

УДК 591.151:598.113.6

А. В. Яблоков, А. С. Баранов, А. С. Розанов

РЕКОНСТРУКЦИЯ МИКРОФИЛОГЕНЕЗА ВИДА (НА ПРИМЕРЕ ИЗУЧЕНИЯ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ — *LAGERTA AGILIS*)

Растущая необходимость управления судьбой природных популяций разных видов и, в перспективе, управления микроэволюционным процессом в целом, делает в наши дни особенно актуальным изучение закономерностей микроэволюции. Важной составной частью комплексного микроэволюционного исследования является реконструкция микрофилогенеза вида.

Микрофилогенез — происхождение отдельных популяций и их групп внутри ареала вида, история формирования пространственной генетической структуры вида. Реконструкция микрофилогенеза включает установление исторического взаимоотношения отдельных групп популяций и может служить базой для углубленного изучения микросистематики и микроэволюции.

В некоторых (крайне редких) случаях микрофилогенез вида может быть восстановлен с высокой степенью достоверности, на основании расшифровки последовательности хромосомных инверсий. Классическим примером такого рода много лет остается работа американских исследователей по микрофилогенезу комплекса видов *Drosophila pseudoobscura* — *persimilis* (Dobzhansky, 1951).

В общем случае реконструкция микрофилогенеза становится возможной также после того, как выяснены основные черты феноеографии вида и восстановлена история становления его ареала. Для этого кроме данных современной феноеографии и систематики необходимо использование данных четвертичной палеогеографии. К сожалению, пока работ в области реконструкции микрофилогенеза видов очень мало.

В результате комплексных работ по изучению прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) получены данные, на основании которых предпринята попытка реконструкции микрофилогенеза этого вида.

Материалом для настоящей работы послужил анализ феноеографических данных по прыткой ящерице, основанный на коллекционных сборах отечественных и зарубежных музеев и коллекций ИБР АН СССР им. Н. К. Кольцова (13 668 экз., из 135 точек ареала).

Метод, примененный для реконструкции микрофилогенеза, состоит в последовательном описании ареала и его возможной истории и сопоставление этих палеогеографических данных с данными по феноеографии и микросистематике вида.

Прыткая ящерица представляет собой эвритопный вид, обитающий в пределах степной и лесостепной зон. Большая часть ареала располагается в лесостепной зоне, хотя на севере она захватывает частично и лесную зону (где прыткая ящерица обитает совместно с типично лесной формой — *L. vivipara*), а на юге — практически всю зону степей и некоторые высокогорные (до 2000—2200 м н.у.м.) районы Альп, Кавказа, Тянь-Шаня. На юге ареала прыткая ящерица часто обитает совместно с рядом других видов этого обширного рода (*Lacerta viridis*,

L. strigata, *L. saxicola*, *L. taurica*, *L. trilineata*, *L. derjugini*), хорошо различаясь лишь биотопической прирученностью.

В целом современная прыткая ящерица — житель степной и лесостепной зон, самый массовый и наиболее широко распространенный вид рептилий Евразии. Все это позволяет предположить, что и на протяжении большей части своей истории прыткая ящерица как вид должна была быть связана с мезофитными биотопами умеренного климата.

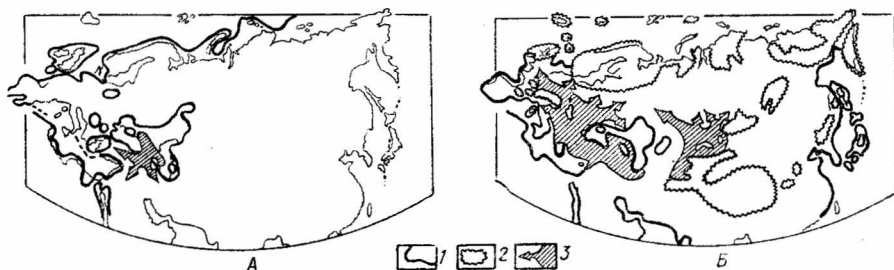


Рис. 1. Палеогеография Евразии и возможные этапы формирования ареала прыткой ящерицы (по Сеницину, 1962; Герасимову, 1964; Чеботаревой, 1977):

А — очертания суши в плиоцене (5–7 млн. лет назад); Б — очертания суши и границы ледникового покрова около 50–65 тыс. лет назад (вюрм); 1 — граница суши и моря; 2 — граница ледников; 3 — предполагаемое направление распространения ящериц.

