



Биолог. журн. Армении, 3 (64), 2012

ПРОЦЕССЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ В СИМПАТРИ- ЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ДВУПОЛЫХ ВИДОВ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*

М.С. АРАКЕЛЯН

Ереванский госуниверситет, кафедра зоологии,
arakelyanmarine@yahoo.com

Среди симпатрических двуполых видов ящериц рода *Darevskia*, участвующих в сетчатой эволюции, процессы гибридизации на сегодняшний день интенсивно протекают только между видами *D. raddei* и *D. portschinskii*. Удачная комбинация родительских двуполых видов с неполной репродуктивной изоляцией является важным фактором появления партеногенетических видов.

Darevskia – видообразование – симпатрические популяции

Ներկայումս *Darevskia* ցեղի երկսեռ ժայռային մողեսների սիմպատրիկ պոպուլյացիաներում, որոնք ներգրավված էին եղել ցանցաձև էվոլյուցիայի գործընթացի մեջ, ընթանում է հիբրիդային տեսակառաջացում միայն *D. raddei* և *D. portschinskii* տեսակների միջև: Ծնողական տեսակների հաջող համադրությունը ցածր վերարտադրողական մեկուսացման դեպքում կուսածին տեսակների առաջացման կարևոր գործոն է:

Darevskia – տեսակառաջացում – սիմպատրիկ պոպուլյացիաներ

Currently among sympatric populations of biparental species of genus *Darevskia*, which were involved in reticulate evolution, the processes of hybridization take place only between *D. raddei* and *D. portschinskii* species. The successful combination of parental species with low reproductive isolation may be considered as main factor explaining the origin of parthenogenetic species.

Darevskia – speciation – sympatric population

Процессы, протекающие в естественных зонах симпатрии между двуполовыми видами скальных ящериц, вызывают особый интерес, поскольку являются первым этапом сетчатой эволюции скальных ящериц, в результате которых появились партеногенетические виды [1,2]. Для большинства видов скальных ящериц характерно перекрывание их ареалов. Так *D. caucasica* и *D. rudis*, а также *D. saxicola* и *D. rudis* имеют совмещенные ареалы на значительном протяжении, однако промежуточные формы между ними отсутствуют, что объясняется действием биологических изолирующих механизмов [2]. Зоны симпатрии других видов характеризуются обычным присутствием в них так называемых промежуточных особей, которых на основании морфологического критерия не удастся достоверно отнести ни к первому, ни ко второму виду. Такое явление имеет место, в частности, на Северном Кавказе в зонах совмещения ареалов *D. darevskii* и *D. brauneri* и *D. darevskii* с *D. saxicola*, что объясняется первичной или вторичной интерградацией [2].

Широкая зона вторичной интерградации существует в зоне контакта высокогорного вида *D. caucasica* и обитающим в предгорьях видом *D. daghestanica*, ареалы которых перекрываются в Дагестане и Северо-восточном Азербайджане [2].

Из 15 известных на сегодняшний день двуполых видов рода *Darevskii* только четыре являются основателями партеногенетических видов и поддерживают процессы сетчатой эволюции. Согласно предварительным филогенетическим исследованиям Мерфи и др. [7], из всей группы два материнских вида *D. mixta* и *D. raddei* являются представителями группы “caucasica”, а два отцовских *D. valentini* и *D. portschinskii* – представителями группы “rudis”, где однополюе формы образуются только между двумя кладами “rudis” и “caucasica” с единственной направленностью между ними, где “rudis” – отцовская линия, а “caucasica” – материнская. Данное обстоятельство можно объяснить при помощи “равновесной теории”, предложенной Морицем с соавторами [6], согласно которой возможность трансформации гибридных особей в самостоятельные однополюе формы определяется благоприятным соотношением между степенью нарушения контролируемого генетического механизма мейоза (как частота возникновения нередуцированных яйцеклеток) и их плодовитостью, коррелирующей со степенью дивергенции между родительскими видами, где пропорция нередуцированных гамет у различных гибридных особей возрастает по мере дивергенции между вступившими в гибридизацию родительскими формами.

Вопросы, связанные с гибридизацией двуполых видов и возможностью создания новых партеногенетических видов, остаются открытыми. Цель представленной работы – обзор известных зон симпатрии между двуполыми видами и оценка возможных процессов гибридизации между ними.

