

Ф. Д. ДАНИЕЛЯН

МЕХАНИЗМ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ У НЕКОТОРЫХ
ФОРМ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA SAXICOLA*
EVERSMANN), РАСПРОСТРАНЕННЫХ В АРМЕНИИ

Широко распространенный на Кавказе полиморфный вид — скальная ящерица (*Lacerta saxicola* Eversmann) представлен на территории Армянской ССР шестью хорошо различающимися подвидами, из которых три (*Lacerta saxicola armeniaca* Meh., *L. saxicola dahli* Dar. и *L. saxicola rostombekovi* Dar.) лишены самцов и размножаются партеногенетически [1—5]. Было показано, что каждый из 6 армянских подвигов этого вида обладает в пределах республики хорошо выраженным самостоятельным ареалом, однако в ряде районов эти ареалы отчасти перекрываются, в результате чего соседние подвиды местами обитают совместно. По данным И. С. Даревского и В. Н. Куликовой [3], такое перекрытие ареалов приводит к возникновению гибридов, число которых составляет местами от 5 до 10% всех особей в данной популяции ящериц. Особенно подробно этими авторами была изучена гибридная зона, расположенная на северо-восточных отрогах Гегамского хребта в районе сел. Лчашен и Чкаловка на берегу оз. Севан. Здесь было установлено существование стерильных триплоидных гибридов, образующихся при оплодотворении партеногенетических самок *L. s. armeniaca* самцами обоеполой формы *L. sax. terentjevi*. Наряду с двумя указанными подвидами в данной гибридной зоне довольно широко распространена также обоеполая форма *L. sax. defilippii*, не дающая помесей ни с партеногенетической *armeniaca*, ни с бисексуальной *terentjevi*. И. С. Даревский [1], впервые обративший внимание на это обстоятельство, высказал предположение, что отсутствие гибридов между *defilippii* и *terentjevi* следует объяснить действием экологических изолирующих факторов, механизм которых еще недостаточно выяснен.

В данной работе мы поставили перед собой задачу выяснить причину нескрещиваемости между обоеполоыми подвидами *terentjevi* и *defilippii* с одной стороны и попытаться объяснить механизм возникновения гибридов между *terentjevi* и *armeniaca*—с другой. Этот вопрос представляет собой не только частный интерес в смысле изучения биологии скальной ящерицы, но интересен и в более широком биологическом плане, так как затрагивает проблему репродуктивных изолирующих механизмов внутри полиморфного вида, каковым является *Lacerta saxicola*.

Работа проводилась под руководством И. С. Даревского в апреле—сентябре 1964 г. при кафедре зоологии Ереванского государственного университета. В указанный период в среднем через каждые две недели на стационаре в окрестностях сел. Лчашен нами отлавливалось по

10—15 особей каждого из обитающих здесь обоеполюх подвигов (*L. s. terentjevi* и *L. s. defilippii*). В лабораторных условиях ящериц вскрывали и производили промеры и взвешивание гонад и жировых тел по методике, предложенной в свое время И. С. Даревским [2]. Наличие зрелых спермиев в семенниках и их придатках устанавливалось при микроскопическом исследовании мазков. Аналогичная работа в те же сроки проводилась с партеногенетической формой *L. s. armeniaca*, отлавливаемой в окрестностях сел. Талярлу в ущелье р. Мармарик, где расположена летняя учебная база биологического факультета Ереванского университета. Это диктовалось тем обстоятельством, что в гибридной зоне партеногенетическая форма сравнительно немногочисленна и интенсивный вылов ее здесь мог привести к нарушению сложившегося в природе баланса между подвидами.

Было установлено, что сроки размножения партеногенетического подвида в окрестностях Талярлу и окрестностях Лчашена совпадают.