Палеонтологические находки рода *Lacerta* известны из эоценовых отложений Западной Европы и с верхнего миоцена из Северного Кавказа и Южного Урала (р. Белая) (Даревский и др., 1976). Палеогеография эоцена и миоцена Евразии изучена недостаточно подробно, равно как и систематика вымерших форм этой группы ящериц. Поэтому пока можно лишь утверждать, что уже около 30 млн. лет назад территория современной Европы была заселена ящерицами этого рода. В последующие эпохи, и особенно в четвертичном периоде, большие пространства территории Евразии неоднократно покрывались ледниковым покровом, менялись границы морских и внутренних водоемов, менялся и климат больших регионов.

Мы исходим из гипотезы, что прыткая ящерица как вид возникла на Северном Кавказе (Даревский и др., 1976). В позднем миоцене — раннем плиоцене (около 10 млн. лет назад) прыткая ящерица возникает на Кавказе, одном из крупных центров видообразования палеарктической фауны (рис. 1). Возможно, само возникновение этого вида было вызвано грандиозным процессом остепнения Евразии и замены тропических лесов на степь и лесостепь на огромных пространствах от Монголии до Центральной Европы.

История ареала

В верхнем плиоцене Кавказ получает широкую связь с Русской платформой и, таким образом, прыткая ящерица могла из района Прикаспийской низменности начать распространение на запад и восток (Даревский и др., 1976). Другим возможным путем распространения мог быть южный. По побережью Черного и Каспийского морей, по низким горам, покрытым мезофитной растительностью, ящерица могла распространиться на Балканы и далее в Карпаты через возникавший неоднократно Босфорский перешеек. По Иранскому нагорью она могла достичь менее высоких тогда предгорий Памиро-Алая и Тянь-Шаня. Так

могли образоваться соответственно Балкано-Карпатский и Средне-Азиатский центры распространения вида с расположенным между ними Кавказско-Малоазиатским центром (рис. 1, А, Б). Эти центры в период максимального наступления ледников в ригиссе (около 200 тыс. лет назад) должны были оказаться ледниковыми рефугиумами, из них затем начиналось вторичное распространение вида в границы современного ареала. Огромную роль при этом должны были играть наступления

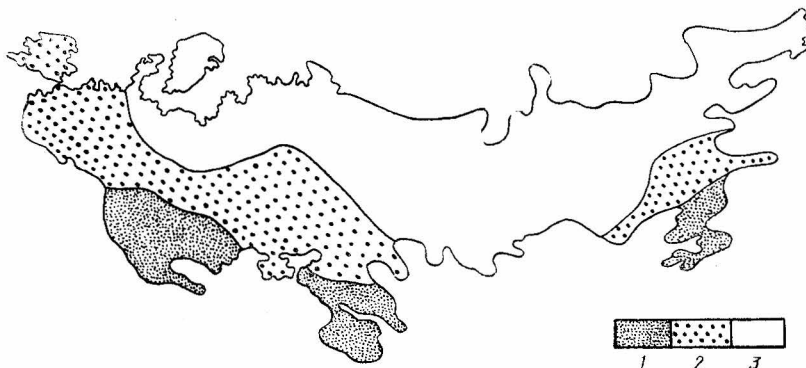


Рис. 2. Предполагаемые границы между древнейшими (более 100 тыс. лет — 1), средней древности (50 тыс. лет — 2) и молодыми (около 10 тыс. лет — 3) частями ареала (современного) прыткой ящерицы.

и отступления ледников (которых, как известно, за последние 200—250 тыс. лет на территории Евразии насчитывается не менее семи) и трансгрессии и регрессии моря, достигавшие весьма значительных масштабов: десятки метров выше и ниже современного уровня океана (Зубков, 1975).

В этой далеко еще не ясной в деталях картине развития четвертичных ландшафтов Евразии можно выделить некоторые бесспорные события. Неоднократно происходили похолодания и надвигания с севера ледников (южный край ледника в период днепровского оледенения доходил до нижнего течения Днепра и Дона). В эти периоды максимального оледенения заметно увеличивался также ледовый покров на Кавказе, Альпах, Пиринеях, горах Центральной Азии, и понижался уровень Мирового океана.

Связь бассейна Средиземного моря с Мировым океаном прерывалась на очень значительные периоды (сотни тысяч лет). В течение этого периода уровень Средиземного моря в результате внутренних тектонических движений поднимался и опускался на многие десятки метров, видимо, не всегда синхронно с изменением уровня Мирового океана.

Неоднократно возникала связь между Черным и Каспийским морями, а само Каспийское море на протяжении длительного периода занимало всю Прикаспийскую низменность, доходя на севере до Камышина и, возможно, соединяясь на востоке с Аральским морем.

Все это приводило к тому, что в районе Восточно-Европейской равнины подходящие для существования прыткой ящерицы условия были сравнительно кратковременными и ареал вида здесь должен был неоднократно прерываться, а окончательное заселение этого региона должно было быть сравнительно поздним, не более 30—50 тыс. лет назад. Еще более поздним должно было быть заселение прибалтийской части ареала, окончательно освободившейся от ледникового покрова лишь около 10—12 тыс. лет назад (Чеботарева, 1977).

