



Томский государственный университет

# ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

Том 2

*Материалы II Международной конференции  
«Проблема вида и видообразование»  
г. Томск, 24–26 октября 2001 г.*

Томск 2002

**ПЕРСПЕКТИВНЫЙ ПОДХОД К ПРОБЛЕМЕ  
СТАБИЛЬНОСТИ КАРИОТИПА: СТРУКТУРА  
ХРОСОМ ДВУПОЛЫХ И ОДНОПОЛЫХ ВИДОВ  
ЯЩЕРИЦ СЕМЕЙСТВА LACERTIDAE  
(АЛЛО-СИМПАТРИЧЕСКОЕ И СЕТЧАТОЕ  
ВИДООБРАЗОВАНИЕ)**

<sup>1</sup>Л.А. Куприянова, <sup>2</sup>Г. Одиерна

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, 199034, г. Санкт Петербург

E-mail: Vladimir@vz8122.spb.edu

<sup>2</sup>Неаполитанский Университет «Фредерико II», 80134, г. Неаполь

E-mail: Odierna@dgbm.unina.it

Семейство *Lacertidae* рассматривается многими исследователями как пример кариологически консервативного семейства ящериц. Некоторые авторы полагают, что единообразие числа хромосом и структуры кариотипа [ $2n = 38 A$  (acrocentric) хромосом,  $NF$  (число плеч) = 38] у большинства представителей разных родов свидетельствуют в пользу соответствия этих данных модели канализированной хромосомной эволюции [1]. Эта гипотеза об «оптимальном» кариотипе в адаптивной зоне была выдвинута в 1979 г. У. Бикхамом и Р. Бейкером [2]. Авторы настоящей работы высказывали мнение, что сохранение «оптимального» кариотипа, в особенности в разных филогенетических линиях, может быть связано со структурной организацией самих хромосом [3–5]. Последнее предположение совпадает с правилом ортоселекции и представлениями о роли структурно-функциональной организации ядра и эволюционных преобразований хромосом [6–8].

В данной работе мы не будем подробно останавливаться на кариологической ситуации в пределах всего указанного семейства. Однако считаем необходимым напомнить, что к настоящему времени среди лацертид обнаружены группы видов, в которых наблюдаются интенсивные преобразования «оптимального» кариотипа. Так, например, в группах *Lacerta parva* – *L. fraasia* и *L. bonnali* – *L. aurelioi* авторами установлено уменьшение числа хромосом соответственно числу центромер с 38 до 26–24 и формирование крупных метацентрических (V) хромосом в результате серии транслокаций Робертсоновского типа [9–11]. Для дальнейшего обсуждения важно подчеркнуть, что число плеч и, следовательно, теломер остается при этом неизменным ( $NF=38$ ).

В настоящее время группа *L. parva-fraasia* выделена зоологами в самостоятельный подрод *Parvilacerta* [12] и *L. bonnali* – *L. aurelioi* – в подрод *Iberolacerta* [13].

Авторами были проведены также многолетние цитогенетические исследования другого представителя рода *Lacerta* – живородящей ящерицы *L. (Zootoca) vivipara*. Этот сложный в систематическом отношении вид выделен недавно герпетологами в самостоятельный род *Zootoca* [14]. В итоге удалось выяснить, что в пределах вида при сохранении числа хромосом и структуры кариотипа, близкой к «оптимальной» [ $2n=$  (самец) 36A/36A (самка);  $2n=$  (самец) 36A/35A (самка);  $NF=36/35$ ], наблюдаются всплеск геномной и хромосомной изменчивости и вариабельность половых хромосом ( $ZW$  и  $Z_1Z_2W$  системы). Этот процесс сопровождается появлением новых хромосомных форм и подвида с определенными ареалами [3, 15–19]. Таким образом, было продемонстрировано, что вид представляет собой сложную группу – «комплекс живородящей ящерицы». В ходе эволюции комплекса в пределах неизменных чисел хромосом и «оптимальной» структуры кариотипа происходят интенсивные хромосомные преобразования.

Кроме того, дифференциальное (С-окрашивание хромосом) показало, что этот процесс часто сопровождается резким увеличением массы конститутивного гетерохроматина в ауто- и половых акроцентрических хромосомах продвинутой яйцезивородящей формы комплекса [ $2n =$  (самец) 36A/35A (самка),  $Z_1Z_2W$  система]. В пределах последней обнаружено несколько ранее неизвестных хромосомных форм, которые обладают широким ареалом.

В противоположность этому анцестральные яйцекладущие формы характеризуются малым количеством хромосомных форм с очень ограниченным ареалом и низким количеством конститутивного гетерохроматина в кариотипе [20–22]. Очевидно, что в ходе эволюции хромосом анцестральной яйцекладущей формы существовал принципиально важный этап – внезапная резкая амплификация высокоповторяющихся последовательностей ДНК С-гетерохроматина акроцентрических ауто- и половых хромосом «оптимального» кариотипа. Это изменение в массе гетерохроматина имело решающее значение в адаптивной эволюции особей и сопряжено с появлением яйцезиворождения. Кроме того, увеличение массы конститутивного гетерохроматина привело к дестабилизации генома и всплеску хромосомной изменчивости в «оптимальном» кариотипе живородящей формы. Этот процесс сопровождался формированием нескольких новых хромосомных форм и подвида.

Итак, вся совокупность фактов свидетельствует, что в пределах этого комплекса при сходстве основных характеристик «оптимального» кариотипа ( $2n$ ,  $NF$ , морфологии хромосом) наблюдаются различия в структуре его хромосом, в системе, типе и структуре половых хромосом. Значит, можно допус-

тить, что увеличение массы конститутивного гетерохроматина в хромосомах является одним из факторов, связанным с дестабилизацией генома и, как следствие, всплеском геномной и хромосомной изменчивости на первых этапах формо- и подвидообразования в процессе алло-, симпатрического видообразования *L. (Z.) vivipara*.

