

УДК 598.1:575

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ВНУТРИВИДОВОМ КАРИОТИПИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ (*ZOOTOCA VIVIPARA* (LICHTENSTEIN 1823), LACERTIDAE): РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ НА КРАЙНЕМ ЗАПАДЕ РОССИИ

© 2015 г. Л. А. Куприянова¹, О. Б. Мелашенко²

¹Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия
e-mail: larissakup@zin.ru

²Российский государственный университет им. И. Канта, Калининград 236038, Россия
Поступила в редакцию 15.06.2013 г.

Впервые представлены результаты исследований кариотипов живородящей ящерицы из шести ранее не обследованных местонахождений на крайнем западе России: северо-запад, центр, юг и юго-восток Калининградской обл. (Балтийский регион). Обнаружено кариотипическое разнообразие *Z. vivipara* – изменчивость кариотипа по морфологии W-половой хромосомы у яйцевиворождающих самок: $2n = 35$, W-субметацентрическая (SV) и $2n = 35$, W – акроцентрическая (A) хромосома. По этому признаку кариотипа диагностированы морфологически слабо различающиеся ящерицы двух хромосомных форм номинативного подвида *Z. v. vivipara*: западная форма с $2n = 35$, W(SV) и русская форма с $2n = 35$, W(A). В результате уточнены границы распространения описанных форм, локализованы две новые зоны их вторичного контакта и рассмотрены пути расселения *Z. vivipara* в Калининградской обл. и Балтийском регионе в целом. Особи русской формы подвида проникают на юго-восток области из юго-восточного района соседней Польши и западных районов Беларуси, тогда как особи западной формы – с запада и юго-запада из Польши и Германии. Внутривидовое кариотипическое разнообразие и новые зоны контакта между описанными формами вида можно ожидать в других районах южного побережья Балтийского моря (Польша, Германия, Литва, Латвия), а также на его восточном и северном побережьях (Финляндия, Швеция и Норвегия).

Ключевые слова: *Zootoca vivipara*, кариотипическое разнообразие, зоны контакта.

DOI: 10.7868/S0044513415010080

Живородящая ящерица (*Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823)) – широко распространенный евразийский вид, его ареал охватывает обширную территорию от западной Европы (Пиренейский п-ов) до восточной Азии (Русский Дальний Восток, о-в Сахалин и северная Япония). Согласно данным хромосомного и молекулярного анализа вид представляет собой сложный комплекс, состоящий из нескольких близкородственных, морфологически слабо дифференцированных яйцекладущих и яйцевиворождающих подвигов и самостоятельных форм, включающих и несколько яйцевиворождающих форм номинативного подвида *Z. v. vivipara*. Все эти подвиды и формы достоверно различаются по нескольким признакам гаплотипа и кариотипа (число хромосом $2n$, половые хромосомы системы Zw – w микрохромосома или Z_1Z_2W – W макрохромосома, морфология половой W-хромосомы и др.). На основе кариологических и зоогеографических данных был проведен анализ родственных отношений разных форм и

определены предковые и производные формы (Куприянова, 1990; Куприянова, Руди, 1990; Odierna et al., 1993). При сопоставлении филогенетического древа вида, реконструированного на основе молекулярных данных (Surget-Groba et al., 2001), с цитогенетическими данными показано, что высокая цитогенетическая дифференциация вида сочетается с низкой морфологической и слабой генетической дифференциацией описанных форм и подвигов, а анализ маркерных признаков хромосом предковой и производных форм *Z. v. vivipara* позволяет уточнить последовательность эволюционных преобразований половой W-хромосомы при образовании подвигов и форм (Куприянова, 2004).

Оказалось, что дивергировавшие формы и подвиды различаются также и характером географического распространения. В центральной Европе они нередко характеризуются ограниченным ареалом и мозаичным распределением, и лишь две формы номинативного подвида имеют

широкое распространение: одна (западная) повсеместно встречается в западной и центральной Европе, другая (восточная, позднее получившая название русской) преобладает в восточной Европе. Недавно на крайнем западе России, в двух районах Калининградской обл. (северо-восток и центр) впервые по признакам кариотипа были обнаружены обе эти формы: западная форма с $2n = 35$ и Z_1Z_2W системой половых хромосом у самок, W-макрохромосома субметацентрическая (SV) и русская форма с той же структурой кариотипа и акроцентрической (A) W-хромосомой, которая на некоторых метафазных пластинках имеет четкие короткие плечи и приближается к субтелоцентрическому (ST) типу (Куприянова и др., 2007; Kupriyanova, Melachshenko, 2011).