Сравнение первой и второй гипотез путей первоначального распределения вида (по югу или по северу) показывает, что обе эти гипотезы предполагают существование среднечетвертичных ледниковых рефугиумов вида в районе Балкан и Кавказа. Эти части современного ареала можно считать наиболее древними (порядка не менее нескольких сотен тысяч лет — рис. 2). Среднеевропейская часть ареала от Южной Англии до Донских степей может считаться средней по возрасту (порядка не более 100 тыс. лет), и северная часть ареала в пределах Европы — самой молодой (порядка 10—15 тыс. лет). Относительно азиатской части ареала возможны по крайней мере два решения: если подтвердится гипотеза южного расселения, то тогда Балхаш-Зайсанский рефугиум может быть древностью порядка 200—300 тыс. лет, если же справедлива гипотеза северокаспийского расселения, тогда юго-восточная часть ареала должна считаться очень молодой (порядка нескольких десятков тысяч лет). На востоке ареала, несомненно, сравнительно молодыми являются все высокогорные участки ареала в Тянь-Шане (окрестности оз. Иссык-Куль), Джунгарском Алатау, Тарбагатае и на Алтае, а также группы уральских популяций и популяций севера Западной Сибири.

Связь феногеографии, систематики и истории ареала

Состояние наших знаний в области палеогеографии и палеоклиматологии не позволяет однозначно решить вопрос о выборе той или иной гипотезы становления ареала и расшифровки на этой основе обнаруженных феногеографических границ. Не может ли феногеография пролить свет на неясные вопросы становления ареала?

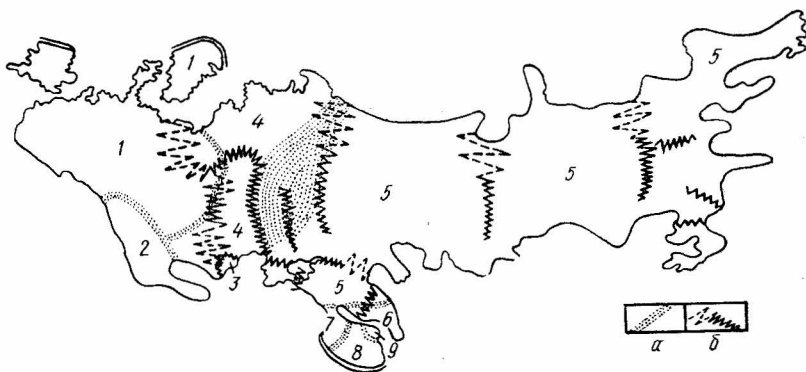


Рис. 3. Сопоставление зон резкого перепада частот фенотипов (б) и границ (а) традиционно выделяемых подвидов (1—9) на современном ареале прыткой ящерицы.

Первый шаг в решении этой проблемы — сопоставление обнаруженных нами ранее (Яблоков и др., 1980) пограничных фенетических зон и данных по становлению ареала (рис. 2, 3). Обе древние части ареала оказываются частично отделенными пограничными фенетическими зонами: Карпато-Балканская зона ограничена с севера и востока (на западе этой зоны материал по сравнению популяций отсутствует); Кавказская часть отделена от остальной части ареала мощной зоной, идущей по Кумо-Маньчской впадине. Пограничные зоны, идущие по Балтийской гряде Средне-Русской возвышенности, возможно, совпадают с положением окраин ледового покрова в период великих оледенений, и тем самым могут маркировать зоны разной древности ареала. Таким образом, ока-

зывается, что какая-то часть обнаруженных фенетических границ близко совпадает с выделенными независимо районами разной древности ареала.

Сопоставление полученных феногеографических данных с распространением подвидов прыткой ящерицы (рис. 3) показывает, с одной стороны, совпадение некоторых фенетических пограничных зон с зонами подвидовых границ (например, в Центральной Европе границы между *L. agilis agilis* и *L. a. chersonensis* и, главное, широкой зоны интерградации между *L. a. chersonensis* и *L. a. exigua* на Восточно-Европейской равнине). С другой стороны, феногеографическое подразделение ареала оказывается значительно сложнее, чем принятое ныне подвидовое: ареалы свех крупных подвидов оказываются фенетически крайне неоднородными и по фенам окраски, и по ряду классических систематических признаков, отдельные группы популяций прыткой ящерицы как будто бы заслуживают ранга выше подвидового. Ситуация усложняется тем обстоятельством, что известны переходные формы предположительно гибридного происхождения между *L. agilis* и *L. strigata* в Дагестане и, возможно, в Армении. Возможность гибридизации *L. agilis* и *L. trilineata* была доказана и экспериментально (Bishoff, 1973).

