

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ГИБРИДНЫХ ЗОНАХ ДВУПОЛЫХ ВИДОВ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ
РОДА *DAREVSKIA* ARRIBAS, 1997

Аракелян М.С., Даниелян Ф.Д.

*Ереванский Государственный университет, Армения, Ереван, 0025, ул. А. Манукяна 1,
E-mail: arakelyanmarine@gmail.com, lacerta@ysu.am*

NEW EVIDENCE ON HYBRID ZONES OF BISEXUAL SPECIES OF ROCK LIZARDS OF GENUS *DAREVSKIA*
ARRIBAS, 1997

Arakelyan M.S., Danielyan F.D.

Yerevan State University, Aleq Manoogian st.1, 0025, Yerevan, Armenia

Abstract

The change of areas of distribution of rock lizards *Darevskia* Arribas, 1997 leads to shift and reduction of the zones of hybridization between bisexual species, which are parental species for parthenogenetic forms. Currently known only one hybrid zone, where possible the origin of new clonal diploid form.

Введение

Комплекс видов скальных ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1997, где известны как двуполые, так и партеногенетические виды и их гибриды – известные модели для изучения гибридогенного видообразования, поскольку образуют множество гибридных зон. Здесь в полной мере проявляются механизмы естественной межвидовой гибридизации и ретикулярной эволюции. Несмотря на значительный опыт изучения гибридизации среди скальных ящериц, вопросы выявления основных закономерностей существования гибридных зон до сих пор остаются открытыми (Назаров, 2007), а изменение ареалов ящериц приводит к смещению гибридных зон. Согласно концепции последовательной гибридизации (Даревский, Боркин, 1980), гибридизация между двумя близкими родительскими видами является первым этапом сетчатого видообразования, в результате чего образуется новый диплоидный партеногенетический вид. Зоны перекрывания двуполых видов можно разделить на две группы (Даревский, 1967). В первом случае один вид как бы вклинивается в ареал обитания другого, что связано со спецификой вертикального распространения ящериц. При этом численность «вклинивающийся» формы в зоне контакта обычно бывает ниже, чем в ее основном ареале. Во втором случае численность каждого вида в смешанной популяции примерно одинакова. Из 15 известных на сегодняшний день двуполых видов *Darevskia* только четыре являются основателями партеногенетических видов и поддерживают процессы сетчатой эволюции. Однополые формы образуются только между двумя кладами: «*rudis*» и «*caucasica*» с единственной направленностью между ними, где «*rudis*» – отцовская линия, а «*caucasica*» – материнская. (Murphy et al., 2000). Целью нашего

исследования являлось изучение современного состояния и процессов в гибридных зонах между родительскими двуполовыми видами. Исследования гибридных зон Армении и сопредельных территорий может способствовать исследованиям, посвященным изучению путей формирования и становления современной фауны позвоночных Армении и их биогеографии.

Материал и методика

Основной объем данных по современному расположению гибридных зон ящериц был получен в ходе герпетологических исследований, организованных в 1996-2014 гг. Наши исследования охватили всю территорию Армении и Нагорного Карабаха, а также сопредельные территории северо-востока Турции, северо-западного Ирана и южной Грузии.

Результаты и обсуждение

На сегодняшний день ареалы видов скальных ящериц изменились, и некоторые зоны синтопии исчезли, как, например, зоны гибридизации между *D. valentini* (Boettger, 1892) и *D. mixta* (Mehely, 1909), а также *D. portschinskii* (Kessler, 1878) и *D. mixta*, которые в прошлом дали начало видам *D. armeniaca* (Mehely, 1909) и *D. dahli* (Darevsky, 1957). Несомненно, что соприкасающиеся ареалы *D. valentini*, *D. mixta* и *D. portschinskii* ранее занимали большие территории, и их ареалы перекрывались в прошлом в местах рефугиумов, однако современные ареалы двуполов сократились. Пара видов, *D. valentini* и *D. raddei* (Boettger, 1892), родительская для четырех партеногенетических видов (*D. unisexualis* (Darevsky, 1966), *D. uzzelli* (Darevsky, Danielyan, 1977), *D. sapphirina* (Schmidtler, Eiselt, Darevsky 1994), *D. bendimahiensis* (Schmidtler, Eiselt, Darevsky 1994)), возможно, образует зоны контакта на территории западной Турции, однако у нас нет данных о протекающих там процессах, в связи со слабой изученностью региона. Известная нам зона совмещения *D. valentini* и *D. raddei nairensis* (Darevsky, 1967) находится в окрестностях с. Лчашен, близ оз. Севан, где в ареал *D. r. nairensis* вклинивается высокогорная форма *D. valentini*. Промежуточные формы здесь не образуются, и особи обоих видов не имеют совмещенных признаков. Это обстоятельство объясняется репродуктивной изоляцией в результате одновременного созревания гонад, что было убедительно доказано Ф.Д. Даниеляном (1965).

