

УДК 573,3+598,1

© 1990 г.

Л.А. КУПРИЯНОВА, Е.Р. РУДИ

**СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ
ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA VIVIPARA*, LACERTIDAE, SAURIA)**

Сравнительно-кариологический анализ восьми популяций живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* Jacq. на территории СССР показал, что в пределах вида существуют две формы, различающиеся по морфологии половых хромосом и структуре кариотипа: самец — $2n = 36:32A + Z_1Z_1Z_2Z_2$, число плеч — $NF = 36$; самка — $2n = 35:32A + Z_1Z_2W$, в которых W представлена субметацентрической SV (форма B), $NF = 36$ и акроцентрической A (форма A), $NF = 35$ хромосомами. Форма B распространена по основным средневропейским горным системам (Альпы, Карпаты, Балканы). Впервые эта форма указывается для фауны Карпат и всего Советского Союза. Форма A обнаружена в Прикарпатье, северо-европейской, североказахстанской и восточносибирской частях ареала на территории СССР. Карриологические различия этих форм можно объяснить робертсоновской или, скорее, тандемной транслокациями половых хромосом с последующей перцентрической инверсией в W -хромосоме. Ставится вопрос о возможной связи указанных перестроек с процессом видообразования. Таксономический статус форм A и B требует уточнений, их ранг может быть выше. Обсуждается разнообразие полоопределяющих механизмов у ящериц и возможность использования этого признака при выяснении филогенетических взаимоотношений в группе.

В настоящей статье обсуждается вопрос о разнообразии полоопределяющих механизмов у ящериц семейства Lacertidae (преимущественно у живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* Jacq., подрод *Zootoca*), процессах их преобразования и его возможных эволюционных последствиях.

Рептилии — одна из древнейших групп наземных позвоночных, занимающая ключевую позицию в основании филогенетического древа Amniota. Этим объясняется повышенный интерес к ней исследователей. Он усиливается еще тем обстоятельством, что подотряд Sauria — одна из немногих групп, представители которой характеризуются одновременно мужской и женской гетерогамией и разнообразием полоопределяющих механизмов.

Вопрос о наличии половых хромосом у Reptilia и у лацертидных ящериц, в частности, долго оставался дискуссионным. Первое сообщение было сделано в 1934 г. японским исследователем Огума (Oguma, 1934). Он указал, что в кариотипе самца живородящей ящерицы *L. vivipara* присутствуют 36 акроцентрических (A) хромосом ($2n = 36$), а в кариотипе самки — на одну хромосому меньше ($2n = 35A$). На основании этих данных им был сделан вывод о том, что у *L. vivipara существует полоопределяющий механизм ZZ/ZO типа. Однако позднее было показано, что диплоидное число хромосом у самок и самцов *L. vivipara* одинаково и равно 36 (Margot, 1946; Van Brink, 1959; Орлова, Орлов, 1969). Одновременно появились работы, в которых существование половых хромосом у Reptilia не подтверждалось (Matthey, 1945; Matthey, Brink, 1956). Результаты Огума были признаны ошибочными и объяснены несовершенством использованного им метода парафинированных срезов.*

Однако исследования последних лет вновь подняли вопрос о существовании половых хромосом у эволюционно продвинутых видов ящериц (King, 1977; Olmo, 1986; Olmo et al., 1987), в том числе и у живородящей ящерицы (Куприянова, 1986). В кариотипе самок *L. vivipara* из европейских популяций (Франция—Центральный Массив, Альпы; Болгария — Стара Планина, Родопы) было обнаружено 35 хромосом: 32 парные акроцентрические и 3 непарные — субметацентрическая, по размерам близкая к хромосомам 5—6-й пар, и 2 акроцентрические, близкие по размерам к хромосомам 10—11-й и 14—15-й пар ($2n = 32A + 2A + 1SV$). У самцов данного вида в кариотипе отмечено 36 парных акроцентрических хромосом ($2n = 36A$). Исследователи пришли к выводу, что непарная субметацентрическая хромосома в кариотипе самки является половой (*W*), происшедшей за счет центрального слияния (робертсоновские транслокации) двух акроцентрических хромосом (Z_1 и Z_2) (Chevalier, 1969; Chevalier et al., 1979; Белчева и др., 1984, 1986).

Таким образом, после долгой дискуссии у *L. vivipara* было показано существование множественных половых хромосом и сложной системы определения пола $Z_1Z_1Z_2Z_2/Z_1Z_2W$ типа. Однако и эти данные не совпадали с результатами Огума.