Основная задача исследования заключалась в выяснении сроков созревания гонад у совместно обитающих подвигов, причем особое внимание

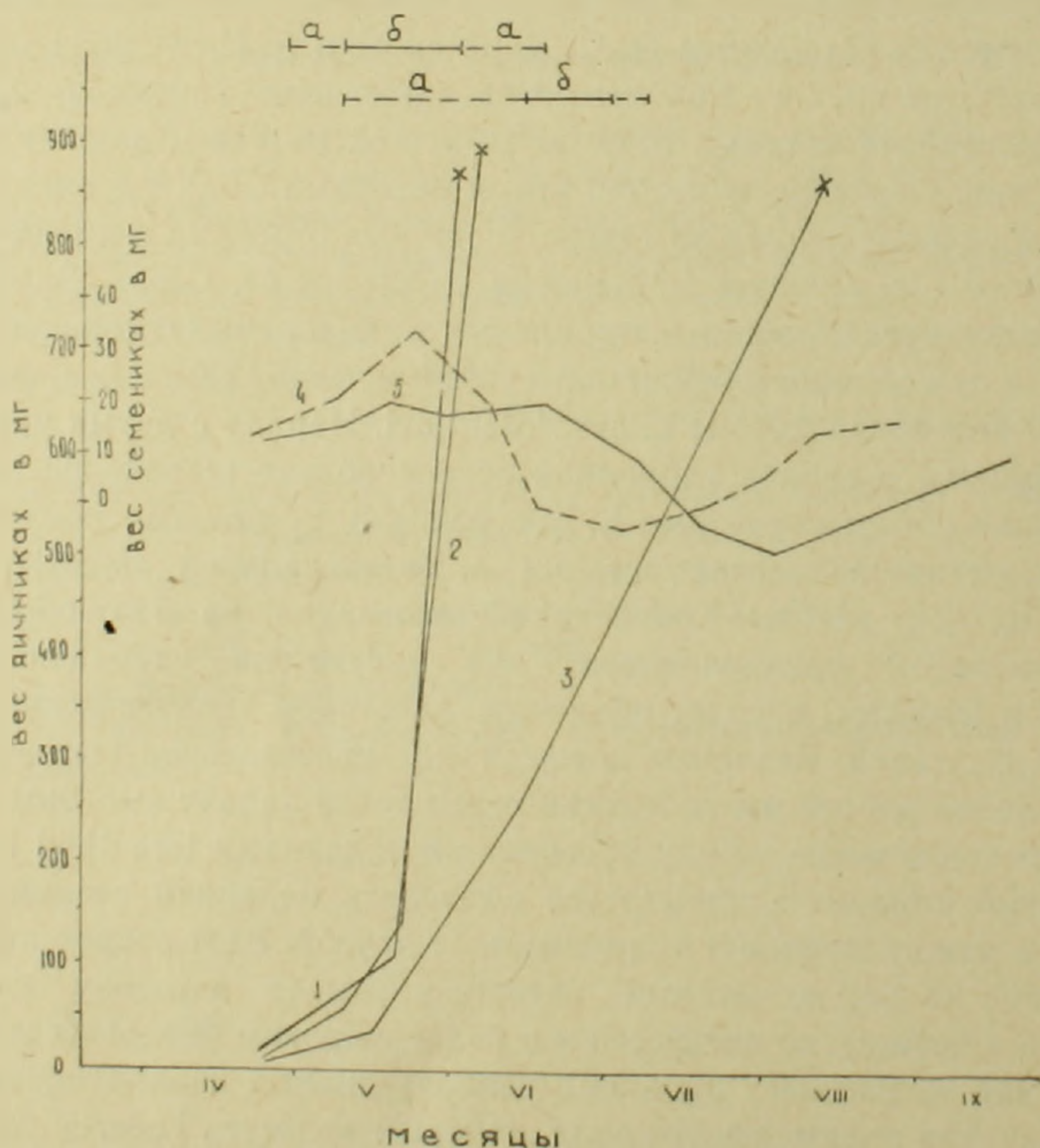


Рис. 1. Сезонные изменения веса яичников и семенников. 1. Яичники у—1. *L. sax. terentjevi*. 2. *L. sax. armeniaca*. 3. *L. sax. defilippii*. Семенники у—4. *L. sax. terentjevi*. 5. *L. sax. defilippii*. ххх—выход яиц в яйцевод. Спермии: а — в семенниках: — — — —, б — в придатках: ———.