Материал и методика. В ходе герпетологических исследований за период 2005-2011 гг. были исследованы различные симпатрические популяции двуполых видов. При изучении морфологической изменчивости ящериц рода *Darevskia* были рассмотрены морфометрические и меристические (фолидоз) признаки 66 особей *D. portschinskii*, 69 - *D. raddei* и 26 гибридных особей. Все промеры выполнялись штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. При описании внешней морфологии скальных ящериц рода *Darevskia* за основу была взята схема промеров и характеристик фолидоза по схеме Даревского [2], где svl - длина тела от кончика морды до клоакальной щели, dors - количество спинных чешуй в одном поперечном ряду вокруг середины тела, gul - количество горловых чешуй по линии между серединой воротника и соединением нижнечелюстных щитков, frog - количество бедренных пор (слева – справа), scg - количество гранул между верхнересничными и надглазничными щитками (слева – справа), sl - количество верхнегубных щитков, vent - количество поперечных рядов брюшных щитков, ра - количество увеличенных прианальных щитков, mt - количество чешуй в наиболее узком месте между центральновисочным и барабанным щитками (слева – справа), rtm - количество задневисочных щитков, позади передневисочного, lv - количество туловищных чешуй, приходящихся на один крайний брюшной щиток, tb - количество мелких чешуй вокруг середины голени, не считая крупных щитков, покрывающих голень снизу, fm - количество продольных рядов щитков, расположенных на нижней стороне бедра между бедренными порами и наружным рядом увеличенных чешуй.

Статистический анализ данных проводился с использованием пакета программ “Statistica 7.0”. Результаты обрабатывались обычными методами вариационной статистики с использованием однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA test) при сравнении трех групп для нормально распределенных признаков. Перед проведением однофакторного дисперсионного анализа проводился анализ равенства дисперсий исследуемого параметра с помощью теста Левена. При обнаружении различий между группами применяли апостериорные сравнения средних попарных значений групп с помощью критерия Шеффе. Данные представлены в виде средних значений ± ошибка средних значений ($M \pm m$), среднеквадратичное отклонение (σ).

Дискриминантный и канонический анализы были проведены с целью подтвердить различие между выборками и выявить главные действующие факторы, которые более всего влияют на дифференцированность в выборке. Переменные были включены в поэтапную процедуру дискриминантного анализа с толерантностью = 0,01, F включения = 3,83 и F исключения = 2,71. Для определения дистанций между видами или популяциями внутри вида использовалось квадратичное расстояние Махаланобиса (D^2). Найденные в работе различия считались достоверными при уровне значимости $p < 0.05$.

Результаты и обсуждение. Современные ареалы двуполых видов образуют довольно малочисленные зоны симпатрии. На сегодняшний день отсутствуют зоны симпатрии между *D. valentini* и *D. mixta*, а также *D. portschinskii* и *D. mixta*, которые в прошлом были и дали начало видам *D. armeniaca* и *D. dahli* соответственно. Пара *D. valentini* и *D. raddei*, возможно, образует зоны симпатрии, поскольку их ареалы перекрываются на территории западной Турции, однако у нас нет данных о протекающих там процессах в связи с плохой изученностью этого региона. Из известных нам зон совмещения *D. valentini* и *D. nairesnis* в окрестности селения Лчашен, где в ареал *D. nairesnis* вклинивается высокогорная форма *D. valentini*, промежуточные формы не образуются и особи обоих видов не имеют совмещенных признаков. Это обстоятельство объясняется репродуктивной изоляцией в результате одновременного созревания гонад, что было убедительно доказано Даниеляном [3,4]. Следующая формообразующая пара видов, которые имеют зоны симпатрии на сегодняшний день, – это двуполые виды *D. raddei* и *D. portschinskii*. Репродуктивная изоляция между видами неполная и как результат между ними протекают процессы симпатрической гибридизации. Известны три зоны симпатрии между *D. raddei* и *D. portschinskii* – в Армении (в окр. сел. Гош, Тавушский марз), в Азербайджане и в Нагорном Карабахе (в окр. с. Зар, Шаумянский район). Популяция в Азербайджане плохо изучена, в то время как популяции в Армении и Нагорном Карабахе находятся под нашим пристальным вниманием в течение последних лет.