В настоящем сообщении представлены новые данные о распространении двух рассматриваемых хромосомных форм еще в четырех районах Калининградской обл. (северо-запад, центр, юг и юго-восток).

Впервые изучены кариотипы ящериц из шести ранее не обследованных местонахождений в западном районе России, в зоне Балтийского бассейна. Все ящерицы отловлены на территории северо-западного, центрального, южного и юго-восточного районов Калининградской обл. в июне–августе 2011 и 2012 гг.

1 – окрестности пос. Рябиновка, Гурьевский р-н, $54^{\circ}49'$ с.ш. и $20^{\circ}30'$ в.д. (2 самки); окраина смешанного леса, вдоль проселочной дороги;

2 – окрестности пос. Дружное, Зеленоградский р-н, $54^{\circ}47'$ с.ш. и $20^{\circ}21'$ в.д. (3 самки); окраина смешанного леса и суходольного луга;

3 – окрестности пос. Мозырь (6 км на восток), Правдинский р-н, $54^{\circ}25'$ с.ш. и $21^{\circ}31.5'$ в.д. (4 самки и 2 самца); торфяное болото;

4 – окрестности г. Гусев (5 км на запад), Гусевский р-н, $54^{\circ}36.5'$ с.ш. и $22^{\circ}14'$ в.д. (2 самки и 2 самца); садоводство;

5 – окрестности пос. Лесистое, (3 км на север), Нестеровский р-н, $54^{\circ}24'$ с.ш. и $22^{\circ}38'$ в.д. (2 самки); вдоль грунтовой проселочной дороги между смешанным лесом и озером;

6 – окрестности оз. Виштынецкое (6 км на юго-восток от пос. Лесистое), Нестеровский р-н, $54^{\circ}22'$ с.ш. и $22^{\circ}45'$ в.д. (3 самки); вдоль грунтовой проселочной дороги внутри небольшого суходольного луга, площадь которого составляет 2 км^2 .

Животным предварительно вводили 0.1% раствор фитогемагглютинаина (ФГА, РНА М Sigma; 0.03 мл раствора на 10 г массы) и колхицина (Мерск; 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 препара-

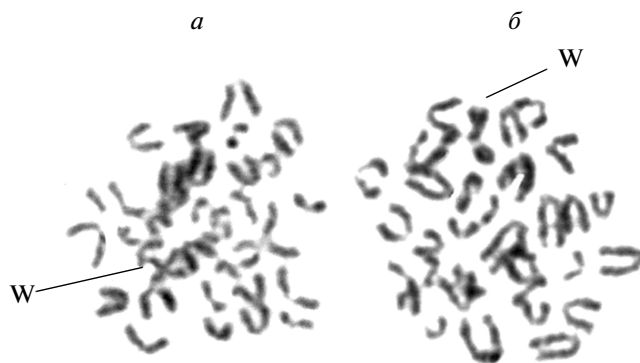


Рис. 1. Метафазные пластинки клеток крови самок *Zootoca vivipara* из популяций:

a – № 3, $2n = 35$: 34 A + 1 SV (западная хромосомная форма *Z. v. vivipara*); *б* – № 6, $2n = 35$: 34 A + 1 A (русская хромосомная форма *Z. v. vivipara*). Стрелки указывают на W-половую хромосому.

раты окрашивали по стандартной методике 5 мин 5%-ным красителем Гимза.

Диплоидное число хромосом у всех двадцати изученных особей оказалось одинаковым: у самцов четное $2n = 36$ и у самок $2n = 35$ с Z_1Z_2W системой половых хромосом. Обнаружена межпопуляционная изменчивость кариотипа по морфологии W макрохромосомы: у самок из популяций № 1–5 W-половая субметацентрическая (SV) макрохромосома (рис. 1а), тогда как у ящериц из популяции № 6 – акроцентрическая (A) макрохромосома (рис. 1б). По этому признаку кариотипа слабо морфологически различающихся ящериц *Z. vivipara* из популяций № 1–5 следует относить к западной форме, тогда как особей из популяций № 6 – к русской форме номинативного подвида.