Цитогенетическое изучение Л.А. Куприяновой другой группы рода *Lacerta* – кавказских скальных ящериц, традиционно называемых «комплекс *Lacerta saxicola*», также привело к неожиданным открытиям и позволило высказать ряд предположений относительно эволюции кариотипов. В настоящее время этот комплекс выделен в самостоятельный подрод *Caucasilacerta* [12], или род *Darevskia* [13].

Специальный интерес к группе был вызван еще одним обстоятельством – в ней были открыты первые среди позвоночных животных партеногенетические виды [23, 24]. В результате исследований этого комплекса впервые цитогенетически было доказано гибридное происхождение однополых видов и подтверждена гипотеза сетчатого (гибридогенного) видообразования позвоночных животных [25–27].

Показано, что диплоидные двуполые и однополые виды комплекса *L. saxicola* имеют «оптимальный» кариотип ( $2n = 38 A$ ;  $NF = 38$ ) и вместе с тем характеризуются хромосомными преобразованиями в нем.

В итоге впервые были установлены общие цитогенетические закономерности и механизмы аллопатрического и гибридогенного типов видообразования в комплексе *L. saxicola*, в роде *Lacerta* и других родах семейства. Инверсии, преимущественно парацентрические, реципрокные транслокации между дистальными районами определенных хромосом набора, делеции дистальных районов половой W хромосомы и накопление конститутивного гетерохроматина в проксимальных районах последней являются основными механизмами изменения «оптимального» кариотипа в группе скальных ящериц.

Вместе с тем также впервые были выявлены некоторые цитогенетические особенности нестандартного гибридогенного видообразования: взаимодействие гибридных геномов, их дестабилизация, которая приводит к определенному типу хромосомной изменчивости, «мутациям» и, как следствие, к генетической изменчивости и формированию новых однополых клонов [3, 25–29]. Некоторые нарушения сходны с эффектами mei-мутаций, нарушающих мейоз у гибридных растений, и мейотических аномалий оплодотворения у человека [28, 30]. Все вместе это может способствовать становлению валидных диплоидных гибридных однополых видов.

Исходя из общих эволюционных тенденций хромосомных преобразований кариотипов, которые были показаны в «комплексе живородящей ящери-

цы» *L. (Z.) vivipara* (в семействе *Lacertidae* в целом) можно было предположить, что в хромосомах гибридных однополых видов «комплекса *L. saxicola*» присутствуют большие C-блоки. Увеличение массы конститутивного гетерохроматина в их «оптимальном» кариотипе приводит к дестабилизации их гибридных геномов и всплеску мутаций.

Предпринятое всестороннее изучение этого комплекса позволило открыть некоторые закономерности возникновения гибридных форм, становления партеногенетических видов и сделать ряд важных сопоставлений по многим параметрам. Так, аллозимный анализ и анализ ядерной ДНК продемонстрировали, что семь однополых видов произошли в результате гибридизации нескольких (4) обоеполых видов [31–35]. Оказалось, что последние относят к разнымкладам рода, именно к двум из трех установленных клад (1-я – клада *rudis*; 3-я – клада *caucasica*) [33, 35]. Анализ митохондриальной ДНК партеноформ и их родительских видов позволил уточнить материнские и отцовские таксоны: первые принадлежат кладе *caucasica*, тогда как последние всегда относятся к кладе *rudis* [36].

В свою очередь цитогенетический анализ четко показал, что кариотипы изученных представителей трех клад отличаются по морфологии половых хромосом. Их видовой состав, исходя из данных анализа митохондриальной и ядерной ДНК, несколько варьирует. Авторы приводят построение, представленное группой Морфи [35] (рис. 1). Согласно нашим цитогенетическим исследованиям, одно обстоятельство остается всегда неизменным – самки материнских родительских видов имеют в кариотипе гетероморфные половые  $ZW_1$ -хромосомы. Редуцированная половая  $W_1$ -хромосома содержит большой блок прицентромерного конститутивного гетерохроматина (эволюционно продвинутый тип половых хромосом для рода *Lacerta* и других родов семейства). Размер этой  $W_1$ -хромосомы может меняться от мелкой макрохромосомы ( $W_1$ ) до микрохромосомы ( $w_1$ ). Использование данного признака кариотипа (тип  $W_1 w_1$ ) оказалось очень ценным для исследований, так как в сложных ситуациях позволяло определить или подтвердить конкретную популяцию материнского вида для гибридной партеноформы (например, Егегнадзорская популяция *L. raddei* с  $ZW_1$  типом хромосом для партеновида *L. rostombekovi* также с  $ZW_1$ ).

Самки отцовских родительских видов, в отличие от материнских, наоборот, характеризуются нередуцированной W-хромосомой и гомоморфными половыми  $ZW$ -хромосомами (мелкие макрохромосомы, примитивный тип половой W-хромосомы для многих филогенетических линий семейства).

Однако W-хромосома всегда гетерохроматинизирована, она имеет крупный C-блок [25–29]. Установленные особенности формирования однополых