В 1985 г. автором были предприняты цитогенетические исследования *L. vivipara* с о-ва Сахалин (крайняя, восточная, островная часть ареала) (Куприянова, 1986). Установлено, что хромосомные наборы самца ($2n = 36A$) и самки ($2n = 35A$) сходны с таковыми, описанными Огума. Однако в кариотипе самки выделены три непарные акроцентрические хромосомы, которые интерпретировались как половые (одна крупная — *W* и две мелкие — Z_1Z_2), и полоопределяющий механизм $Z_1Z_1Z_2Z_2/Z_1Z_2W$ типа (Куприянова, 1986). Наличие у самок *L. vivipara* из разных популяций *W*-хромосом двух типов (крупной субметацентрической *SV* в условно названных "западных" популяциях и крупной акроцентрической *A* в "восточных" популяциях) позволяло предположить, что возможно существование еще и других типов *W*-хромосомы (промежуточных между *SV* и *A*), как это известно у австралийского геккона *Gehura purpureascens* (Moritz, 1984). В пределах данного вида обнаружено шесть типов *W*-хромосомы — от акро- (*A*) до субметацентрической (*SV*). По мнению Моритца, вариации в морфологии *W*-хромосомы у *G. purpureascens* предположительно связаны с наличием в ней транслокационных элементов, что и приводит к ее нестабильности.

В связи с вышеизложенным нами были предприняты цитогенетические исследования *L. vivipara* из различных точек обширного ареала вида. *L. vivipara* имеет ныне огромный ареал, простирающийся от Пиренеев, Ирландии и Шотландии на западе до Шантарских о-вов и о-ва Сахалин на востоке. В пределах европейской части СССР северная граница проходит в районе полярного круга, южная — вдоль лесной зоны, не доходит до Крыма и Предкавказья и продолжается далее в Урало-Алтайскую горную область.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Живородящие ящерицы *L. vivipara* Жакуин отловлены в июне-июле 1986—1988 гг. на Алтае (окрестности пос. Яйлю), в Северном Казахстане (окрестности пос. Боровое), в Коми АССР (с. Усть-Локчим), в Псковской (окрестности дер. Ореховцы) и в двух точках Ленинградской (окрестности пос. Вырица — юг и окрестности с. Климово — юго-восток) области, в Прикарпатье (окрестности пос. Яремча) и в Закарпатье (окрестности с. Широкий Луг) — одна из самых западных популяций на территории СССР.

Из каждой популяции исследовано по 5—10 особей, за исключением прикарпатской популяции, в которой была отловлена одна самка. Фиксированные экземпляры хранятся в коллекции отделения герпетологии ЗИН АН СССР.

Животным предварительно вводили 0,1%-ный раствор ФГА (РНА М Sigma)

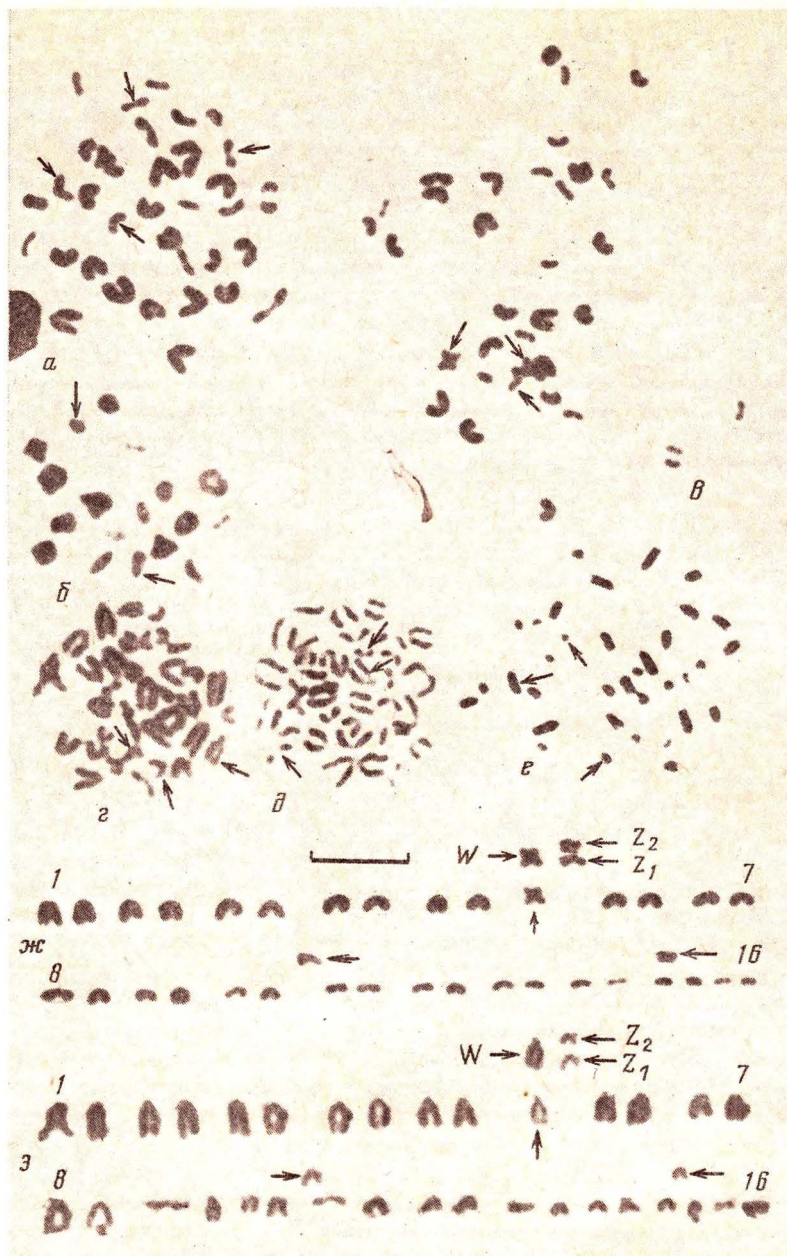
(1-й и 2-й раз подряд за две недели до начала опыта, 3-й раз — за 5–6 суток до начала опыта). За степенью продвинутости клеточной популяции в последние 2–3 суток следили по мазкам крови, полученным из пальца подопытного животного. В дальнейшем материал обрабатывали по стандартной методике. Разработанная методика позволяет получить большое число делящихся клеток практически от каждого животного, что имеет большое значение при работе с рептилиями, митотический индекс которых чрезвычайно низок.