В целом, среди живородящих ящериц *Z. vivipara* из Калининградской обл. по признакам кариотипа идентифицированы две хромосомные формы *Z. v. vivipara*.

Полученные данные позволяют уточнить картину кариотипического разнообразия *Z. vivipara*, а также границы распространения и особенности распределения разных форм на западе России. Установлено, что западная форма номинативного подвида встречается в северо-западном, центральном, южном и юго-восточном районах Калининградской обл., тогда как русская форма впервые найдена на крайнем юго-востоке области, на границе с Польшей и Литвой (рис. 2). Очевидно, что западная форма подвида широко распространена в этом районе Европы, а русская форма представлена отдельными редкими популяциями. Последняя недавно впервые была найдена на границе между Беларусью и Польшей и на территории северо-восточной Польши (Куприянова, Бахареv, 2012; Куприянова, Бёме, 2012), от-

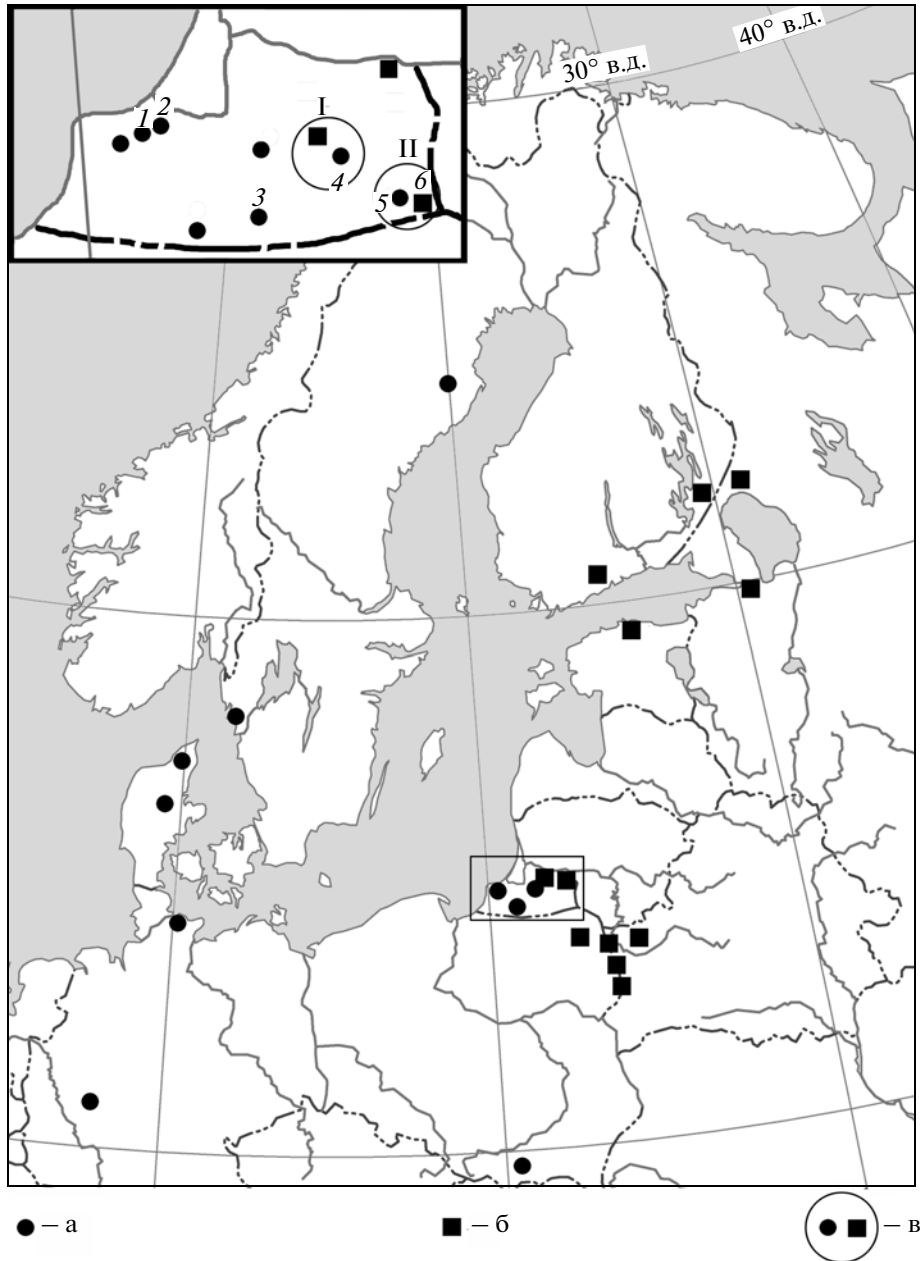


Рис. 2. Места находок разных хромосомных форм *Z. v. vivipara* на территории Балтийского региона (по хромосомным данным); а – западная хромосомная форма *Z. v. vivipara*; б – русская хромосомная форма *Z. v. vivipara*; в углу – карта Калининградской обл.: обозначены места находок западной хромосомной формы (1–5 – данные настоящей работы) и русской хромосомной формы *Z. v. vivipara* (6 – данные настоящей работы); в – зоны вторичных контактов описанных форм: I – восточно-центральная, II – юго-восточная.

куда она проникает на территорию соседней Калининградской обл. Вместе с тем ранее было показано, что в южных районах Польши и в северных и центральных районах Германии обитает другая, западная форма (Кургианова, 1990; Кургианова et al., 2006; Куприянова, Бёме, 2012). Как продемонстрировано в настоящей работе обе формы встречаются в разных районах крайнего запада России. Западная граница русской формы

Z. v. vivipara проходит в юго-восточной части Калининградской обл. и в восточной Польше; восточная граница западной формы подвида – также на юго-востоке области. Отсутствие сведений о хромосомах для особей из других популяций северо-восточной Польши и Германии, а также данных о кариотипах живородящих ящериц из Литвы и Латвии не позволяют составить более полную и точную картину географического распростране-