мание обращалось на время выхода яиц в яйцеводы у самок в период существования зрелых спермиев у самцов. Поскольку функция размножения у ящериц тесно связана с питанием, параллельно проводилось изучение динамики развития жировых тел. Результаты этих исследований изображены графически на рис. 1, 2, 3. Как можно видеть, закономерность созревания семенников у самцов *terentjevi* и *defilippii* в общих чертах сходна. Однако если у первой формы семенники достигают максимума развития уже во второй половине мая, то у второго этот максимум наблюдается приблизительно на месяц позднее — во второй половине июня. Особенно наглядно выглядят эти различия, если сопоставить период существования зрелых спермиев в придатках семенников. Оказалось, что у *terentjevi* спермии появляются в придатках в начале мая, сохраняясь до начала июня, тогда как у *defilippii* они обнаруживаются с середины июня до начала июля. Важное значение указанных различий становится очевидно, если сопоставить их со сроками выхода яиц в яйцеводы у самок (рис. 1). Можно видеть, что у *terentjevi* яйца выходят в яйцеводы приблизительно на месяц раньше чем у *defilippii*. Поскольку у ящериц оплодотворение созревших яиц происходит при их выходе в яйцеводы, необходимо чтобы спаривание имело место в период нахождения их в яичниках [2].

С другой стороны, самец способен продуктивно спариваться лишь при наличии зрелых спермиев в придатках семенников. Отсюда следует, что при установленных нами сроках созревания гонад, перекрестное спаривание между *defilippii* и *terentjevi* становится невозможным, чем и объясняется отсутствие гибридов между ними. В связи с тем, что у партеногенетических *agmeniasa* сроки выхода яиц в яйцеводы практически совпадают с таковыми у самок *terentjevi*, создаются все предпосылки для оплодотворения партеногенетических самок, что приводит к возникновению стерильных гибридов. Можно отметить, что по данным Даревского и Куликовой [3, 4], бесплодие таких гибридов связано с глубокими аномалиями в строении гонад, вызванными нарушениями в сложном цито-генетическом механизме конъюгации хромосом при оогенезе.

Наблюдающаяся у изученных нами ящериц динамика накопления жировых тел находится в полном соответствии с описанной выше динамикой развития гонад (рис. 2, 3). После выхода с зимовки жировые тела у всех трех изученных форм развиты довольно сильно и в дальнейшем вес их закономерно снижается по мере развития гонад. По окончании периода размножения жировые тела снова быстро увеличиваются в весе, достигая максимума перед уходом на зимовку. Как видно из рис. 2 и 3, эти изменения в весе жировых тел обратно пропорциональны изменению веса семенников и яичников, которые развиваются за счет энергетических резервов депонированных в жировых телах. Таким образом, у *Lacerta saxicola* установлена общая для многих ящериц закономерность, изученная ранее И. С. Даревским [2] у ящурок и круглоголовок.

Установленный нами факт нескрещиваемости обитающих совместно подвидов одного вида позволяет высказать некоторые соображения

о таксономической принадлежности изученных форм скальной ящерицы. Согласно прочно установившемуся в настоящее время взгляду, подвиды характеризуются обязательной способностью свободного скрещивания

