

ISSN 0032-874X

З ПРИРОДА

1982



Замечательные скальные ящерицы

Darevsky, I.S.: Wunderbare Felsenechsen / Wonderful rock lizards

И. С. Даревский



Илья Сергеевич Даревский, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией орнитологии и герпетологии Зоологического института АН СССР, председатель герпетологического комитета научного совета «Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира» АН СССР. Автор большого числа исследований в области систематики, биологии, морфологии, эволюции, зоогеографии, палеонтологии и охраны пресмыкающихся и земноводных отечественной и мировой фауны. Неоднократно публиковался в «Природе».

Сто пятьдесят лет назад известный русский зоолог и путешественник, академик Эдуард Александрович Эверсманн (1794—1860), экскурсируя по Северному Кавказу, обнаружил близ города Кисловодска небольшую неизвестную науке ящерицу и, на правах первооткрывателя, присвоил ей латинское название *Lacerta saxicola*. Буквально это означает «ящерица, живущая на скалах», или проще — скальная ящерица, — название, прочно закрепившееся за этим животным. Сообщая о своей находке в III томе «Записок Московского общества испытателей природы» за 1834 г., Эверсманн едва ли подозревал, что описанная им, внешне ничем не примечательная ящерица стала первым звеном в длинной цепи необычных зоологических открытий, связанных с изучением *Lacerta saxicola* и ряда родственных ей видов, распространенных, как выяснилось позднее, по всему горному Кавказу. Довольно скоро в различных районах Кавказского перешейка и прилежащих территориях Малой Азии и Ирана под разными названиями были описаны еще несколько сходных видов, а к началу нашего века их стало известно уже более десяти. Название, данное Эверсманном, оказалось исключительно точным. На всем протяже-

нии от Закавказья до Дагестана, от Черноморского побережья и до ледников Большого Кавказского хребта едва ли отыщется ущелье, каменная осыпь или нагромождение скал, где не водились бы во множестве эти ящерицы. Острые изогнутые коготки на длинных и тонких пальцах позволяют им с легкостью цепляться за малейшие неровности камня, а заметно уплощенные голова и туловище — укрываться от опасности и непогоды в малейших трещинах и щелях. Строгая привязанность к однотипным скальным участкам обеспечивает этим ящерицам свое «место под солнцем» и позволяет избежать конкуренции с многочисленными кавказскими пресмыкающимися, не приспособленными к жизни на поверхности скал.

Экологическое единообразие скальных ящериц удивительным образом сочетается у них с изменчивостью окраски и особенностей чешуйчатого покрова — числа, формы и расположения щитков и чешуек. Одни виды окрашены одноцветно и скромно и характеризуются большим постоянством морфологических признаков, другие отличаются разнообразием и яркостью расцветки, третьи же сочетают в себе признаки, свойственные одновременно нескольким разным видам.

ТРУДНОСТИ КЛАССИФИКАЦИИ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ

Систематики с удивлением обнаружили, что многочисленные уже известные виды и подвиды далеко не исчерпывают всего многообразия скальных ящериц, наблюдаемого в природе. Изучая объединенную под этим названием группу видов, отечественные и зарубежные герпетологи собрали большие коллекции, составили описания и определительные таблицы и выяснили распространение этих пресмыкающихся, однако все это не дало уверенности в том, что выявлена единственно правильная, сложившаяся в процессе эволюции систематическая схема.

Большое внешнее сходство, обусловленное сходными условиями существования, послужило, видимо, одной из причин того, что многих скальных ящериц, описанных в разное время, стали рассматривать как подвиды одного вида — все той же описанной еще Эверсманном *Lacerta saxicola*. Такое решение вопроса было удобным еще и потому, что более или менее удовлетворительно объясняло существование многочисленных, не поддававшихся в то время точному определению особей, которые априорно рассматривались как переходные между соседними подвидами.

С трудностями классификации столкнулся и я, когда два десятилетия назад впервые приступил к изучению скальных ящериц. Необходимо было пересмотреть основной, как мне казалось, вопрос — видами или подвидами являются описанные к тому времени формы. Эта дилемма — «вид или подвид» — рано или поздно неизбежно встает перед систематиком, приступающим к изучению так называемых полиморфных видов, слагающихся из большого числа географических рас.

Решение ее должно основываться прежде всего на теоретических предпосылках, вытекающих из современной теории вида.