В зоне симпатрии двуполых видов ящериц в окрестности с. Гош в северной Армении в основном преобладают особи *D. raddei*, а отдельные особи *D. portschinskii* вклиниваются в ареал *D. raddei*. Количество обнаруженных гибридных особей здесь довольно малое. Со времени изучения данной популяции с 1960-х годов Даниеляном [4] здесь были обнаружены единичные гибридные особи и за счет интрогрессии генов ящерицы со смешанными признаками фолидоза и окраски. За период нашего наблюдения за данной популяцией 2005-2011 гг. было обнаружено дальнейшее изменение состава смешанной популяции, где число *D. portschinskii* значительно уменьшилось, а гибридных особей не было обнаружено. Среди 64 отловленных ящериц только 6 (9%) особей были *D. portschinskii*, а остальные – *D. raddei*. *D. portschinskii* локализованы были чуть выше основной популяции *D. raddei*. По всей вероятности, условия обитания и микроклимат скал, где расположилась гибридная зона, оказалась более пригодной для *D. raddei*, в то время как *D. portschinskii* предпочли более лесистые биотопы. Таким образом, виды в данной гибридной зоне с течением времени разделились на разные экологические ниши, и, несмотря на возможность гибридизации, доля гибридов здесь резко уменьшилась из-за отсутствия зон контактов между двумя видами. Изменение структуры гибридной зоны могло быть вызвано антропогенным воздействием на среду обитания, где строительство дорог, новые поселения и вырубка леса привели к тому, что данная зона оказалась менее пригодной для *D. portschinskii*. Существование экологической изоляции по занимаемым биотопам ранее было показано также на примере симпатрических ящериц рода *Cnemidophorus* [5,8].

Следующая исследованная смешанная популяция, где совместно обитают два родительских по отношению к партогенетическим формам вида, – это популяция в Шаумянском районе Нагорного Карабаха. Здесь совместно обитают *D. portschinskii* и *D. raddei*, причем зона их перекрывания достаточно широкая, и особи обоих видов представлены в равных пропорциях.

Зона гибридизации находится в долине р. Тутун. Биотоп представлен выходами скал вдоль дороги в зоне горного широколиственного леса. Этот биотоп является оптимальным для *D. portschinskii* и *D. raddei*. В более засушливых биотопах в Шаумянском районе НКР встречается только *D. raddei*, а в более затемненных участках леса чаще встречается *D. portschinskii*. Состав смешанной популяции состоит из 41.5% *D. portschinskii*, 43.1% – *D. raddei* и 15.4% - гибридных особей, которые по морфологическим признакам невозможно отнести ни к одному из двух видов. Интересно отметить, что все межвидовые гибриды были плодовитыми самками и узнавались по характерным признакам фолидоза.

Анализ морфологических признаков показал, что гибридные особи отличаются от обоих родительских видов как по окраске (табл. 1), так и по фолидозу. По числу спинных чешуек вдоль тела все три группы достоверно ($p < 0.05$, тест Шеффе, ANOVA) отличались друг от друга: наименьшее число имели гибридные особи, а наибольшее *D. raddei*. В отличие от *D. portschinskii* гибриды имели достоверно большее число брюшных щитков, меньшее число бедренных пор и два крупных прианальных щитка. Гибриды достоверно отличались от *D. raddei* по числу бедренных пор, ресничных гранул между верхнересничными и надглазничными щитками заднетемных мелких щитков и чешуек между центральновисочным и заднетемным щитками. Из рассмотренных 15 признаков фолидоза по гибриднему признаку промежуточные особи схожи с *D. portschinskii* по шести характеристикам, а с *D. raddei* по одной, где среднее значение индекса при сравнении с *D. raddei* составляет 63.9%, а с *D. portschinskii* – 36.1% (табл. 2). Таким образом гибридные особи по морфологии ближе к *D. portschinskii*.

Таблица 1. Особенности окраски и рисунка ящериц из смешанной популяции.