ния форм и их границах и представление о характере их распределения в этом районе Балтики. Однако все полученные нами результаты дают возможность говорить о том, что из Карпатского бассейна, предположительного центра формирования различных хромосомных форм вида (Куприянова, Böhme, 1997; Odierna et. al., 1998; Куприянова, 2004), западная форма номинативного подвида широко распространилась в центральной Европе и из Германии и Польши проникла на территорию Калининградской области, тогда как русская форма расселялась в восточную Европу и вселилась в восточные районы Калининградской обл. из соседней восточной Польши, Беларуси и, с большой долей вероятности, из Литвы. Вновь не обнаружено мозаичное распределение описанных форм, но найдены две новые зоны их вторичного контакта – восточно-центральная (зона I) и юго-восточная (зона II) (рис. 2): в зоне А расстояние между местами находок этих форм составляет 20 км, тогда как в зоне Б – не более 5–6 км (рис. 2). В последней все особи отловлены на открытых местах вдоль проселочных дорог в смешанном лесу и на суходольном лугу. Эта обнаруженная нами новая узкая зона контакта между двумя формами требует дальнейших комплексных исследований (хромосомных, морфометрических, экологических и др.), которые позволят представить более полную картину распределения этих близкородственных форм, дадут информацию об их алло-, парали или симпатрическом распространении и/или о присутствии гибридных зон, а также разрешат пересмотреть обсуждаемый в литературе вопрос (Куприянова, Melashchenko, 2011) об их таксономическом статусе.

Все имеющиеся факты подтверждают высказанную ранее гипотезу о том, что заселение южного берега Балтийского моря происходило (Куприянова, 1997; Куприянова, 2004; Куприянова, Melashchenko, 2011) в послеледниковый период с запада и с юго-запада особями западной формы и с востока и юго-востока – особями русской формы *Z. v. vivipara*. Кроме того, полученные сведения вновь позволяют предполагать кариотипическое разнообразие и наличие новых зон контакта в других районах южного побережья Балтийского моря, а именно на территории Польши, Германии, а также Литвы и Латвии. Помимо этого, такое же разнообразие форм вида и новые зоны контакта между ними можно ожидать на восточном и северном побережьях Балтийского моря (в Финляндии, Швеции и Норвегии).