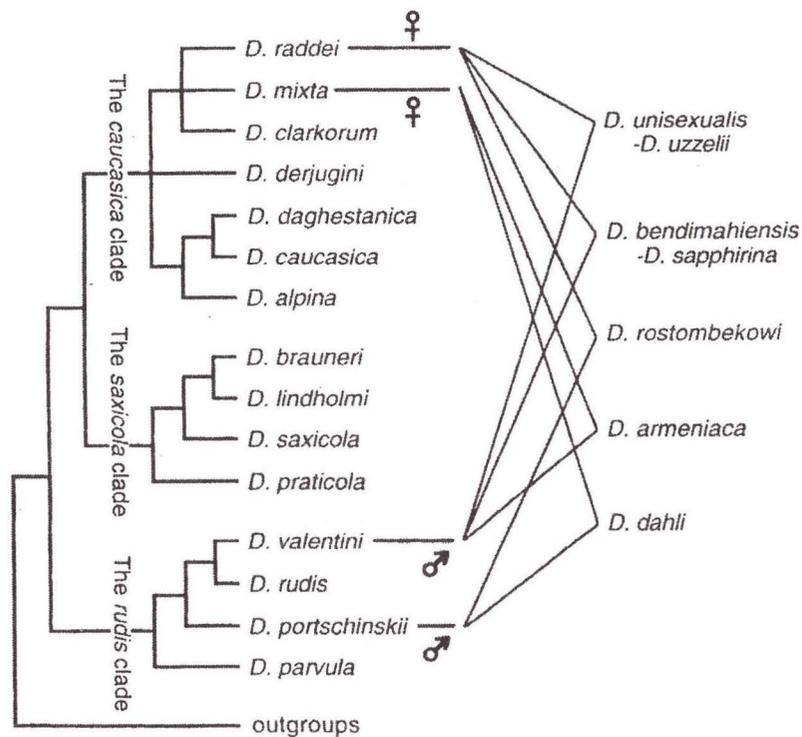


Рис. 1. Филогенетические ограничения происхождения однополых видов рода *Lacerta* [35]. Слева – филогенетическое древо рода, справа – родительские виды пяти гипотетических групп однополых видов

видов кавказских скальных ящериц могут быть обусловлены несколькими причинами, которые не составляют предмет дискуссии настоящей статьи. Более детально они обсуждались в предшествующих публикациях [28, 35, 37]. Одно из возможных предположений, высказанное исходя из цитогенетического анализа, касалось типа половых ZW-хромосом и генов, локализованных в половой W-хромосоме и/или сцепленных с полоопределяющими генами. Было допущено, что половые хромосомы могут быть одним из филогенетических факторов, ограничивающих успешное гибридогенное видообразование в этой группе [28, 35].

Проверка высказанных предположений о возможной эволюционной роли половых хромосом и массы конститутивного гетерохроматина в изменчивос-

ти структуры хромосом и стабилизации «оптимального» кариотипа двуполых и однополых видов лацертид представляла специальную задачу. Поэтому следующий этап работы состоял в изучении ряда признаков кариотипов ранее неизученных двуполых таксонов, которые также отнесены к установленным трем кладам комплекса *L. saxicola* группы скальных видов и группы наземных видов рода *Lacerta*. В первую очередь это касалось системы половых хромосом, размера и структуры половой W-хромосомы. У однополых гибридных видов было необходимо выяснить структуру ауто- и половых хромосом: размер (массу) и локализацию конститутивного гетерохроматина и состав семейств высокоповторяющихся последовательностей ДНК в них.

Еще одна из задач работы заключалась в сравнительном анализе интересующих нас признаков «оптимальных» кариотипов видов из разных филогенетических ветвей семейства. Прежде всего это касалось представителей комплекса *L. saxicola* (сетчатое видообразование) и комплекса *L. vivipara* (аллосимпатрическое видообразование).

#### Материал и методы

В настоящей работе представлены результаты цитогенетического анализа кариотипов трех двуполых видов и одного подвида группы скальных ящериц (1), а также одного представителя группы наземных видов (2) рода *Lacerta*. 1-я группа – *Lacerta caucasica* (9 экземпляров, Россия, предгорье Эльбруса), *L. lindholmi* (*L. s. lindholmi*) (10 экземпляров, Украина, Севастополь), *L. rudis* (3 экземпляра, Грузия, Ахалдаба), *L. saxicola darevskii* (5 экземпляров, Россия, Сочи) и гибридного однополного вида *L. armeniaca* (5 экземпляров, Армения, Дилижан); последний возник при гибридизации материнского *L. mixta* и отцовского *L. valentini* видов. 2-я группа – *L. clorogaster* (4 экземпляра, Азербайджан, Талыш).

Использовали метод получения митотических хромосом клеток соматических тканей с предварительным введением фитогемагглютинина (ФГА, Difco, М) и колхицина [17]; препараты окрашивали красителем Giemsa по стандартной методике и методом С-дифференциальной окраски хромосом. Для выявления цитохимических характеристик хромосом кариотипов применяли комплекс методов дифференциального сравнительного С-окрашивания с последующим окрашиванием хромосом различными красителями: специфичным к АТ парам оснований флуорохромом ДАПИ и к ГЦ парам – хромомиицином А<sub>3</sub> (СМА) – сравнительное С/ДАПИ/СМА окрашивание [21, 22].

## Результаты и обсуждение

Кариологические исследования показали, что все перечисленные виды рода *Lacerta*, включая комплекс *L. saxicola*, характеризуются «оптимальным» для семейства хромосомным набором  $2n = 38A$ ,  $NF = 38$  и сходной системой половых хромосом (ZW). Вместе с тем оказалось, что, как и ранее изученные таксоны этого комплекса, они отличаются по ряду признаков кариотипа. В первую очередь это относится к типу их половых хромосом.

У двуполых видов *L. lindholmi* и *L. chlorogaster* обнаружены гомоморфные ZW-половые хромосомы, анцестральный тип W-половой хромосомы для обеих групп и рода (рис. 2, а-в).

У *L. rudis* (1-я клад) установлены также гомоморфные ZW-хромосомы, примитивный тип (рис. 2, г). По данному признаку кариотипа *L. rudis* не отличается от других видов этой наиболее обособленной клады, *L. valentini* и *L. portschinskii*.

Самки *L. caucasica* (3-я клад) имеют в своем кариотипе гетероморфные ZW<sub>1</sub> половые хромосомы. W<sub>1</sub>-хромосома отнесена к мелкой макрохромосоме набора, появившейся в результате делеции дистальных районов крупной W-хромосомы (продвинутый тип W<sub>1</sub> половой хромосомы) (рис. 3, в).