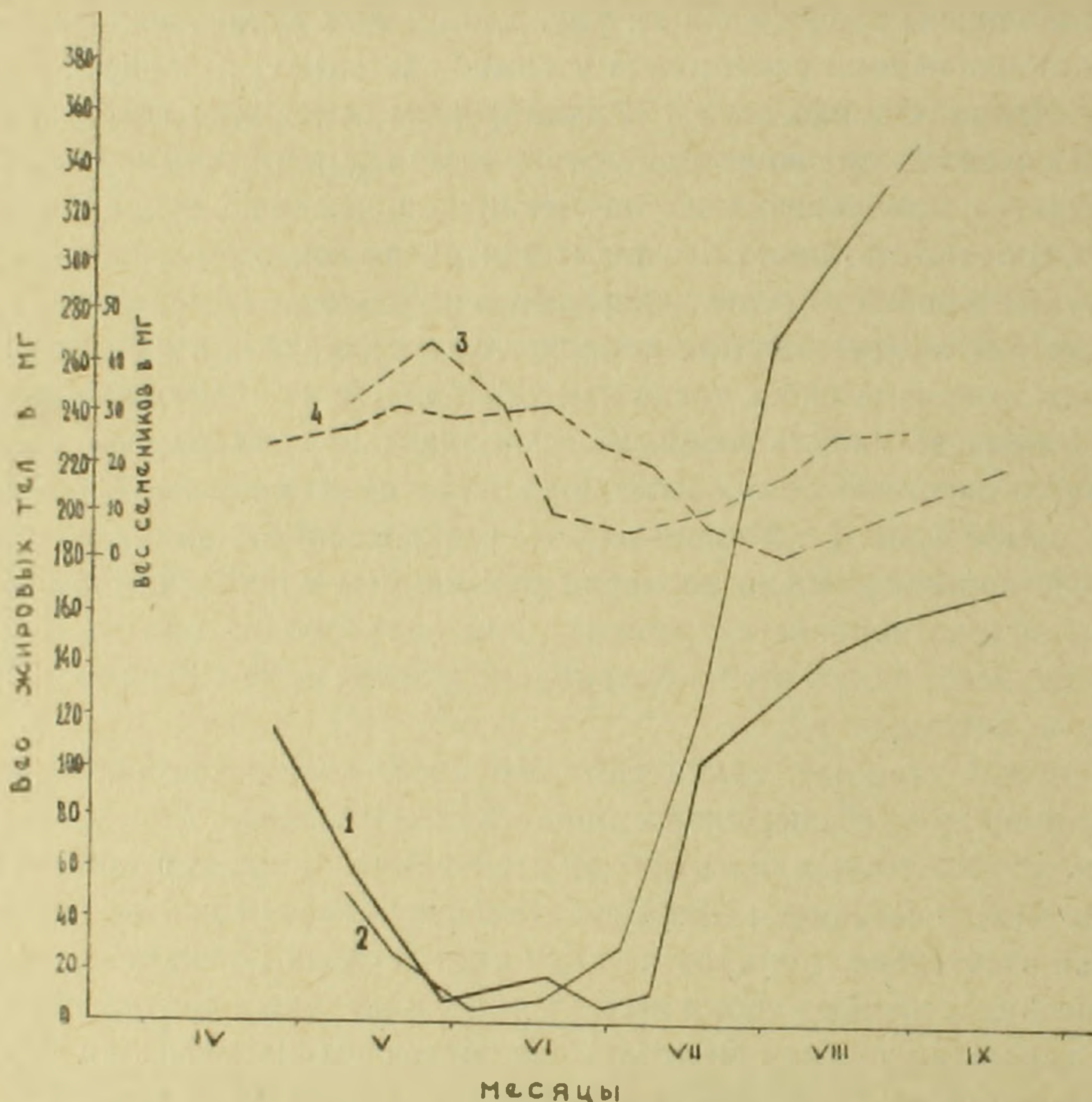


Рис. 2. Сезонные изменения веса жировых тел и семенников у самцов *L. sax. terentjevi* и *L. sax. defilippii*. 1. Жировые тела у *L. sax. terentjevi*. 2. Жировые тела у *L. sax. defilippii*. 3. Семенники у *L. sax. terentjevi*. 4. Семенники у *L. sax. defilippii*.

и наличием промежуточных переходных форм между ними. Изученными нами механизм репродуктивной изоляции между *L. sax. terentjevi* и *L. sax. defilippii*, заключающийся в несовпадении сроков созревания gonad, дают право с достаточным основанием считать, что в действительности мы имеем дело не с подвидами, а двумя самостоятельными видами, кстати, достаточно четко различающимися своей морфологией [1, 6].

Такие случаи были известны в литературе и раньше. В своей монографии Майр [7] рассматривает их в числе других экологических факторов в разделе «сезонная изоляция», применительно к разным видам. Установление такой изоляции у считавшихся подвидами форм скальной ящерицы может, по нашему мнению, служить достаточным доказательством в пользу их видовой самостоятельности. Можно отметить, что в свое время такое предположение в общей форме для вида *Lacerta saxicola* было уже высказано И. С. Даревским [1] и П. В. Терентьевым [8].