В соматических (297) клетках самцов *L. vivipara* во всех изученных популяциях обнаружено 36 парных акроцентрических хромосом (рисунок), в 17 клетках — на 1–3 хромосомы меньше. В 95 сперматоцитах I и II порядков присутствуют 18 бивалентов и 18 хромосом соответственно, в 7 клетках — на 1–2 элемента меньше (рисунок). Таким образом, модальный класс у самцов составляют клетки с 36 (соматические клетки) и 18 (половые клетки) хромосомами. Гипоплоидия части клеток объясняется погрешностями методики; $2n = 36A$, $NF = 36$.

В соматических клетках (652) самок из перечисленных популяций присутствуют 35 акроцентрических хромосом (рисунок). Гипоплоидия, отмеченная на 29 пластинках, связана с погрешностями методики, гиперпloidия (42 клетки с 36 хромосомами) будет обсуждена ниже. Модальный класс у самок, таким образом, составляют клетки с 35 хромосомами. В кариотипе самки *L. vivipara* выделены 16 пар акроцентрических хромосом и три непарные, также акроцентрические хромосомы, по размеру приблизительно соответствующие хромосомам 4–6-й, 11-й и 15-й пар. Хотя их сходная морфология и близкие размеры затрудняют анализ, 3 непарные хромосомы рассматриваются как половые, где мелкие — Z_1 и Z_2 , а крупная — акроцентрическая хромосома, близкая по размеру общей длине Z_1 и Z_2 -W. Такие непарные акроцентрические хромосомы обнаружены в кариотипах самок *L. vivipara* из большинства изученных популяций; $2n = 35A$, $NF = 35$.

Исключения составляют лишь самки *L. vivipara* одной из наиболее западных популяций на территории СССР (Закарпатье — южные склоны Восточных Карпат, Полонинские Карпаты). В соматических (180) клетках самок присутствуют 35 хромосом (рисунок). Анеуплоидия, отмеченная на 15 метафазных пластинках, может быть объяснена погрешностями методики, модальный класс, таким образом, составляют клетки с 35 хромосомами. Хромосомный набор представлен 16 парами акроцентрических хромосом и тремя непарными хромосомами: субметацентрической и двумя акроцентрическими. По размеру субметацентрическая хромосома близка к хромосомам 5–6-й, а акроцентрические — к хромосомам 10–11-й и 14–15-й пар. Непарные хромосомы интерпретированы как половые: акроцентрические — Z_1 и Z_2 и субметацентрическая — W; $2n = 35$, $NF = 36$.