	<i>D. raddei</i>	<i>D. portschinskii</i>	Гибриды
Затылочная полоса	выражена	не выражена	не выражена
Височная полоса	светлая	темная, хорошо выражена	темная, хорошо выражена, имеет белую полосу
Окраска брюха	зеленовато-желтая	ярко-желтая, оранжевая	бледно-желтая с белой полосой посередине

Дискриминантный анализ признаков фолидоза ящериц из смешанной популяции выявил достоверные различия между двумя двуполыми видами и гибридами (табл. 3). Согласно данным дискриминантного анализа, основными разделяющими на группы признаками оказались число чешуй вокруг тела, число прианальных щитков, горловые чешуйки, брюшные щитки и число заднетемных чешуй (табл. 4).

При сравнении данных гибридных особей с партеногенетическим видом *D. rostombekowi* (табл. 2) мы не нашли сходства между ними. Гибридные особи крупнее и по ряду признаков отличаются от известного потомка от скрещивания *D. raddei* и *D. portschinskii* – *D. rostombekowi*.

Интересно отметить, что у межвидовых гибридов основным признаком, отличающим их от обоих родительских видов, является уменьшение количества элементов чешуйчатого покрова, сопровождающееся, как правило, увеличением размеров отдельных щитков и чешуй. Данная закономерность является эволюционно прогрессивной и довольно часто прослеживается в филогенезе отдельных форм [2]. Иными словами, формы *D. raddei* и *D. portschinskii* с максимальным числом элементов чешуйчатого покрова должны рассматриваться как филогенетически более древние [2].

Таблица 2. Описательная статистика фолидоза *D. raddei*, *D. portschinskii*, *D. rostombekowi* и гибридных особей (признаки приведены в разделе Методика)

Признаки	<i>D. raddei</i> (N=28)			<i>D. portschinskii</i> (N=26)		
	Lim	M+m	σ	Lim	M+m	σ
svl	51-65	59,19+0,55	2,94	34-57,5	52,62+1,20	6,12
dors	47-60	52,04+0,61	3,21	43-53	49,46+0,45	2,32
gul	21-30	24,11+0,41	2,18	21-27	23,81+0,32	1,63
fpor	16-22	18,50+0,27	1,45	15-20	17,15+0,24	1,22
scg	7-13	10,68+0,26	1,36	5-13	10,23+0,32	1,61
sl	25-30	27,25+0,28	1,48	25-30	26,38+0,28	1,42
vent	1-3	1,96+0,06	0,33	1-2	1,35+0,10	0,49
pa	2-101	6,89+3,49	18,46	2-5	3,81+0,16	0,80
mt	2-4	3,00+0,09	0,47	2-6	4,31+0,16	0,84
ptm	2-3	2,11+0,06	0,31	2-3	2,04+0,04	0,20
lv	12-19	15,82+0,29	1,52	14-18	16,46+0,22	1,10
tb	3-6	4,75+0,14	0,75	3-5	4,15+0,09	0,46
	Гибридные особи (N=20)			В целом для <i>D. rostombekowi</i> (N=57) (по Даревскому, 1957)		
	Lim	M+m	σ	Lim	M+m	σ
svl	52-59	56,2+0,624	1,97	44-56	51,50+0,42	3,14
dors	43-49	45,5+1,035	3,27	47-54	50,42+0,22	1,65
gul	22-26	23,7+0,335	1,06	21-28	24,97+0,20	1,58
fpor	14-19	16,9+0,605	1,91	13-21	16,45+0,17	1,24
scg	6-12	11,0+0,596	1,89	9--14	11,81+0,17	1,28
sl	27-30	28,6+0,306	0,97	26-29	28,00+0,09	0,71
vent	1-3	1,8+0,200	0,63	1-3	2,77+0,09	0,63
pa	1-5	2,3+0,367	1,16	2-4	2,74+0,07	0,56
mt	3-5	3,9+0,233	0,74	2-5	3,32+0,06	0,51
ptm	2-2	2,0+0	0,00	2-3	2,75+0,05	0,43
lv	14-18	15,5+0,428	1,35	14-18	16,02+0,09	0,72
tb	3-5	4,2+0,249	0,79	5-5	5,00+0,00	0

Таблица 3. Сравнение расстояний Махаланобиса и достоверность различий трех форм ящериц из смешанной популяции Зуар

