпляры хранятся в коллекции отделения герпетологии ЗИН РАН.

Животным предварительно вводили 0.1% раствор фитогемагглютинина (ФГА, РНА М Sigma; 0.03 мл раствора на 10 г массы) и колхицина (Мерск; 0.1 мл 0.08% раствора на 10 г массы). Суспензию клеток крови и гонад помещали в 0.9% раствор цитрата натрия на 25 мин и затем фиксировали в смеси Карнуа (3 части 96% метанола и 1 часть ледяной уксусной кислоты). Хромосомные препараты окрашивали по стандартной методике 5 мин 5%-ным красителем Гимза.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Диплоидное число хромосом у всех тринадцати изученных особей оказалось одинаковым: у самцов $2n = 36$ и у самок $2n = 35$ с Z_1Z_2W половыми хромосомами. Однако обнаружена межпопуляционная изменчивость кариотипа по морфологии W-половой хромосомы: у особей из популяций № 1 и № 2 W-половая хромосома акро/субтелоцентрическая (A/ST) (рис. 1а), тогда как у ящериц из популяций № 3 и № 4 – субметацентрическая (SV) (рис. 1б). Данный признак кариотипа использован для идентификации морфологически слабо различающихся особей вида. В результате установлено, что особей *Z. vivipara* с A/ST W-половой хромосомой из Эстонии и Польши следует относить к Русской форме *Z. v. vivipara*, тогда как особей с SV W-половой хромосомой из Германии – к западной форме номинативного подвида.

В итоге уточнены границы распространения описанных форм подвида *Z. v. vivipara* в обследованных районах северо-восточной и центральной Европы. Впервые обнаружено, что западная форма населяет западные районы центральной Германии и северные районы Германии, тогда как в северной Эстонии и северо-восточной Польше обитает Русская форма. Последняя, как отмечено выше, была недавно найдена на сопредельной с северо-восточной Польшей территории России, в Калининградской обл. Однако следует особо подчеркнуть, что в южных районах Польши ранее была описана западная хромосомная форма номинативного подвида (Kupriyanova, 1990) (рис. 2).

Таким образом, полученные хромосомные данные дополнили существующие представления о географическом распространении разных форм живородящей ящерицы в Европе. Они свидетельствуют о том, что русская форма *Z. v. vivipara* повсеместно распространена не только в российской части восточной Европы, но и в ее северо-западных областях. Это позволяет говорить о разнообразии хромосомных форм живородящей ящерицы в северо-восточной части Европы, а именно, в Польше.

Помимо этого, полученные результаты еще раз подтверждают высказанную ранее (Kupriyanova, 1997) гипотезу о том, что южный берег Балтийского моря является зоной вторичного контакта разных форм вида, заселение которого происходило (Kupriyanova, 2004; Kupriyanova, Melashchenko, 2011) в послеледниковый период с запада и юго-запада особями западной формы и с востока и юго-востока — особями Русской формы *Z. v. vivipara*. Можно предположить также, что новые зоны вторичного контакта этих форм будут найдены на территории других стран Балтийского бассейна — в Финляндии и Швеции.

Вместе с тем цитогенетическая идентификация особей *Z. vivipara*, структура вида, хромосомная изменчивость, происхождение и родственные отношения разных яйцезивородящих форм номинативного подвида и яйцекладущих подвигов и роль хромосомной реорганизации в процессах формо- и подвидообразования остаются до конца невыясненными. Распространение, особенности распределения и расселение обнаруженных яйцезивородящих форм в обследованных и других северо-восточных и центральных районах Европы, локализация и характер зон их вторичных контактов, а также их морфологические, экологические и другие характеристики, включая таксономический статус, требуют дальнейших комплексных исследований. Очевидно, что полученные цитогенетические сведения могут быть использованы и в практических целях при охране разнообразия герпетофауны в конкретных районах, при разработке рекомендаций по сохранению редких