Структура кариотипа *L. vivipara* из закарпатской популяции совпадает с таковой, описанной для особей этого вида из Центрального Массива, Альп, Старой Планины и Родоп. Этот факт свидетельствует о том, что закарпатская популяция сходна с французскими и болгарскими и можно говорить об их единстве, что, в свою очередь, можно рассматривать как подтверждение предположения о связи альпийской, карпатской и балканской фаун (Головач, 1984). По данному признаку *L. vivipara* из западной части ареала отличается от особей из североамериканской, североказахстанской, восточносибирской и дальневосточной частей ареала на территории СССР, у которых W-хромосома представлена исключительно акроцентрической хромосомой. Таким образом, у изученных популяций констатированы два типа W-хромосомы: субметацентрическая и акроцентрическая. Переходных субтело- и субакроцентрических форм W-хромосомы пока нигде не отмечено, что отличает *L. vivipara* от *G. purpureascens* и свидетельствует об отсутствии транспозонных элементов или их активности в ее W-хромосоме. Происхождение субметацентрической хромосомы объясняют центрическим слиянием двух акроцентрических хромосом (Chevalier, 1969; Chevalier et al., 1979; Белчева и др., 1984, 1986) или перичентрической инверсией акроцентрической W-хромосомы. Акроцентрическая



Хромосомы в клетках крови и в сперматогенезе у *Lacerta vivipara* Jacq.: *a* – митотическая метафаза у самца $2n = 36$; *б* – диакинез в сперматогенезе $n = 18$; *в* – митотическая метафаза у самки $2n = 34A + 1SV$, форма Б; *г, д, е* – митотическая метафаза у самки $2n = 35A$, форма А; *ж* – кариотип, форма Б; *з* – кариотип, форма А. Стрелки указывают на предполагаемые половые хромосомы: *a* – Z_1Z_1 (~11-я пара), Z_2Z_2 (~15-я пара); *в* – Z_1Z_2W , где *W* – субметацентрическая хромосома, *SV* ~ 5–6-я пара; *г, д, е* – Z_1Z_2W , где *W* – акроцентрическая хромосома, *A* ~ 4–6-я пара. На двух метафазных пластинках (*г, д*) у акроцентрической *W*-хромосомы хорошо видны короткие плечи. Увеличение: ок. 7X; об. 100 X. Масштаб 1 мкм

W-хромосома в кариотипе *L. vivipara*, как и таковая у особей с о-ва Сахалин, по-видимому, является результатом тандемного слияния двух акроцентрических хромосом (Z_1 и Z_2) или перичентрической инверсии субметацентрической SV-хромосомы (рисунок) (Куприянова, 1989).

Таким образом, можно считать установленным, что в пределах вида *L. vivipara* существуют три формы, различающиеся по структуре половых хромосом: гомоморфный кариотип — один и два гетероморфных (Z_1Z_2W), в которых W-хромосома представлена субметацентрической SV (форма B) и акроцентрической A (форма A) хромосомами. Не исключено, что наличие этих трех форм является одной из причин обнаруженного Гоуксом и Пастером (Goux, Pasteur, 1986) у *L. vivipara* полиморфизма по аллелю гена маннозофосфатизомеразы, который, как они показали, сцеплен с полом.

Следует особо отметить, что *L. vivipara* является единственным из кариологически изученных на сегодняшний день видов не только семейства Lacertidae, но и Saugia в целом, у самок которого обнаружены множественные половые хромосомы (Z_1Z_2W). Гораздо шире распространена простая система гетероморфных половых хромосом (у 15 из 78 кариологически изученных видов семейства Lacertidae; см. табл. Куприянова, 1986). Наиболее часто в эволюцию половых хромосом у последних вовлечены хромосомы 18-й пары (у 11 и 15 видов), реже — 13-й пары (у 4 из 15 видов) и только у *L. vivipara* — хромосомы двух пар (11-й и 15-й). Эта особенность выделяет живородящую ящерицу в самостоятельную, эволюционно продвинутую группу. Как показали исследования с применением С-окраски, эволюция половых хромосом у лацертидных ящериц часто сопряжена с гетерохроматизацией и дальнейшим уменьшением W-хромосомы (Olmo et al., 1987; Куприянова, 1989), причем гетерохроматизация гомоморфной W-хромосомы [13-я пара у "древних" *Gallotia galloti* и *Takydromus sexlineata* (Olmo et al., 1987) и 18-я пара у *L. rostrombekovi*] считается первой стадией дифференциации половых хромосом. Следующим этапом является частичная редукция W-хромосомы, которая наблюдается у эволюционно продвинутых видов. Отмечают, что этот сложный многоступенчатый процесс во многом аналогичен таковому, описанному у змей (Singh et al., 1976). Высокоповторяющиеся последовательности ДНК W-хромосомы были впервые идентифицированы методами С-окраски и гибридизации ДНК у полосатого крайта *Bungarus fasciatus* и получили название Вкм (ПКМ в русском переводе). Позднее гомологичные участки ПКМ были выявлены в половых хромосомах других позвоночных (амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие) и беспозвоночных (иглокожие, двукрылые насекомые) животных. ПКМ предположительно участвует в определении пола в качестве регуляторных элементов (Тихомиров, 1985).