В кариотипе самок *L. s. darevskii* (2-я клад) также присутствуют гетероморфные половые Z w<sub>1</sub>-хромосомы. w<sub>1</sub>-хромосома представлена микрохромосомой, возникшей за счет делеции дистального конца W-хромосомы (продвинутый тип w<sub>1</sub> половой хромосомы).

У всех пяти таксонов W-хромосома гетерохроматинизирована и имеет сплошной или большой С-блок, который расположен в прицентромерном районе (рис. 2, в; 3, б).

С-сегменты разной величины имеются также в большинстве прицентромерных, реже – в теломерных районах акроцентрических аутосом всех видов (рис. 2, в; 3, б).

В кариотипе партеногенетических самок *L. armeniaca* (как и у самок материнского вида *L. mixta*) обнаружены гетероморфные ZW<sub>1</sub> половые хромосомы. W<sub>1</sub>-хромосома несет большой прицентромерный С-блок, аутосомы – незначительные С-блоки в прицентромерных и теломерных районах (рис. 3, б).

Все факты совпадают с предшествующими цитогенетическими исследованиями других видов комплекса *L. saxicola* [25–29].

Таким образом, кариологический анализ свидетельствует, что изученные однополые и двуполые виды комплекса *L. saxicola* различаются по некоторым признакам кариотипа, они характеризуются определенным типом половых хромосом: клад *rudis* – примитивный тип W-хромосомы; более близкие

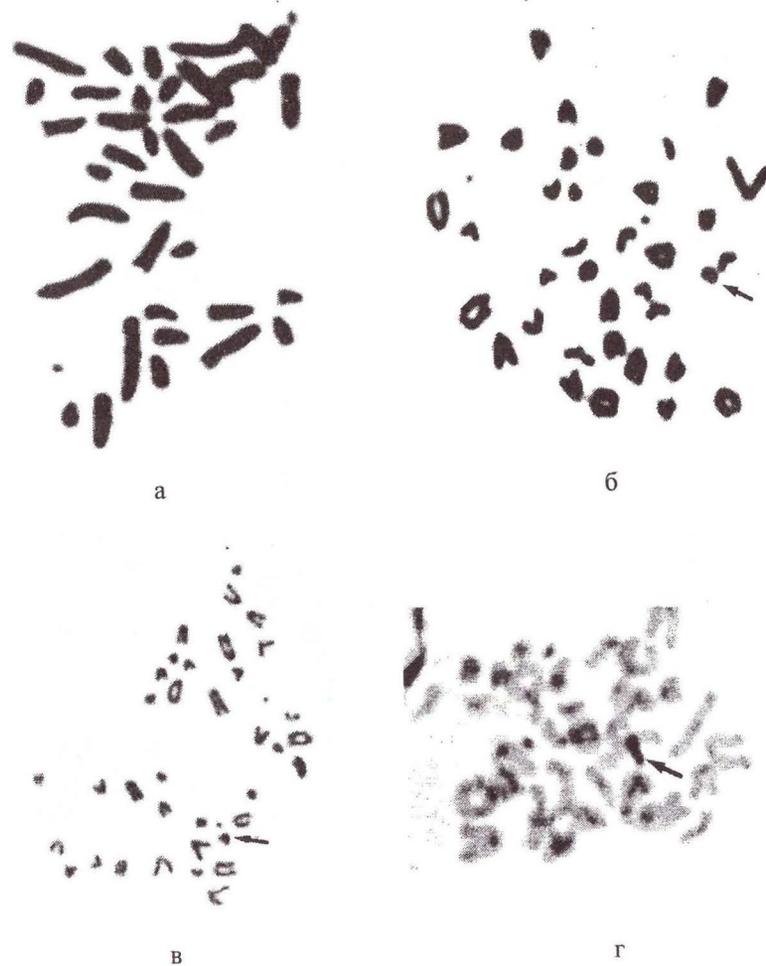


Рис. 2. Метафазные пластинки клеток крови и кишечника двуполых видов рода *Lacerta* (Darevskia): а, б, г – стандартное окрашивание Giemsa; в – С-метод дифференциального окрашивания.

а, б – *L. lindholmi*, а – самка, б – самец;  $2n = 38A$ ,  $NF = 38$ , ZW – половые хромосомы.

в – *L. chlorogaster*, самка;  $2n = 38A$ ,  $NF = 38$ , ZW – половые хромосомы, W – полностью гетерохроматинизирована, крупный блок С-гетерохроматина.

г – *L. rudis*, самка;  $2n = 38A$ ,  $NF = 38$ , ZW – половые хромосомы.