для Европы, в том числе и для России, популяций *Z. vivipara*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Программы Президента РФ по поддержке научных школ НШ 4212.2010.4 и Министерства образования и науки Российской Федерации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.А., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов С.А., Барабанов А.В., 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии. С.-П.: Изд-во ЗИН. 232 с.
- Куприянова Л.А., 2004. Цитогенетические подходы к проблеме формо- и подвидообразования в комплексе *Lacerta (Zootoca) vivipara* (Lacertidae, Sauria) // Цитология. Т. 46. № 7. С. 649–658.
- Куприянова Л.А., Мелашенко О.Б., Алексеев П.И., 2007. Кариологические исследования популяций живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* из зоны Балтийского бассейна (западного региона России) // Цитология. Т. 49. № 7. С. 601–606.
- Куприянова Л.А., Руди Е.Р., 1990. Сравнительно-кариологический анализ популяций живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara*, Lacertidae, Sauria) // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 6. С. 93–101.
- Сергеев А.М., 1995. О происхождении живорождения рептилий. По данным зоогеографии // Онтогенез. Т. 26. № 5. С. 403–416.
- Böhme W., Rödder D., 2006. Die eurasische Wald- oder Bergeidechse (*Zootoca vivipara*), das erfolgreichste terrestrische Reptil der Welt // Zum Reptil des Jahres 2006. Reptilia V. 11. № 3. P. 55–60.
- Jacquin J.F. von, 1787. *Zootoca vivipara*, observatio Joh. Francisci de Jacquin // Ann. Helvet. V. 3. P. 33–34.
- Kupriyanova L.A., 1990. Cytogenetic studies in lacertid lizards. Cytogenetics of Amphibians and Reptiles. Basel: Birkhäuser Verlag. P. 242–245. — 1997. Is the Baltic Sea basin a zone of secondary contact between different chromosomal forms of *Zootoca vivipara*? // Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. V. 71. P. 96–97.
- Kupriyanova L.A., Böhme W., 1997. New data on the distribution of different chromosomal forms of *Zootoca vivipara* in eastern and western Europe: chromosomal analysis // Herpet. Bonnensis V. 13. P. 199–205.
- Kupriyanova L.A., Melashchenko O.B., 2011. The common Eurasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Russia: sex chromosomes, subspeciation, and colonization // Russian J. of Herpetol. V. 18. № 2. P. 99–104.
- Kupriyanova L.A., Terhivuo J., Pasanen S., 2005. Contribution to the knowledge of karyotype dispersal of the Common lizard (*Zootoca v. vivipara* Jacq) in eastern Fennoscandia // Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. V. 81. P. 97–101.
- Lichtenstein H., 1823. 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: Trautwein. 118 p.

Lindtke D., Mayer W., Böhme W., 2010. Identification of a contact zone between oviparous and viviparous common lizards (*Zootoca vivipara*) in central Europe: re-

productive strategies and natural hybridization // Salamandra. V. 46. № 2. P. 73–82.

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

VIVIPAROUS LIZARD (*ZOOTOCA VIVIPARA*, LACERTIDAE) FROM NORTHEASTERN AND CENTRAL EUROPE: INTRASPECIFIC KARYOTYPIC DIVERSITY

L. A. Kupriyanova¹, W. Böhme²

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia
e-mail: larissakup@zin.ru

² Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn D-53113, Germany

The data on the karyotype of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823), from four geographical localities of northeastern and central Europe (northern Estonia, northeastern Poland and northern and western Germany) are presented. The history of the first finding of a viviparous female lizard by Austrian botanist F.J. von Jacquin (1787) and the first taxonomic and nomenclaturally relevant description of *Zootoca vivipara* by Lichtenstein (1823) are given (Böhme, Rödder, 2006; Schmidler, Böhme, 2011). As a result, two different chromosomal forms of the nominative subspecies, *Z. v. vivipara*, were found: the Russian form (Estonia and Poland) and the western form (Germany). The Russian form with $2n = 35$ in the female karyotype, where the W-sex chromosome is an acro/subtelocentric macrochromosome (A/ST) and the western form with $2n = 35$ in the female karyotype, where the W-sex chromosome is a submetacentric (SV) one. These chromosomal data have revealed an intraspecific karyotype diversity of *Z. vivipara* in northeastern and central Europe for the first time. The Russian form was not previously known in the northeastern Poland but, in contrast, the western form was described from southern Polish area. Recently, a zone of a secondary contact between these forms has been localized in the Kaliningrad region. Our data confirm the earlier hypothesis that the southern Baltic Sea seashore is a zone of the secondary contact between different forms of the species. Its colonization with individuals of the western *Z. v. vivipara* form took place from the west and north-west; from the east and south-east, this region was colonized by the Russian form. One can suggest that new zones of secondary contact between these forms will be found also in the territory of other Baltic countries – Finland and Sweden. The real distribution of these forms in Europe, the localization and characteristics of the contact zone, morphometric and habitat characteristics of these forms, their behavior and taxonomic status still remain unknown. The data obtained will contribute to the evolution of *Z. vivipara* and help to clarify the role of chromosome/genome reorganization in the subspeciation (or even speciation) process of this widespread lizard.