Ольмо с соавторами (Olmo et al., 1987) полагают, что эволюция половых хромосом у *L. vivipara* начиналась с гетерохроматизации одной из хромосом 13-й пары, что, по-видимому, рассматривается ими как исходное состояние для становления половых хромосом у лацертид. Безусловно, для решения этого вопроса необходимы специальные исследования. Возможно, более точной идентификации половых хромосом у *L. vivipara* может помочь изучение сцепленного с полом аллеля гена маннозофосфатизомеразы у других видов, а именно у *L. viridis*, у которой W-хромосома отнесена Ольмо с соавторами (Olmo et al., 1987) к 13-й паре. Тем не менее следует учитывать, что, в отличие от всех остальных лацертид, у *L. vivipara* становление сложной системы множественных половых хромосом и кариотипа в целом сопровождалось перичентрической инверсией и реципрокными транслокациями, а именно — Робертсоновской или тандемной. Последним механизмом, по-видимому, объясняется и уменьшение диплоидного числа хромосом у *L. vivipara* с $2n = 38$, характерного для 68 из 78 кариологически изученных видов семейства, до $2n = 36$. Существование у самок *L. vivipara* ($2n = 35A$) редких клеток с 36 хромосома-

ми сходно с аналогичным явлением у других видов рода *Lacerta* и у некоторых особей двух видов рода *Takydromus*, у которых установлены клетки с 41 и 42 хромосомами (3—4 В-хромосомы) (Куприянова, 1986; Olmo et al., 1987a). Обсуждение проблемы В-хромосом не входит в задачу данной работы. Хотелось бы, однако, обратить внимание на тот факт, что В-хромосомы часто появляются у разных видов одних и тех же родов (семейство Scincidae, род *Mabuaya*, семейство Lacertidae, роды *Lacerta*, *Takydromus*). Это явление согласуется с принципом кариотипической ортоселекции Уайга, говорящим о сходных типах хромосомных изменений в геномах родственных групп, т.е. зависимости от генотипа. Еще более интересно, что общее число хромосом в клетках с В-хромосомами у особи часто совпадает с исходным для группы видов. Так, например, 42 акроцентрические хромосомы Олмо рассматривает как исходное диплоидное число для рода *Takydromus* (Olmo et al., 1987a). Мозаичность и полиморфизм такого рода являются признаком нестабильности кариотипа, который у ящериц обнаруживает тенденцию к возвращению к исходному эволюционному состоянию для каждой конкретной группы.

Возвращаясь к вопросу о половых хромосомах ящериц, надо отметить, что множественные половые хромосомы (X_1X_2Y) обнаружены у самцов нескольких видов, относящихся к семействам Iguanidae, Pygopodidae, Scincidae, хотя чаще встречается только одна пара хромосом (XY). Исходной считается простая система половых хромосом, от которой за счет транслокаций возникают множественные половые хромосомы (Wright, 1973; King, 1977). Одним из селективных преимуществ сложных систем считают фиксацию большой гетерозиготности (White, 1973) и более надежную изоляцию между близкими группами в процессе видообразования (King, 1977). Такие системы часто встречаются у эволюционно продвинутых видов. Небезынтересно заметить, что в эволюционно молодых таксонах отмечено также чисто генетическое определение пола (Head et al., 1987), хотя, по мнению других исследователей (Pieau, 1987), и генетические и эпигенетические полоопределяющие факторы могут присутствовать у вида одновременно.

Эволюция половых хромосом у ящериц часто сопровождается пери- и парацентрическими инверсиями (Gekkonidae, Lacertidae, Teiidae, Scincidae), накоплением высокоповторяющихся последовательностей ДНК (Varanidae, Lacertidae, Gekkonidae), тандемными (Gekkonidae) и робертсоновскими (Iguanidae, Pygopodidae) транслокациями. Таким образом, хотя гетерохроматизация отмечена в качестве первой стадии дифференциации половых хромосом в различных группах амфибий и рептилий, она, по-видимому, не является обязательной предпосылкой для этого процесса (Moritz, 1984). Данные о дифференциации половых хромосом у *L.vivipara* также подтверждают эту точку зрения. Можно предположить, что у живородящей ящерицы в ходе эволюции участки хромосом 13-й или 18-й пар, имеющие отношение к детерминации и дифференциации пола, транслоцировались на другие хромосомы, что могло привести к последующим перестройкам в кариотипе и формированию крупной W-хромосомы. Второе предположение — последняя образовалась при участии хромосомы именно 13-й пары. Как отмечалось, в процессе эволюции половых хромосом у разных видов и родов одного семейства часто вовлечены хромосомы одной и той же пары или пар (Scincidae — 7-й пары; Varanidae — 9-й пары; Lacertidae, исключая *L.vivipara*, 13-й или 18-й пар). Этот факт свидетельствует о многократном, независимом и достаточно раннем возникновении половых хромосом в эволюции ящериц (Moritz, 1984; Donnellan, 1985; Olmo, 1986; Куприянова, 1986). Последним, вероятно, объясняется и обнаруженное современными исследованиями сохранение гетерогаметности одного пола в пределах семейств: мужская гетерогаметия установлена у Iguanidae, Pygopodidae, Teiidae, Scincidae, женская — у Gekkonidae, Lacertidae, Varanidae. В пределах же инфраотрядов гетерогаметными могут оказаться оба пола: Gekkota —