Стрелки указывают на W-половые хромосомы. Об. 100х; ок. 10х

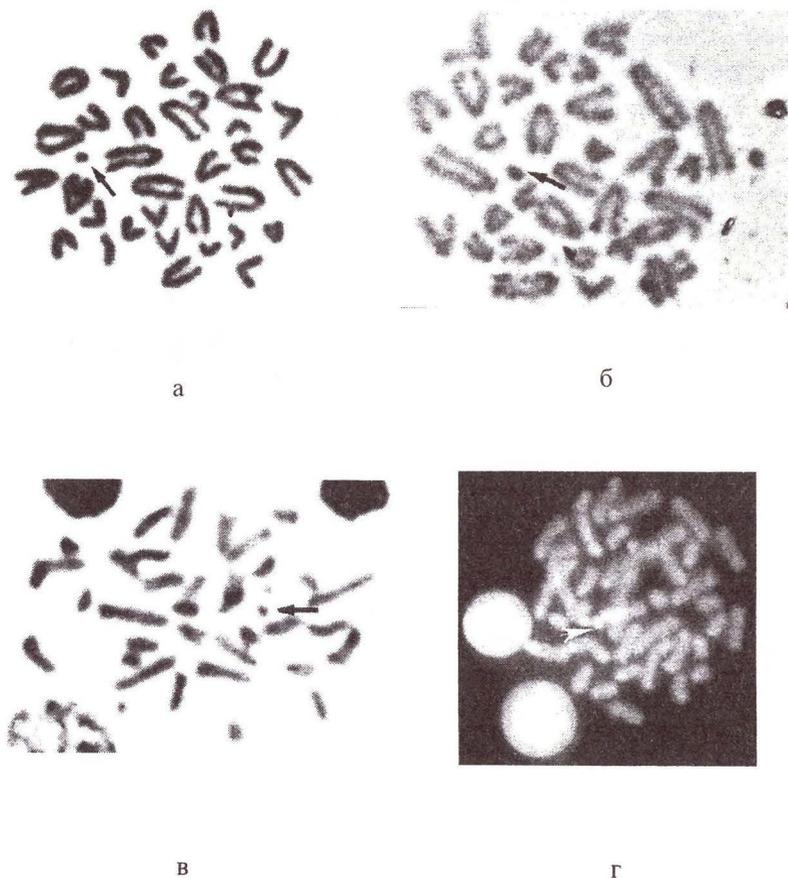


Рис. 3. Метафазные пластинки клеток крови двуполого (1) и однополого (2) видов рода *Lacerta* (Darevskia): а, в – стандартное окрашивание Giemsa; б – С-метод дифференциального окрашивания; г – С-исчерченность гетерохроматина после окрашивания А-Т специфичными флуорохромами (ДАПИ).

в – *L. caucasica*, самка;  $2n = 38 A$ ,  $NF = 38$ ,  $ZW_1$  – половые хромосомы.

а, б, г – *L. armeniaca*, самка;  $2n = 38 A$ ,  $NF = 38$ ,  $ZW_1$  – половые хромосомы.  $W_1$  имеет крупный блок С-гетерохроматина.

Стрелки указывают на  $W_1$ -половые хромосомы. Об. 100х; ок. 10х

продвинутые клады *saxicola* и *caucasica* – межвидовой изменчивостью: анцестральные виды имеют W-хромосому, тогда как эволюционно более молодые виды –  $W_1$ -хромосому. *L. s. darevskii* и *L. lindholmi* (*L. s. lindholmi*), например, различаются по структуре половых хромосом, что кариологически подтверждает самостоятельность последнего и его раннее отделение от группы *L. saxicola*.

Все результаты сопоставимы с данными изучения филогении этого комплекса, основанного на аллозимном анализе 25–30 белковых локусов и анализе последовательностей митохондриального гена цитохрома b [32, 33]. Итак, признаки кариотипа наряду с другими могут служить одним из критериев при определении родственных взаимоотношений и возможных путей видообразования.

*L. caucasica*, как и ранее изученный материнский вид сестринской группы *L. mixta*, обладает продвинутым типом половой  $W_1$ -хромосомы. Следовательно, не только факт наличия  $W_1$ -хромосомы определяет успех межвидовой гибридизации и гибридогенного видообразования в комплексе.

Важно подчеркнуть, что согласно данным аллозимного анализа все представители трех клад комплекса и разные межвидовые природные гибриды между ними характеризуются сходным уровнем гетерозиготности локусов на особь (Н) [35]. Вместе с тем, как известно, гибридизация нескольких (4) видов двух из трех клад привела к появлению однополых таксонов. Эти факты трудно объяснить с точки зрения балансовой теории возникновения однополости, предложенной С. Моритцем с соавт. [38]. Однако они согласуются с предположением Л.А. Куприяновой о некоторых факторах, ограничивающих возникновение однополого способа размножения [28, 35]. Почему при сетчатом видообразовании однополых форм в комплексе *L. saxicola* родительские виды филогенетически ограничены? Данные аллозимного анализа всех представителей комплекса позволили сделать вывод о том, что не общая гетерозиготность по локусам сама по себе, а наилучшее сочетание генов (адаптивные блоки генов) и взаимодействие между аллелями разных генов являются наиболее существенными факторами в становлении однополости в этом комплексе [28].

Результаты настоящей работы также согласуются с высказанным мнением. Блоки генов, локализованные в половых хромосомах и/или сцепленные с полоопределяющими генами, и цитотип материнского вида (*L. mixta*) могут способствовать успешной гибридизации и становлению гибридного однополого таксона *L. armeniaca*.

Изучение структуры хромосом *L. armeniaca* методом дифференциального С-окрашивания, наоборот, не подтвердило нашего предположения о нали-

чии в них больших С-сегментов. Неожиданно в аутосомах последнего были найдены только мелкие С-сегменты, которые находились в прицентромерных и реже – в теломерных районах, но в редуцированной половой  $W_1$ -хромосоме всегда располагался крупный прицентромерный С-блок (рис. 3, б).

Предшествующие исследования обнаружили крупные С-сегменты в аутосомах *L. s. darevskii* [29] и более мелкие С-блоки в большинстве аутохромосом *L. caucasica*, *L. valentini* и *L. clorogaster* (рис. 2, в).

Таким образом, сопоставление видов разных групп рода и в пределах одного комплекса *L. saxicola* по данным признакам вновь не демонстрирует стабильности «оптимального» кариотипа.

Помимо этого сравнительное С/ДАПИ/СМА-окрашивание хромосом гибридного *L. armeniaca* выявило различия в составе семейств ДНК прицентромерных и теломерных участков С-гетерохроматина. С-блоки первых районов окрашиваются ДАПИ и состоят из А-Т повторов, тогда как С-блоки последних – хромомиицином  $A_3$  и содержат Г-Ц пары. Сходные характеристики структуры хромосом были обнаружены у всех 6 обнаруженных форм и подвида комплекса *L. (Z.) vivipara* и у представителей других филогенетических линий семейства (роды *Lacerta s. str.*, *Pedioplanis*, *Podarcis*) [4, 21, Куприянова, Каприглиоле, Одиерна, неопубликованные данные]. Центромерные, теломерные и Ag-NOR (ядрышкообразующие районы, ЯОР) С-блоки акроцентрических хромосом характеризуются консерватизмом входящих в их состав последовательностей ДНК.