Сравниваемые формы	Расстояние Махаланобиса	F; df = 5,46	P-уровень
<i>D. portschinskii</i> - <i>D. raddei</i>	13.62	21.23	0.0000
<i>D. raddei</i> -hybrids	10.82	19.16	0.0000
<i>D. portschinskii</i> - hybrids	11.99	18.41	0.0000

Таблица 4. Результаты дискриминантного анализа морфометрических признаков *D. portschinskii*, *D. raddei* и их гибридов F (10,92) = 19.514 P < 0.0001

Признаки	Лямбда Уилкса	F	P-уровень
Спинные чешуйки	0.24	32.06	0.000
Преанальные щитки	0.25	32.27	0.000
Горловые чешуйки	0.13	7.44	0.001
Брюшные щитки	0.13	5.54	0.007
Заднетеменные чешуйки	0.12	4.95	0.011

Морфологические характеристики самок и самцов как *D. portschinskii* так и *D. raddei* также имели отклонения от чистых популяций, причем *D. portschinskii* имел некоторые особенности фоллидоза *D. raddei* и наоборот. Так, среди 66 *D. portschinskii* 18 особей имели модифицированные характеристики, схожие с *D. raddei*, в то время как из 43 особей *D. raddei* 14 морфологически были схожи с *D. portschinskii*.

Естественные гибриды между различными видами ящериц встречаются довольно часто, тогда как образование в результате гибридизации партеногенетических видов наблюдается редко. Сравнительная редкость образования гибридогенных партеногенетических видов пресмыкающихся находит свое объяснение в свете гипотезы “видов-сорняков”, предложенной на примере видов рода *Cnemidophorus* [9]. Согласно этой теории, клональные виды населяют экологически неустойчивые краевые или разрушенные местообитания, малопригодные для двуполых видов. Вырождение естественных природных комплексов способствует распространению партеногенетических видов и вытеснению ими двуполых форм. Нарушение первичных местообитаний влечет за собой разрушение экологических барьеров между двуполыми видами, которые начинают гибридизировать между собой. Поскольку образовавшиеся гибриды изначально сосуществуют с родительскими видами и вступают с ними в неизбежные конкурентные отношения, то для становления нового вида необходима собственная экологическая ниша, в качестве которой и выступают “сорные” местообитания. Именно здесь реализуется свойственная гибридам потенциальная склонность к однополому размножению как следствие их высокой фиксированной гетерозиготности.

Таким образом, в настоящее время существует единственная смешанная популяция, где протекают интенсивные процессы гибридизации между двуполыми видами, которые относятся к кладам “rudis” и “caucasica”, способным дать начало однополым видам. Именно здесь по всей территории Кавказа мы можем ожидать появления нового партеногенетического вида при условии, что гибридные особи найдут свою экологическую нишу и перейдут к однополому размножению вследствие благоприятной мутации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. Ж. общ. биологии, 41, 4, с. 485–506, 1980.
2. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа. Л., Наука, 214 с., 1967.
3. Даниелян Ф.Д. Механизм репродуктивной изоляции у некоторых форм скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann), распространенных в Армении. Изв. АН АССР, 18, 10, с. 75–80, 1965.
4. Даниелян Ф.Д. Теория гибридного происхождения партеногенеза в группе кавказских скальных ящериц. Дисс. док. биол. наук. Ереван, 337 с., 1989.
5. Axtell R.W. Geographic distribution of the unisexual whiptail *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae)-present and past. Herpetologica, 22, p. 241–253, 1966.
6. Moritz C., Donnellan S., Adams M., Baverstock P. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binocoi* (Gekkonidae): extensive genotypic diversity among parthenogens. Evolution., 43, p. 994–1003, 1989.
7. Murphy R., Fu, J., MacCulloch, R., Darevsky, I., Kupriyanova, L. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. Zool. J. Linn. Soc., 130, p. 527–549, 2000.
8. Wright J.W. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. In J.W. Wright and L.J. Vitt (editors), Biology of whiptail lizards genus *Cnemidophorus*, p. 27–81, 1993.
9. Write J.W., Lowe C.H. Evolution of the allopolyploid partheno-species *Cnemidophorus tessellates*. Am. Mus. Nat. Hist. Novit., 2286, p. 1–36, 1967.

Поступила 14.05.2012