женская гетерогаметия у Gekkonidae и мужская у Pygopodidae; Scincomorpha — женская гетерогаметия у Lacertidae и мужская — у Teiidae, Scincidae. Из изложенного можно сделать предположение, что определение гетерогаметности того или иного пола у ящериц происходит на уровне становления семейств — тогда же, когда происходит интенсивная реорганизация хромосомного аппарата и, возможно, определяются основные тенденции дальнейших преобразований генома.

В заключение следует подчеркнуть, что в эволюции кариотипа рептилий одним из наиболее распространенных механизмов преобразований его структуры, сопряженных с процессом видообразования, являются робертсоновские и тандемные транслокации. Высокий темп таких преобразований часто наблюдается как в группах с активным расселением (King, 1979), так и у видов с ограниченной подвижностью или в случаях, когда структура популяции такова, что ведет к значительному инбридингу (Куприянова, 1984, 1986; King, 1987; Sites, Moritz, 1987). *L. vivipara* имеет ныне огромный ареал, но, по сравнению с другими видами рода *Lacerta*, живородящая ящерица характеризуется меньшей подвижностью и малыми размерами популяций (Verbeek, 1972), т.е. эти особенности удовлетворяют требованиям модели стасипатрического видообразования. В этой связи важно знать арелы форм *A* и *B* и возможные зоны их пара- или симпатрии в Западной Европе, особенно в Пиренеях, Альпах и в районах Каледонской и Герцинской складчатостей.

Поскольку форма *A* обнаружена нами в древней Урало-Алтайской горной области и в Карпатах (Черногора), что считается рефугиумом, например, для многоножек (Головач, 1984), а в молодой Альпийской горной системе встречается форма *B*; вполне возможно, что форма *A* является исходной. В таком случае первоначально произошло, по-видимому, тандемное слияние двух акроцентрических хромосом с образованием акроцентрической *W*-хромосомы (форма *A*), а затем уже перичентрическая инверсия, приведшая к появлению субметацентрической *SV*-хромосомы (форма *B*). Это событие могло состояться в период формирования Альпийской горной системы. Вряд ли оно случайно, поскольку хромосомные перестройки (перичентрические инверсии, робертсоновские транслокации, *B*-хромосомы, полиплоидные клетки) отмечены и у других видов ящериц, обитающих в различных молодых горных системах: например, на Балканах у *L. trilineata* (Белчева и др., 1984), на Кавказе у *L. strigata* (Орлова, Орлов, 1969) и у *L. rostrombekovi* и *L. parva* (Куприянова, 1981; Kupriyanova, 1989), в Приморском крае у *T. amurensis* (Куприянова, 1986). Вероятно, также серией перичентрических инверсий можно объяснить различия в кариотипе *E. multiocellata* на Тянь-Шане, хотя эти различия и интерпретируются авторами (Эгембердиева и др., 1985) иначе. Хорошо известно, что хромосомные перестройки (робертсоновский веер) наблюдаются у млекопитающих (например, роды *Mus*, *Ellobius*) из горных районов Альп, Балкан, Тянь-Шаня и Забайкалья, что связывают с сейсмичностью районов. Для двух видов скальных ящериц *L. unisexualis* и *L. dahli*, обитающих в Армении на склонах Памбакского хребта сравнительно недалеко от центра землетрясения 1988 г., впервые за 20 лет исследований были обнаружены спонтанные мозаичные ($2n/3n$) триплоиды в 1986–1987 гг. для первого вида (Куприянова, 1989; Kupriyanova, 1989) и в 1988 г. для второго, что тоже, возможно, связано с повышенной сейсмичностью в этом районе в последние годы, особенно в 1988 г.

Установленные кариологические различия, обязанные своим возникновением перичентрической инверсии вслед за робертсоновским или тандемным слиянием подовых хромосом, вызывают особый интерес и позволяют ставить вопрос о возможной связи этих перестроек с процессом видообразования. Такая связь установлена у представителей семейств Gekkonidae и Scincidae (King, 1977; Donnellan, 1985). Гибридизация особей *L. vivipara* с различными кариотипами и изу-

чение мейоза у их возможных гибридов вплоть до F_2 помогут ответить на вопрос о том, служат ли эти хромосомные aberrации изолирующим механизмом. Из цитогенетических исследований хорошо известны факты, говорящие о том, что хромосомные aberrации могут являться основой репродуктивной изоляции видов.