Как отмечено ранее, у вида *L. vivipara* процесс эволюции был связан с резкой амплификацией последовательностей ДНК С-гетерохроматиновых участков, появлением яйцекливеторождения, преобразованиями (инверсиями) в половых и аутохромосомах, что сопровождалось образованием нескольких форм и подвида. Следовательно, с одной стороны, быстрое (сальтационное) увеличение количества копий высокоповторяющихся последовательностей ДНК можно рассматривать как фактор, способствующий дестабилизации генома, последующему преобразованию хромосом и тем самым ускорению темпов кариотипической эволюции и процессу формо- и подвидообразования. С другой стороны, сохраняя множественные межхроматидные связи до анафазы [39], материал крупных С-блоков может являться одним из факторов, играющим важную роль в снижении хиазмообразования и в сохранении интегрированности генома в целом.

Однако в кариотипах гибридных видов комплекса *L. saxicola* не обнаружено крупных С-сегментов. Таким образом, указанный механизм (амплификация ДНК) имеет большее значение при алло-/симпатрическом формо- и видообразовании. При сетчатой эволюции существенную роль играет другой

механизм – эпистатическое взаимодействие гибридных геномов. Нарушение этого взаимодействия может приводить к возникновению новых генетических комбинаций, «мутаций» определенного типа и появлению новых клонов. Все перечисленные механизмы могут ускорить темпы хромосомных преобразований гибридных геномов, что имеет большое значение на первых этапах формирования гибридных клонов и видов.

Итак, результаты комплексного исследования свидетельствуют, что ключевую роль в процессе дестабилизации генома при сетчатом видообразовании играет не амплификация высокоповторяющихся последовательностей ДНК, а межвидовая и межрасовая гибридизация, которые могут приводить к хромосомным изменениям гибридных геномов, по-видимому, к активной мобилизации МЭ, перестройкам генома и их быстрой фиксации за счет однополости. Масса конститутивного гетерохроматина в кариотипе гибридного партеногенетического вида при этом не велика и не увеличивается.

Однако, как показано нами, в «оптимальных» кариотипах представителей разных филогенетических ветвей семейства *Lacertidae* в С-блоках гетерохроматина присутствуют определенные повторы ДНК: А-Т пары в прицентромерных районах и Г-Ц пары – в теломерных и AgNOR-блоках. Такая структура акроцентрических хромосом может способствовать локализации и взаимодействию хромосом, правильной ориентации и сегрегации бивалентов и, как следствие, стабильности ядра и структуры «оптимального» кариотипа. Последнее обстоятельство особенно важно для взаимодействия гибридных геномов и их нормального функционирования при сетчатом видообразовании. Эта структура хромосом может обеспечить оптимальную структурно-функциональную организацию гибридного ядра, его интеграцию, облегчая эпистатическое взаимодействие за счет оптимального расположения гомеологов и сохраняя тем самым адаптивные блоки генов.

Состав фракций ДНК С-гетерохроматина можно рассматривать как один из факторов, играющий важную роль в поддержании структуры «оптимального» кариотипа и потому имеющий принципиальное значение. Полученные данные могут служить подтверждением гипотез о значении структуры хромосом и структурно-функциональной организации ядра в эволюции кариотипа [6–8].

Вместе с тем наши результаты демонстрируют только частичную эволюционную стабильность основных характеристик «оптимального» кариотипа лацертид. Хромосомные перестройки сопровождают процесс алло-/симпатрического и гибридогенного видообразования, что противоречит каналлизированной модели хромосомной эволюции [2]. Однако механизмы хромосомных преобразований имеют большое значение в ходе эволюционных преобразований кари-

отипа лацертид. Амплификация высокоповторяющихся последовательностей ДНК С-гетерохроматина прицентромерных и теломерных районов хромосом, реципрокные транслокации между теломерными (дистальными) районами ЯО-хромосом, тандемные слияния и делеции (часто половых хромосом) образуют общие механизмы обновления ДНК в эволюции их генома. Парацентрические инверсии также часто отмечены у лацертид, они позволяют сохранить морфологию хромосом и тем самым общую структуру их кариотипа ( $2n$ ; NF). Вместе с тем они изменяют локализацию хиазм и, как следствие, могут привести к разрыву блоков генов и формированию новых блоков. Эволюционным следствием всей сложной реорганизации генома может выступать разный тип формо- и видообразования (алло-/симпатрический – в комплексе *L. (Z.) vivipara*, гибридогенный – в комплексе *L. saxicola*).

### Заключение

Таким образом, полученные факты демонстрируют значительную изменчивость хромосом по ряду признаков «оптимальных» кариотипов лацертид, что противоречит модели канализированной хромосомной эволюции. В ходе алло-/симпатрического видообразования увеличение массы конститутивного гетерохроматина (за счет механизма амплификации) может дестабилизировать геном, что приводит к перестройкам в определенных хромосомах и в итоге, к появлению нескольких новых хромосомных форм и подвидов в комплексе *L. (Z.) vivipara*. При сетчатом видообразовании ключевую роль в дестабилизации генома играет эффект межвидовой гибридизации, в результате чего нарушаются взаимодействие и интегрированность геномов. Однако в обоих случаях число и морфология аутохромосом и общая структура «оптимального» кариотипа сохраняются неизменными ( $2n = 38A$ , NF = 38).