Однако окончательное установление статуса изученных нами форм скальной ящерицы должно быть сделано лишь при ревизии этого поли-

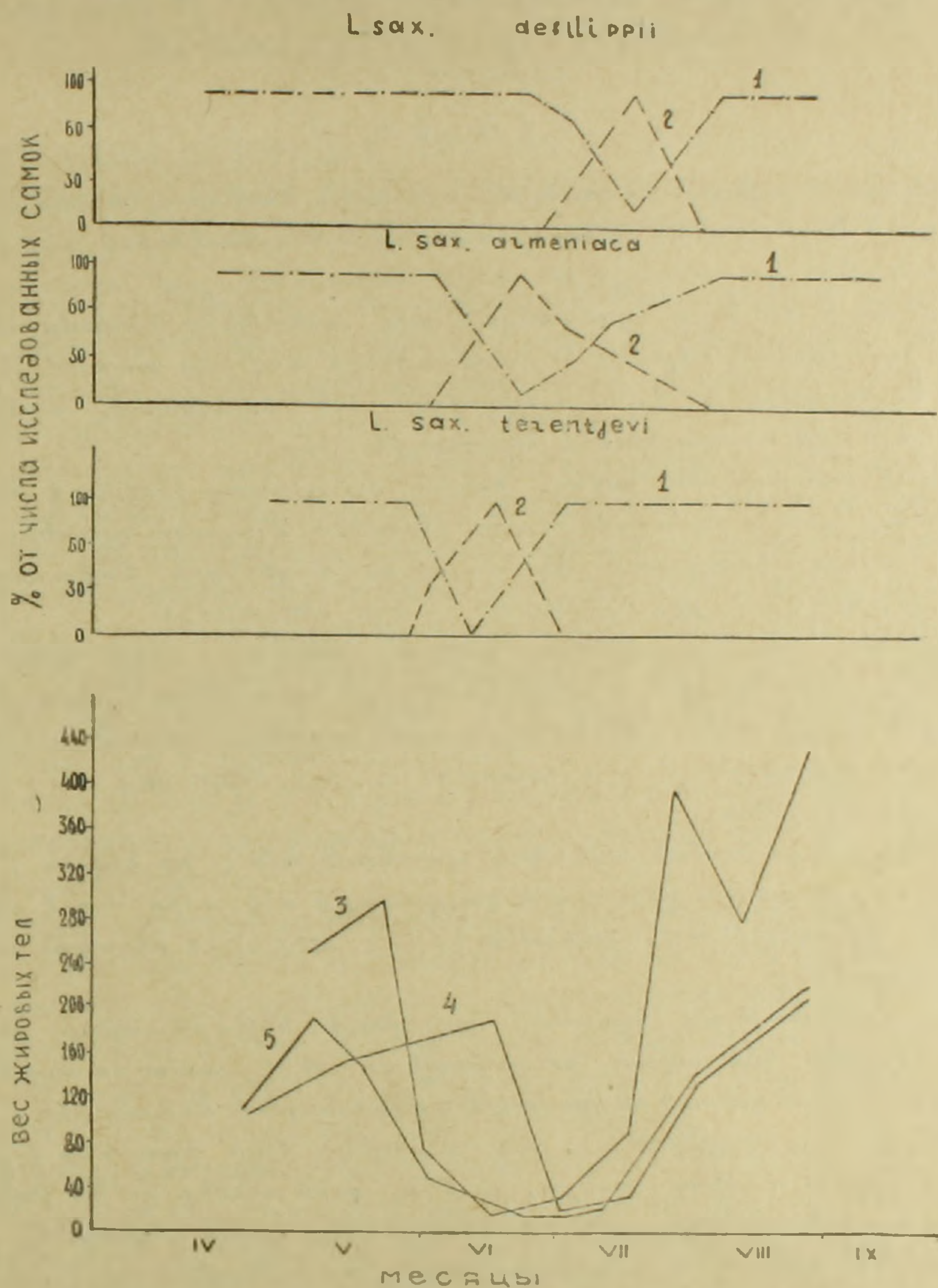


Рис. 3. Сезонные изменения веса жировых тел и степень развития яичников у самок *L. sax. terentjevi*, *L. sax. armeniaca*, *L. sax. defilippii*. 1. Ооциты в яичниках. 2. Яйца в яйцеводах. Жировые тела: 3. *L. sax. terentjevi*. 4. *L. sax. defilippii*. 5. *L. sax. armeniaca*.