Так, согласно общепринятому генетическому критерию, естественные помеси между самостоятельными видами, как правило, бесплодны. Разные же подвиды, напротив, легко скрещиваются друг с другом, давая плодовитое потомство. Понятно, что проверка этого критерия на скальных ящерицах требовала экспериментальной работы и была сопряжена со значительными трудностями. Кроме того, получение межвидовых гибридов в лаборатории совсем еще не означает, что исследуемые

виды способны скрещиваться в природе. И наоборот — неудачи скрещиваний в лаборатории не говорят об их невозможности в природе.

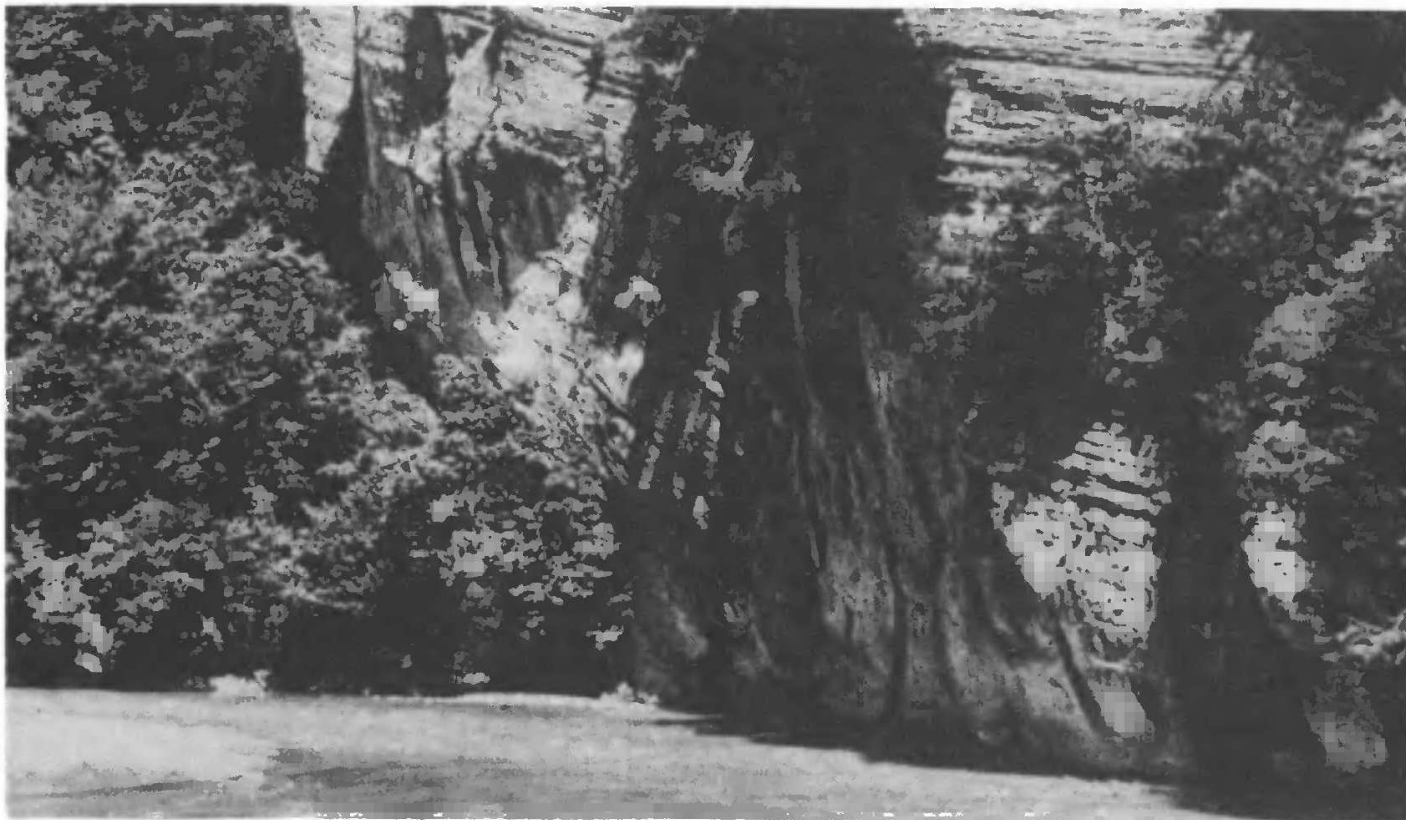
Гораздо проще проверить географический критерий, согласно которому подвиды, в отличие от видов, территориально исключают друг друга, т. е. в любой точке ареала данный вид может быть представлен только одним подвидом. Многолетние полевые исследования в различных районах Кавказа показали, что обитание на более или менее значительном протяжении только одной из известных форм скальных ящериц — скорее исключение, чем правило. В большинстве же случаев ареалы различных форм более или менее значительно совпадают друг с другом, причем в одном географическом пункте нередко бок о бок сосуществуют особи, относимые к двум или даже нескольким «подвидам». Объяснение этому могло быть только одно: вид *Lacerta saxicola* (в понимании прежних авторов) — это искусственно созданная сборная группа, состоящая из нескольких систематически близких видов, часть из которых, в свою очередь, распадается на отдельные подвиды.