В то же время феногеографические данные, позволившие определить древние участки ареала по концентрации некоторых из фенов (которые встречаются только в этих частях), свидетельствуют о том, что эти фены более древние по своему происхождению чем те, которые встречаются в более молодых частях ареала.

Заключение

Все это вместе взятое — с одной стороны, значительная внутривидовая дифференцировка прыткой ящерицы и, с другой стороны, наличие переходных форм с некоторыми соседними видами рода позволяет вновь поставить вопрос о том, что формальная таксономия в данном случае не вполне адекватна существующей в природе ситуации. Внутри принимаемого систематикой вида «*Lacerta agilis*» возможно наличие некоторых форм, приближающихся к видовому рангу (условно можно назвать их «потенциальными видами»). В целом с некоторыми другими видами обширного рода *Lacerta* возможно, образуют своего рода круг форм («*grassenkrise*»), связанных между собой в большей степени, чем остальные виды этого рода. Еще раз отметим, что пока вопрос о таксономическом положении отдельных групп популяций прыткой ящерицы ставится здесь в самой предварительной форме, и до обработки всего имеющегося материала по нескольким сотням признаков-маркеров для всех 135 изученных популяций в пределах ареала вида было бы преждевременным делать какие-либо таксономические выводы.

SUMMARY

The paper deals with interpretation of the notion "microphylogenesis reconstruction" and conditions ensuring a relative reliability of the latter. A consistent description of the *Lacerta agilis* area of distribution and its probable history as well as comparison of these data with those on phenogeography and microtaxonomy of the species permitted the history of formation of the recent *L. agilis* area of distribution to be reconstructed. It gave reasons to raise the question on imperfection of the now adopted intraspecies taxonomy of *L. agilis*.

Даревский И. С., Шербак Н. Н., Петерс Г. Систематика и внутривидовая структура.— В кн.: Прыткая ящерица. Монографическое описание вида / Под ред. А. В. Яблокова.— М., 1976, с. 53—95.

- Изменения уровня моря в плейстоцене / Под ред. Зубакова В. А.—Л.: Изд. Георг. о-ва СССР, 1975.
- Синицын В. М. Палеогеография Евразии.—М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы / Под ред. Чеботаревой Н. С.—М.: Наука, 1977.
- Физико-географический атлас мира / Под ред. Герасимова И. П.—М., 1964, карты №№ 14—15, 84, 104, 199 (четвертичный период).
- Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Географическая изменчивость неметрических признаков окраски прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*).—Вестн. зоол., 1981, № 2, с. 14—21.
- Bischoff W. Lacertenbastarde. II.—Zool. Garden N. F., 43, N 5.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 2nd ed.—New York, 1951.

Институт биологии развития АН СССР,
Научно-исследовательский
вычислительный центр АН СССР

Поступила в редакцию
20.II 1979 г.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА» В 1981 г. ВЫПУСТИТ В СВЕТ:

Маркевич А. П., Татарко К. И.

**РУССКО-УКРАИНСКО-ЛАТИНСКИЙ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ.
ТЕРМИНОЛОГИЯ И НОМЕНКЛАТУРА.**

— Киев: Наук. думка, 1981 (IV кв.). — Рус., укр., латинск. — 50 л. — 7 р. 50 к. 5000 экз.

Словарь состоит из двух частей. В первой — терминологической — приведено более 12 тыс. терминов из разных областей зоологии: систематики, морфологии, эмбриологии, гистологии, цитологии, физиологии, паразитологии, генетики. Представлены также общезоологические термины и некоторые термины смежных наук (зоотехнии, биохимии и т. п.). Вторая — номенклатурная — содержит более 7 тыс. различных систематических названий животных: видов, родов, семейств и других таксономических единиц. Приведены украинский и латинский указатели.

Для зоологов, преподавателей и студентов биологических факультетов.

Предварительные заказы на эту книгу принимают все магазины книготоргов, магазины «Книга-почтой» и «Академкнига».

Просим пользоваться услугами магазинов-опорных пунктов издательства: Дома книги — магазина № 200 (340048, Донецк-48, ул. Артема, 147а), магазина «Книжный мир» (310003, Харьков-3 пл. Советской Украины, 2/2), магазина научно-технической книги № 19 (290006, Львов-6, пл. Рынок, 10), магазина «Техническая книга» (270001, Одесса-1, ул. Ленина, 17) и магазина издательства «Наукова думка» (252001, Киев-1, ул. Кирова, 4). Магазины во Львове, Одессе и Киеве высылают книги иногородним заказчикам наложенным платежом.