морфного вида в целом. Следует полагать, что и некоторые другие «под-виды» также смогут быть выделены на правах самостоятельных видов.

Ն. Գ. ԴԱՆՏԵԼՅԱՆ

ՀԱՅԱՍՏԱՆՈՒՄ ՏԱՐԱԾՎԱԾ ԺԱՅՌԱՅԻՆ ՄՈՂԵՍՆԵՐԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ՁԵՎԵՐԻ
ՌԵՊՐՈԴՈՒԿՏԻՎ ՄԵԿՈՒՍԱՑՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Կովկասում լայնորեն տարածված ժայռային մողեսը (*Lacerta saxicola* Eversmann) Հայաստանում հանդիպում է վեց ենթատեսակներով: Այդ վեց ենթատեսակներից յուրաքանչյուրն ունի տարածման լավ արտահայտված արեալ: Սակայն մի շարք շրջաններում այդ արեալները մասամբ համընկնում են, որի շնորհիվ հարևան ենթատեսակները տեղ-տեղ ապրում են միասին: Ի. Ս. Դարեսկու և Վ. Ն. Կուլիկովայի [3] տվյալներով, արեալներն այդ համընկնումը առաջացնում է հիբրիդային ձևեր:

Ուսումնասիրության համար որպես ստացիոնար վերցվել է Գեղամա լեռնաշղթայի հյուսիս-արևելյան մասը, Լճաշեն և Չկալովկա գյուղերի շրջակայքում, որտեղ հանդիպում են ժայռային մողեսների ենթատեսակները (*L. sax. terentjevi*, *L. sax. defilippii*, *L. sax. armeniaca*):

Այդ երեք ենթատեսակներից երկուսը՝ երկսեռ *L. sax. terentjevi* և կուսածին *L. sax. armeniaca* զուգավորվելով, առաջացնում են տրիպլոիդ հիբրիդային ստերիլ ձևեր: Իսկ նույն վայրում հանդիպող երկսեռ *L. sax. defilippii* չի զուգավորվում ո՛չ կուսածին *L. sax. armeniaca* և ո՛չ երկսեռ *L. sax. terentjevi* հետ:

Նրանց չզուգավորման հիմնական պատճառն այն է, որ երկսեռ *L. sax. defilippii* մոտ սեռական գոնադների զարգացումը մեկ ամիս հետ է ընկնում երկսեռ *L. sax. terentjevi* և կուսածին *L. sax. armeniaca* սեռական գոնադների զարգացումից:

Ըստ գրականության հավաստի տվյալների, ենթատեսակները բնորոշվում են միմյանց հետ ազատ զուգավորվելու ձևեր տալու հատկությամբ: Մեր կողմից ուսումնասիրած ռեպրոդուկտիվ մեկուսացման մեխանիզմը *L. sax. defilippii*, *L. sax. terentjevi* և *L. sax. armeniaca* միջև՝ իրավունք է տալիս բավարար հիմքեր ունենալ ասելու, որ մենք գործ ունենք ոչ թե ենթատեսակների, այլ երկու ինքնուրույն տեսակների հետ, որոնք բավականին պարզ տարբերվում են նաև իրենց մորֆոլոգիական հատկություններով [1, 6]:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Даревский И. С. Зоолог. сб. Зоол. ин-та АН АрмССР, вып. 10, 1957.
2. Даревский И. С. Зоолог. журнал, т. 39, вып. 8, 1960.
3. Даревский И. С. и Куликова В. Н. Цитология, том. 4, 1962.
4. Даревский И. С. и Куликова В. Н. ДАН СССР, т. 158, 1,
5. D a r e w s k i I. S. und K u l i k o w a W. N. Zool. lb. Syst. Bd. 89, S. 119—176 1961.
6. Добровольская Г. Применение математических методов зрения зоолога, III, 70—74, 1964.
7. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога, Москва, 1947.
8. Терентьев П. В. Герпетология, ст. 225, 1961.