Результаты настоящей работы свидетельствуют о сходстве структуры акроцентрических хромосом у представителей разных филогенетических линий семейства *Lacertidae*. Конститутивный С-гетерохроматин прицентромерных районов большинства ауто- и половых хромосом состоит из А-Т пар повторов, тогда как в теломерных районах аутохромосом он представлен Г-Ц парами. Согласно представлениям некоторых авторов, А-Т повторы могут препятствовать контакту (и обмену) хромосом в ядре [40]. Следовательно, структура акроцентрических хромосом у лацертид обеспечивает стабильность их морфологии и структуры кариотипа в целом при разных типах видообразования.

Таким образом, полученные данные подтверждают предположение [3, 5] о том, что С-гетерохроматин и специфические последовательности ДНК этих

районов играют особую роль в эволюции кариотипа. Структура хромосом, с одной стороны, может способствовать их перестройкам, а с другой – быть ответственной за сохранение структурно-функциональной организации (интеграции) ядра и в итоге – за консервативность «оптимального» кариотипа лацертидных ящериц.

Эта особенность акроцентрических аутохромосом; локализация определенных повторов ДНК в прицентромерно/теломерных районах может иметь принципиальное значение как при алло-/симпатрических формообразовательных процессах, так и в ходе сетчатой эволюции лацертид при трансформации многочисленных природных гибридных форм в партеногенетические клоны и виды. В обоих случаях такая структура хромосом способствует правильной ориентации и взаимодействию гомологичных и гомеологичных хромосом, формированию и снижению числа хиазм и правильной ориентации и сегрегации бивалентов и разного типа гибридных комбинаций. Следствием перечисленных событий может являться стабильность ядра и консервативность общей структуры кариотипа.

Как известно, закономерности эволюции ауто- и половых хромосом различаются. Для семейства *Lacertidae* показана гетерохроматинизация половой W-хромосомы, сопровождающаяся амплификацией А-Т обогащенной ДНК прицентромерных районов, что часто приводит к перестройкам в ней, т.е. к делеции теломерных Г-Ц обогащенных блоков и прилежащих районов. Последнее обстоятельство становится особенно важным для понимания возможной роли половых хромосом в успешной межвидовой гибридизации, поскольку обнаружено, что в ходе сетчатой эволюции гибридных форм происходит отбор определенных генетических комбинаций (адаптивных клонов). Этот процесс затрагивает все хромосомы кариотипа, включая половые. Молекулярно-цитологические исследования половых хромосом представителей комплекса *L. saxicola* позволят выяснить генетическую основу филогенетических ограничений возникновения однополых видов лацертид.

Резюмируя вышесказанное, можно сделать следующие выводы:

1. В пределах «оптимальных» кариотипов видов семейства *Lacertidae* наблюдаются интенсивные преобразования хромосом.
2. Единообразие чисел хромосом и стабильность кариотипа связаны с особой структурой акроцентрических хромосом.
3. Структура половых хромосом играет важную роль в сетчатом видообразовании однополых видов семейства.
4. Разные характеристики хромосом (масса С-гетерохроматина, состав фракций ДНК последнего) вносят различный вклад в их изменчивость/стабильность и эволюцию кариотипа.

В дальнейших экспериментах авторы планируют сопоставить закономерности цитохимической неоднородности хромосом разных видов. Изучение молекулярных и структурных особенностей хромосом «оптимальных» карิโอ типов во многих филогенетических линиях семейства *Lacertidae* и в других семействах ящериц может помочь в разрешении вопросов о роли хромосомных преобразований в процессе видообразования, о стабильности кариотипа и других актуальных проблем эволюции.

Работа частично финансировалась за счет гранта Российского фонда фундаментальных исследований (№ 04-48611), ГНТП «Приоритетные направления генетики», Общеввропейского научного фонда CNRS, PICS программа (№ ВО: 400002) и научного фонда Неаполитанского Университета «Федерико II».

Авторы выражают благодарность И.С. Даревскому и М.Д. Голубовскому за консультации и внимание к работе, А.В. Трофимову и С.Н. Литвинчуку – за предоставление и помощь в сборе материала, Р.А. Пасынковой и Rafaela Gigantino – за оказанную помощь при выполнении экспериментов.

