

**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).

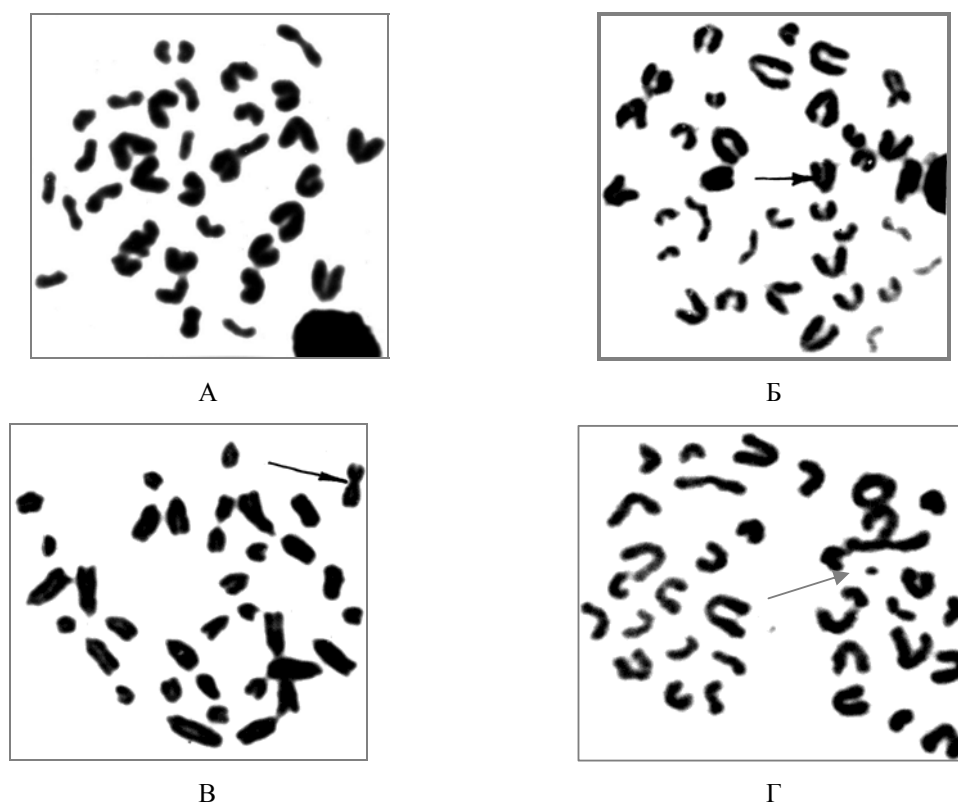


Рис. 1. Метафазные пластинки клеток крови *Zootoca vivipara*: А –  $2n = 36$  (самец); Б –  $2n = 35$  (самка),  $Z_1 Z_2 W$  половые хромосомы, W – акроцентрическая/субтелоцентрическая (A/ST) хромосома, Русская форма *Zootoca v. vivipara*; В –  $2n = 35$  (самка),  $Z_1 Z_2 W$  половые хромосомы, W – 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
<b>Первая группа кариотипов</b>						
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
<b>Вторая группа кариотипов</b>						
3.	36A/35 A	ZZ/Z0?	A0?	Ж	о-в Сахалин	<i>Zootoca vivipara</i>
4.	36A/35 (34A+ 1 A/ST)	Z <sub>1</sub> Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> Z <sub>2</sub> /Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> 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 <sub>1</sub> Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> Z <sub>2</sub> /Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> W	A/ST	Ж	Центральная Европа	<i>Z. v. pannonica</i> ?
6.	36A/35 (34A+ 1 ST/A)	Z <sub>1</sub> Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> Z <sub>2</sub> /Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> 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 <sub>1</sub> Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> Z <sub>2</sub> /Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> W	A/ST	Ж	Восточная Европа, Балтийский регион, Азия	<i>Z. v. vivipara</i> русская форма
8.	36A/35 (34A+ 1 SV)	Z <sub>1</sub> Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> Z <sub>2</sub> /Z <sub>1</sub> Z <sub>2</sub> 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; Курпьянова 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.