Совершенно очевидно, что хромосомный анализ вносит существенный вклад в оценку разнообразия вида *Z. vivipara* и определение стратегии сохранения его редких форм и популяций. Поскольку в комплексе *Z. vivipara* активное образование форм- и подвидов сопровождается интенсивным преобразованием хромосом, то результаты ци-

тогенетических исследований дадут возможность оценить роль реорганизации кариотипа в этих процессах, протекающих в природе. Результаты хромосомных исследований могут быть использованы при решении вопросов эволюции, филогении и биогеографии в комплексе живородящая ящерица, а также при рассмотрении общебиологических проблем, связанных с изучением вклада хромосом, в первую очередь половых хромосом, и их преобразований в процесс видообразования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Программы Президента РФ по поддержке научных школ НШ 2990.2014.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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., Бахарев В.А., 2012. Живородящая ящерица (*Zootoca vivipara*) из западного и южного районов Беларуси: хромосомный анализ, идентификация, оценка кариотипического разнообразия // Вопросы герпетологии. Материалы V съезда Герпет. об-ва. Минск, 25–28 сентября 2012. С. 138–141.
- Куприянова Л.А., Бёме В., 2012. Живородящая ящерица (*Lacerta vivipara* (Lichtenstein 1823), Lacertidae) из северо-восточных и центральных районов Европы: внутривидовое кариотипическое разнообразие // Зоологический журнал. Т. 91. № 11. С. 1428–1432.
- Куприянова Л.А., Мелашченко 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) // Зоологический журнал. Т. 69. Вып. 6. С. 93–101.
- Куприянова Л.А., 1990. Cytogenetic studies in lacertid lizards. Cytogenetics of Amphibians and Reptiles. Basel: Birkhäuser Verlag. P. 242–245.
- Куприянова Л.А., 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.
- Куприянова Л.А., Böhme W., 1997. New data on the distribution of different chromosomal forms of *Zootoca vivipara* in eastern and western Europe: chromosomal analysis // Herpetologica Bonnensis. V. 13. P. 199–205.
- Куприянова Л.А., Mayer W., Böhme W., 2006. Karyotype diversity of the Euroasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from Central Europe and the evolution of viviparity // Herpetologica Bonnensis II. P. 67–72.

- 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.
- Odierna G., Aprea G., Capriglione T., Arribas O., Kupriyanova L., Olmo E.*, 1998. Progressive differentiation of the W sex-chromosome between oviparous and viviparous populations of *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) // Ital. J. Zool. V. 65. P. 295–302.
- Odierna G., Kupriyanova L., Capriglione T., Olmo E.*, 1993. Further data on sex chromosomes of Lacertidae and a hypothesis on their evolutionary trend // Amphibia-Reptilia. V. 14. P. 1–11.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Thorpe R., Kupriyanova L., et al.*, 2001. Intraspecific Phylogeography of *Lacerta vivipara* and evolution of viviparity // Molec. Phylogenetics and Evolution. V. 18. № 3. P. 449–459.

NEW DATA ON THE INTRASPECIFIC KARYOTYPE DIVERSITY OF VIVIPAROUS LIZARD (*ZOOTOCA VIVIPARA*, LACERTIDAE): DISTRIBUTION AND COLONIZATION IN WESTERN RUSSIA

L. A. Kupriyanova¹, O. B. Melashchenko²

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

²*Kant Russian State University, Kaliningrad 236038, Russia*

The data on the karyotype of the viviparous lizard, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823), from six early unstudied geographical localities of northeastern Europe (Kaliningrad oblast, western Russia) are presented. As a result, two different chromosomal forms of the nominative subspecies were found: Russian (southeastern Kaliningrad oblast) and western (northwestern, central, southern, and southeastern Kaliningrad oblast). The Russian form is with $2n = 35$ in the female karyotype, where W-sex chromosome is acrocentric (A) and the western form with $2n = 35$ in the female karyotype, where the W-sex chromosome is submetacentric (SV). The former form was first found in one locality from the southeastern part of the oblast, near the border between Russia–Poland–Lithuania. This form is a rare one and, according to the chromosomal data, it colonizes the region from northeastern Poland and western Belarus, whereas the latter is presented in many parts of Kaliningrad oblast and colonizes this territory from other regions of Poland and Germany. Unlike central Europe, their mosaic distribution was not observed. However, two new zones (I – central eastern zone and II – narrow southeastern zone) of a secondary contact between these forms in northeastern Europe were discovered. The intraspecific karyotype diversity and several new zones of the secondary contact between the described forms may be assumed on the territory of different countries in the Baltic region (Germany, Poland, Lithuania, Latvia), as well as in Scandinavia (Finland, Sweden and Norway).

Keywords: *Zootoca vivipara*, karyotype diversity, zones of contact.