Сравнительно-кариологический анализ популяций *L. vivipara* показывает, что структура кариотипа может служить дифференцирующим признаком, так как позволяет выделить в пределах вида три формы. С другой стороны, стабильность структуры кариотипа в пределах каждой из них может служить интегрирующим признаком, что позволяет объединить сходные популяции в группы, занимающие, исходя из имеющихся данных, географические ареалы: форма *Б* — Центральный Массив, Альпы, южные склоны Восточных Карпат, Балканы, Родопы, т.е. форма *Б* распространена по основным средневропейским горным системам (Альпы, Карпаты, Балканы); форма *А* — северные склоны Восточных Карпат на западе, северо-европейская часть территории СССР на севере, северные области Казахстана и Алтай на юге ареала, о-в Сахалин на востоке ареала. Нам трудно говорить о границах ареала форм с гомакариотипом, так как в популяциях, изученных нами, он не обнаружен.

В связи с тем, что в пределах СССР ареал формы *Б* ограничен южными склонами Восточных Карпат, представляется целесообразным внести эту форму в Красную книгу УкрССР и Красную книгу СССР.

Район Восточных Карпат, где обитают две формы (*А* и *Б*), заслуживает тщательного исследования для решения вопроса о пара- или симпатрическом распространении или о существовании гибридных зон этих форм, таксономический статус которых требует уточнений. Столь же интересной в отношении обнаружения возможной сходной ситуации является Западная Европа.

Авторы приносят благодарность Я.И. Давганичу, Г.Н. Доровских, О.А. Луговому, В.В. Ругушу и В.А. Яковлеву за помощь в сборе животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белчева Р.Г., Бисерков В.И., Илиева Хр., Бешков В.А., 1984. Сравнительно-изучаване кариотипа на 8 вида гущери от р. *Lacerta* (Sauria, Lacertidae) // Трета национална конференция по цитогенетика, 2. Пловдив, 436–439.
- Головач С.И., 1984. Распределение и фауногенез двупарноногих многоножек европейской части СССР. Фауногенез и филогенез, М.: Наука, 92–138.
- Куприянова Л.А., 1981. Кариологические особенности и положение в системе малоазиатской ящерицы *Lacerta parva* Boul. (Sauria Lacertidae) // Цитология, 23, 4, 440–447. — 1984. К вопросу о стапатрическом видообразовании // Макроэволюция. Материалы I Всес. конф. по проблемам эволюции, М.: Наука, 9–10. — 1986. О возможных путях эволюции кариотипа ящериц // Систематика и экология амфибий и рептилий, 157. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 86–100. — 1989. Современные цитогенетические исследования некоторых групп ящериц (сем. Lacertidae) // IV Нац. конф. по цитогенетике, Вратца, 198–199.
- Орлова В.Ф., Орлов В.Н., 1969. Хромосомные наборы и некоторые вопросы систематики ящериц рода *Lacerta* // Зоол. ж., 47, 7, 1056–1059.
- Тихомирова М.М., 1985. Детерминация и дифференциация пола у млекопитающих (в том числе у человека) // Усп. совр. генетики, восп., 13. М.: Наука, 173–201.
- Эгембердиева Г.Ч., Иманалиева Н.Д., Бруштунова Е.Н., Мазик Е.Ю., Кулакова Р.И., 1985. Особенности кариотипа у высокогорной популяции глазчатой ящурки // Экология, 6.
- Belcheva R.G., Biserkov V.Y., Ilieva H.L., Beschov V.A., Petkov P.M., 1986. Karyological studies on *Lacerta vivipara* (Jacq.) collected in Bulgaria // Cytologia, 51, 3, 567–570.
- Brink G.M., van, 1959. L'expression morphologique de la digamétie chez les Sauriopsides et les Monotremes // Chromosoma, 10, 1, 1–72.
- Chevalier M., 1969. Données nouvelles sur le caryotype du Legard vivipare (Reptile, Lacertilien). Existe-t-il une heterogametic Gemelle de type Z_1Z_2W ? // C.R. Acad. Sci., 268, 16, 2098–2100.
- Chevalier M., Dufaure J.P., Lecher P., 1979. Cytogenetic study of *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia) with particular reference to sex chromosomes // Genetica, 50, 1, 11–18.