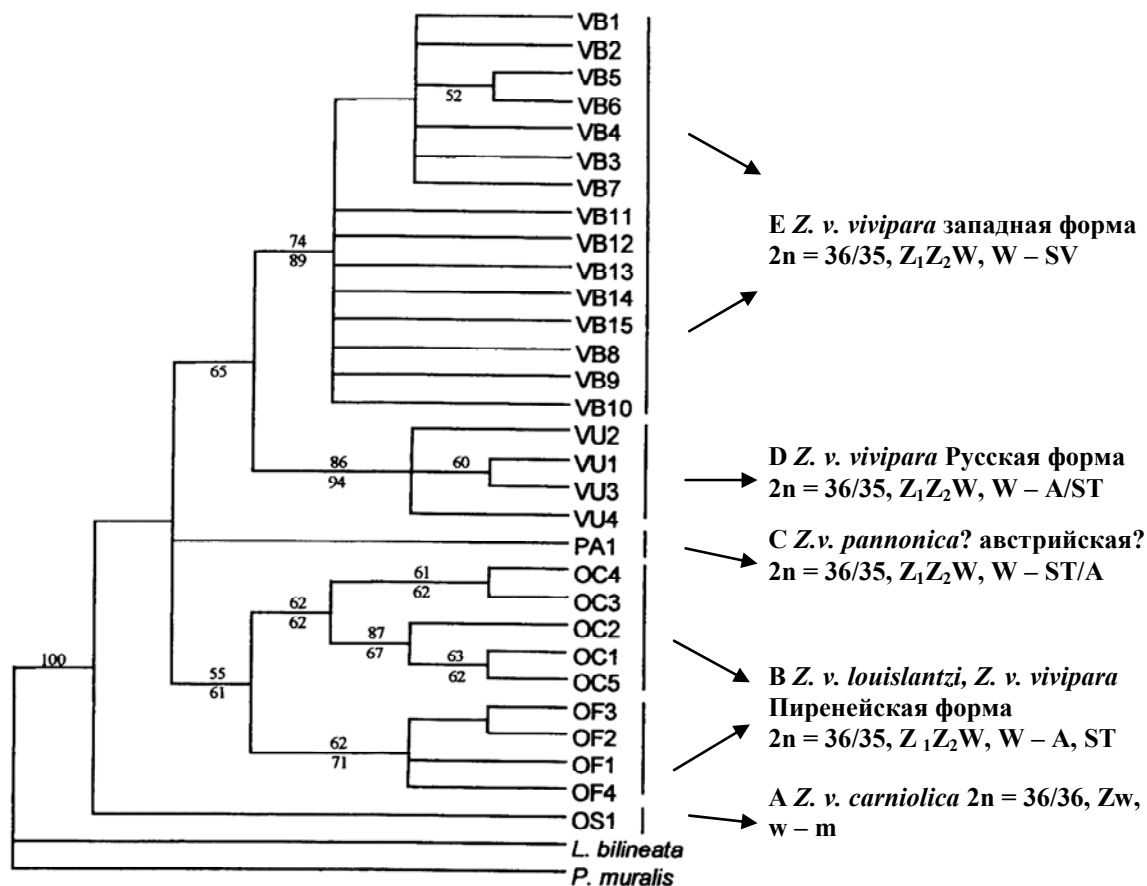


Рис. 2. Сопоставление анализа нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК вида *Zootoca vivipara* и результатов цитогенетических исследований вида *Z. vivipara*. Слева: на филогенетическом древе вида, представленном группой Суржет-Гроба (Surget-Groba et al., 2001), выделено 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 яйцевивородящих 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 подвиообразованию 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. 13<sup>th</sup> 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.