#### Литература

- Olmo E. A. Reptilia // Animal Cytogenetics. Vol. 4. Chordata 3 / Ed. John B. Berlin, Stuttgart: Gebruder Borntraeger. 1986.
- Bickham J., Baker R. Canalization model of chromosomal evolution // Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 1979. Vol. 13. P. 70–84.
- Куприянова Л.А. О возможных путях эволюции кариотипа ящериц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1986. Т. 157. С. 86–100.
- Olmo E., Odierna G., Capriglione T. The karyology of Mediterranean lacertid lizards // Lacertids of the Mediterranean region. Alicante: Hellenik Zool. Soc., 1993. P. 61–84.
- Куприянова Л.А. Structure, localization and stability of chromosomes in karyotype evolution in lizards of the Lacertidae family // Russ. J. Herp. 1994. Vol. 1, № 2. P. 161–168.
- White M.J. Chain processes in chromosomal speciation // Syst. Zool. 1978. Vol. 27, № 3. P. 285–298.
- White M. J. Karyotypes and meiosis of the Morabine grasshoppers IY. The genus *Geckomima* // Aust. J. Zool. 1982. Vol. 30, № 5. P. 1027–1934.
- Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск: Новосиб. ун-т, 1993. 108 с.
- Куприянова Л. А. Особенности кариотипа и положение в системе ящерицы *Lacerta parva* // Цитология. 1981. Т. 23, № 4. С. 440–447.
- Odierna G., Olmo E., Caputo V. et al. Karyological affinity between *Lacerta fraasii* Lehm, 1910 and *Lacerta parva* Boulenger, 1887 // Amphibia-Reptilia. 1995. Vol. 16, № 3. P. 293–297.
- Odierna G., Aprea G., Arribas O. et al. The Karyotype of the Iberian rock lizards // Herpetologica. 1996. Vol. 52, № 4. P. 542–550.
- Harris D., Arnold E. Thomas R. Relationships of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology // Proc. R. Soc. Lond. 1998. Vol. 265. P. 1939–1948.
- Arribas O.J. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and near east (*Archaolacerta* Mertens, 1921, *Sensu Lato*) and their relationships among the Eurasian // Russ. J. Herp. 1999. Vol. 6, № 1. P. 1–22.
- Mayer W., Bischoff W. Beitrage zur taxonomischen Revision der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae), Teil I: *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* und *Teira* als eigenstandige Gattungen // Salamandra, Rheinbach. 1996. Vol. 32. P. 163–170.
- Chevalier M., Dufaure J., Lecher P. Cytogenetic study of *Lacerta* (*Lacertidae*, *Reptilia*) with particular reference to sex chromosomes // Genetica. 1979. Vol. 50, № 1. P. 11–18.
- Kupriyanova L. Cytogenetic studies in lacertid lizards // Cytogenetics of Amphibians and Reptiles / Ed E. Olmo. Basel: Birkhauser Verlag, 1990. P. 242–245.
- Куприянова Л.А., Руди Е.Р. Межпопуляционный сравнительно-карнологический анализ живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 6. С. 93–101.
- Odierna G., Kupriyanova L., Capriglione T. et al. Evolution of sex chromosomes in lacertid lizards // Amphibia-Reptilia. 1993. Vol. 14, № 1. P. 1–11.
- Kupriyanova L., Andren C., Nilson G. Distribution of different chromosomal forms of *Lacerta vivipara* in the Baltic Sea Basin // Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. 1995. Vol. 71. P. 96–98.
- Kupriyanova L., Bohme W. New data on distribution of different forms of *Zootoca vivipara* in eastern and western Europe: chromosomal analysis // Herpetologia Bonnensis / Eds Bohme W., Bischoff W., Zibgler T. Bonn: Soc. Europaea Herp., 1997. P. 199–206.
- Odierna G., Aprea G., Capriglione T. et al. Progressive differentiation of the W sex-chromosome between oviparous and viviparous populations of *Zootoca vivipara* (*Reptilia*, *Lacertidae*) // Ital. J. Zool. 1998. Vol. 65. P. 295–302.
- Odierna G., Heulin B., Guillaume C. et al. Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* // Ecozoography. 2001. Vol. 24. P. 332–340.
- Даревский И.С. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann // ДАН. 1958. Т. 122. С. 730–732.
- Darevsky I., Kupriyanova L., Uzzell T. Partenogenesis in reptiles // Biology of the Reptilia / Ed. Gans C. New York: Wiley and Sons, 1985. P. 412–526.
- Kupriyanova L.A. Cytogenetic evidence on genome interaction in hybrid *Lacerta* // Bull. N.Y. Museum. Albany. 1989. Vol. 466. P. 236–239.
- Kupriyanova L.A. Diversity in parthenogenetic lacertid lizards: cytogenetic studies // Proc. 6th Ord. Gen. Meet. SEH. Budapest. 1992. P. 241–245.
- Куприянова Л.А. Некоторые цитогенетические закономерности сетчатого видообразования однополых и обоеполых видов ящериц (*Reptilia*, *Lacertidae*) и других групп позвоночных животных // Цитология. 1997. Т. 39, № 12. С. 1089–1108.
- Куприянова Л.А. Генетическое разнообразие гибридных однополых видов и форм рода *Lacerta (Lacertidae, Reptilia)*: его возможные цитогенетические механизмы, цитогенетика мейоза природных полиплоидных форм // Цитология. 1999. Т. 41, № 12. С. 1038–1047.
- Kupriyanova L.A. Structure, localization and stability of chromosomes in karyotype evolution in lizards of the Lacertidae family // Russ. J. Herp. 1994. Vol. 1, № 2. С. 161–168.
- Golubovsky M.D. Parental familiar twinning: hypothesis and genetic/medical implications // Twin Research. 2002. Vol. 6, № 2. P. 1–12.
- Азел Т., Даревский И.С. Доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов кавказских скальных ящериц рода *Lacerta* // Журн. общей биологии. 1974. Т. 35, № 4. С. 553–561.
- MacCulloch R., Murphy R., Kupriyanova L. et al. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca* // Genome. 1995. Vol. 38. P. 1057–1060.
- Murphy R., Darevsky I., MacCulloch R. et al. Evolution of the bisexual species of caucasian rock lizards: a phylogenetic evaluation of allozyme data // Russ. J. Herp. 1996. Vol. 3. P. 18–31.
- Grechko V., Ryabinin D., Fedorova L. et al. Parentage of Caucasian parthenogenetic rock lizard species (*Lacerta*) as revealed by restriction endonuclease analysis of highly repetitive DNA // Amphibia-Reptilia. 1997. Vol. 18, № 4. P. 407–418.

35. Murphy R., Fu J., MacCulloch R. et al. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // Zool. J. Linn. Soc. 2000. Vol. 130. P. 527–549.
36. Moritz C., Uzzell T., Spolsky C. et al. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // Genetica. 1992. Vol. 87. P. 53–62.
37. Даревский И.С. Проблемы ретикулярной эволюции у позвоночных // Материалы Международной конференции к 275-летию Академии наук. СПб., 1999. Т. 1. С. 169–180.
38. Moritz C., Brown W., Densmore L. et al. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (*Teiidae*) and *Heteronotia* (*Gekkonidae*) // Bull. N.Y. Museum. Albany. 1989. Vol. 466. P. 87–112.
39. Maguire M.P. Sister chromatid cohesiveness: vital function, obscure mechanism // Biochem. Cell. Biol. 1990. Vol. 68. P. 1231–1242.
40. Mayr B., Schweizer D., Geber G. NOR activity, heterochromatin differentiation and Robertsonian polymorphism in *Sus scrofa* L. // J. Hered. 1984. Vol. 75. P. 79–80.