Следующая формообразующая пара видов, которые имеют зоны совместного обитания в настоящее время – это двуполовые виды *D. r. raddei* и *D. portschinskii*, которые являются родительскими видами для партеногенетического вида *D. rostombekowi* (Darevsky, 1957). Ситуация здесь принципиально отличная от предыдущей пары (*D. r. nairensis* и *D. valentini*), поскольку репродуктивная изоляция между видами неполная, и, как результат, между ними протекают процессы гибридизации. Известны три зоны синтопии между видами *D. raddei* и *D. portschinskii*: в Армении (окр. с. Гош, Тавушский марз), в Азербайджане и в Нагорном Карабахе (окр. с. Зуар, Шаумянский район). Популяция в Азербайджане изучена плохо, в то время, как популяции в Армении и Нагорном Карабахе находятся под нашим пристальным вниманием в течение многих лет. Зона синтопии двуполов видов ящериц в окрестности с. Гош в Северной Армении относится к первому типу, где преобладают особи *D. raddei*, а отдельные особи *D. portschinskii* вклиниваются в ареал *D. raddei*. Согласно данным Ф.Д. Даниеляна (1989), среди 207 ящериц, *D. raddei* составили 41%, *D. portschinskii* - 28.5%, и только 4 особи (1.93%) оказались триплоидными стерильными самками. Однако здесь были обнаружены ящерицы (25.5%) со смешанными признаками фolidоза и окраски в результате интрогрессии генов. За период нашего наблюдения за данной популяцией в 2005-2013 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*. 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 местообитания. Таким образом, виды в данной гибридной зоне со временем распределились по разным экологическим нишам, 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 и новых поселений, а также вырубка леса привели к тому, что данная зона оказалась менее пригодной для *D. portschinskii*.

Следующая исследованная смешанная популяция *D. raddei* и *D. portschinskii* – это популяция в окр. с. Зуар в Шаумянском районе Нагорного Карабаха, обнаруженная нами в 2004 г. Здесь зона их перекрывания достаточно широкая, и особи обоих видов представлены в равных пропорциях. Таким образом, данная популяция отличается от армянской широкой зоной вторичной интерградации и неограниченной гибридизацией. Репродуктивная изоляция между ними выражена не строго. Здесь также отсутствует биотопическая изоляция, показанная на примере Гошской популяции. Соответственно, данная зона гибридизации является наиболее перспективной из известных нам на сегодняшний день симпатрических популяций, где “de novo” может образоваться партеногенетический вид, как это было однажды во время становления вида *D. rostombekowi*. Смешанная популяция состояла из 41.5% *D. portschinskii*, 43.1% *D. raddei* и 15.4% гибридных особей. 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, так и по фолидозу. Из рассмотренных 15 признаков фолидоза промежуточные особи схожи с *D. portschinskii* по шести, а с *D. raddei* – по одному признаку.

Таким образом, в настоящее время существует единственная смешанная популяция, где протекают интенсивные процессы гибридизации между двуполыми видами, которые относятся к кладам «*rudis*» и «*caucasica*», известными своей способностью давать начало однополым видам. Именно здесь мы можем ожидать появления нового партеногенетического вида, при условии, что гибридные особи найдут свою экологическую нишу и перейдут к однополному размножению вследствие благоприятной мутации.

Литература

- Даниелян Ф.Д. 1965. Механизм репродуктивной изоляции у некоторых форм скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann), распространенных в Армении. // Изв. АН АССР. 18(10): 75-80.
- Даниелян Ф.Д. 1989. Теория гибридного происхождения партеногенеза в группе кавказских скальных ящериц. Дисс. док. биол. наук. Ереван. 337 с.
- Даревский И.С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л. Изд-во Наука. 214 с.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Ж. общ. биологии. 41(4): 485–506.
- Назаров В.И. 2007. Эволюция не по Дарвину. Смена эволюционных моделей. Изд. 2-е. М. Изд-во ЛКИ. 520 с.
- Murphy R.W., Fu J., MacCulloch R.D., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A. 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // Zool. J. Linn. Soc. 130: 527–549.