- Donnellan S.C., 1985. The evolution of sex chromosomes in scincid lizards // Ph.D. Thesis, Adelaida, Macg. Univ., 33-107.
- Goux J.M., Pasteur G., 1986. A sex-linked enzyme in a reptile — association with a recent centric fusion in the common lizard // Genet. Res., 48, 1, 21-25.
- Head C., May R., Pendleton L., 1987. Environmental determination of sex in the reptiles // Nature, 329, 6136, 198-199.
- King M., 1977. The evolution of sex chromosomes in lizards // Evolution and reproduction. Aust. Acad. Sci., Proc. 4th Int. Conf. Reprod. Evol., 55-60. — 1979. Karyotypic evolution in *Gehyra* (Gekkonidae: Reptilia). The *Gehyra variegata-punctata* complex // Aust. J. Zool., 27, 3, 379-393. — 1987. Chromosomal rearrangements, speciation and the theoretical approach // Heredity, 59, 1, 1-6.
- Kupriyanova L.A., 1989. Cytogenetic evidence for genome interaction in hybrid lacertid lizards // Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Bull. Albany, N.Y., State Mus., 400, 41-46. — 1989a. Cytogenetic studies in Lacertid Lizards // Abstr. I World Congr. Herpetol., Canterbury, UK, 100.
- Margot A., 1946. Demonstration de l'absence d'hétérochromosomes morphologiquement différenciés chez deux espèces de Saurien: *Anguis fragilis* et *Lacerta vivipara* J. // Rev. Suisse Zool., 53, 28, 555-596.
- Matthey R., 1945. L'évolution de la formule chromosomique chez les vertébrés // Experientia, 1, 2.
- Matthey R., Brink D.M., van, 1956. La question des hétérochromosomes chez les Saurapsides. 1. Reptiles // Experientia, 12, 2, 53-55.
- Moritz C., 1984. The evolution of a highly variable sex chromosome in *Gehyra purpurescens* (Gekkonidae) // Chromosoma, 90, 2, 111-119.
- Ogume K., 1934. Studies on Saurapsid. Chromosomes // Cytological evidence proving female heterogamety in the lizard (*Lacerta vivipara* J.). Archs Biol., 45, 27-46.
- Olmo E., 1986. Reptilia // Animal Cytogenetics. Berlin-Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 4, 1-100.
- Olmo E., Odierna G., Capriglione T., 1987. Evolution of sex-chromosomes in lacertid lizards // Chromosoma, 96, 1, 33-38. — 1987a. Cytotaxonomy of lacertid lizards // Proc. IV Ordin. Gen. Meet. Soc. Herp. Europ. Fac. Scie. Nijmegen, 303-306.
- Pieau C., 1987. Recent data on sex determination and sexual differentiation in amphibians and reptiles // Ibidem, 307-310.
- Singh L., Purdom J.F., Jones K.W., 1976. Satellite DNA and evolution of sex chromosomes // Chromosoma, 59, 1, 43-62.
- Sites J., Moritz C., 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited // Syst. Zool., 36, 2.
- Verbeek B., 1972. Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen // Bonner Zool. Beitr., 23, 2, 122-151.
- White M.J.D., 1973. Animal cytology and evolution. L.: Cambridge Univ. Press., 1-961.
- Wright J.W., 1973. Evolution of the X_1X_2Y sex chromosome mechanism in the scincid lizard *Scincella laterale* (Say) // Chromosoma, 43, 1, 101-108.

ЗИН АН СССР (Ленинград);
Карагандинский университет

Поступила в редакцию
9 ноября 1988 г.

COMPARATIVE KARYOLOGICAL ANALYSIS OF *LACERTA VIVIPARA* (LACERTIDAE, SAURIA) POPULATIONS

L.A. KUPRIYANOVA, E.R. RUDI

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad); State University of Karaganda

S u m m a r y

Comparative karyological analysis of 8 local populations of *Lacerta vivipara* Jacquin in the USSR reveals two forms which differ from each other by the morphology of the sex chromosomes and the structure of karyotype: male $2n = 36A:32A + Z_1Z_1Z_2Z_2$ ($Z - 11$ pair $Z - 15$ pair), $NF = 36$. Female $- 2n = 35:32A + Z_1Z_2W$, where W are SV (form B), $NF = 36$ and A (form A), $NF = 35$ chromosomes. The form B inhabits the main European mountain systems: the Alps, the Carpathians, Balcan. The form is described for the first time for the Carpathian and the USSR fauna. The form A is observed in the near Carpathian, North European, North Kazakhstani and East Siberian part of the species range in the USSR. The karyological differences of two forms may be due to robertsonian or tandem fusions followed by a pericentric inversion of sex chromosomes. A possible correspondence of the chromosome changes to speciation events is considered. The taxonomic status of the two forms should be checked. Variability of sex determining mechanisms in lizards in relation to their phylogenetic relationships are briefly discussed.