При таком несоответствии двух критериев стали понятны и трудности, приводившие в тупик предшествующих исследователей, работавших, как правило, не с живыми животными в природе, а с разрозненными коллекциями ящериц в музеях.

Для получения наиболее полных сведений я постарался по возможности сосредоточить в своих руках все экземпляры скальных ящериц, добытые когда-либо различными зоологами в пределах Кавказа, Крыма, Малой Азии и северного Ирана. Вместе с моими собственными сборами это составило более 5 тыс. особей. Детальное изучение этой коллекции позволило провести четкие морфологические границы между отдельными видами и выявить их географическое распространение в целом по ареалу¹.

Оказалось, что описанная Эверсманном собственно скальная ящерица (*Lacerta saxicola*) встречается только в северо-западных и северных предгорьях Кавказского хребта и в горных районах Крыма. Всю высокогорную зону Кавказа населяют кавказская ящерица (*Lacerta caucasica*), которую на меньших высотах сменяет грузинская ящерица (*Lacerta rudis*), проникающая

¹ Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука, 1967.



Одно из характерных местообитаний скальной ящерицы. Выходы известковых скал в ущелье р. Мзымта в Краснодарском крае.

Здесь и далее фото автора.

по Сурамскому хребту также в Аджарию и соседние районы Турции. Гораздо более сложная картина наблюдается в Закавказье. В Грузии в долине среднего течения Куры и ряда ее притоков обитает куринская ящерица (*Lacerta portschinskii*), которую в западной части республики сменяют обитающие совместно краснобрюхая (*Lacerta parvula*) и аджарская (*Lacerta mixta*) ящерицы. Несколько самостоятельных видов встречаются в Восточном Закавказье. На значительной части Армении и Азербайджана распространена азербайджанская ящерица (*Lacerta gaddei*), в высокогорной зоне хребтов Малого Кавказа — ящерица Валентина (*Lacerta valentini*), а в северной Армении и соседних районах Грузии и Азербайджана — имеющие общий ареал — армянская (*Lacerta armeniaca*), белобрюхая (*Lacerta unisexualis*) и ящерицы Даля (*Lacerta dahli*) и Ростомбекова (*Lacerta rostombekovi*). Большинство перечисленных ящериц приспособлены к жизни на строго определенных высотах над уровнем моря, благодаря чему каждый ландшафтный пояс гор характеризуется своими видами или подвидами.

Если систематику, имеющему дело с мертвыми экземплярами, потерявшими прижизненную окраску, трудно разграни-

чить многочисленные виды скальных ящериц из-за их значительного внешнего сходства, то сами ящерицы легко распознают друг друга, так как самцы и самки разных видов различаются яркой прижизненной окраской нижней стороны тела. Так, у обитающих совместно грузинской и краснобрюхой ящериц нижняя сторона тела желтого цвета — у первой и кирпично-красного — у второй. У кавказской и скальной ящериц брюхо соответственно желтоватое и ярко-оранжевое, у азербайджанской и белобрюхой — желто-зеленое и матово-белое и т. д. За счет различий в окраске особи противоположного пола одного вида легко распознают друг друга при спаривании. Следовательно, такие различия выполняют роль изолирующего механизма, препятствующего межвидовой гибридизации. В случаях же, когда окраска симпатрических видов (видов с общим ареалом) сходна, у них вырабатывается механизм изоляции, основанный на несовпадении сроков созревания половых желез, что надежно исключает гибридизацию.

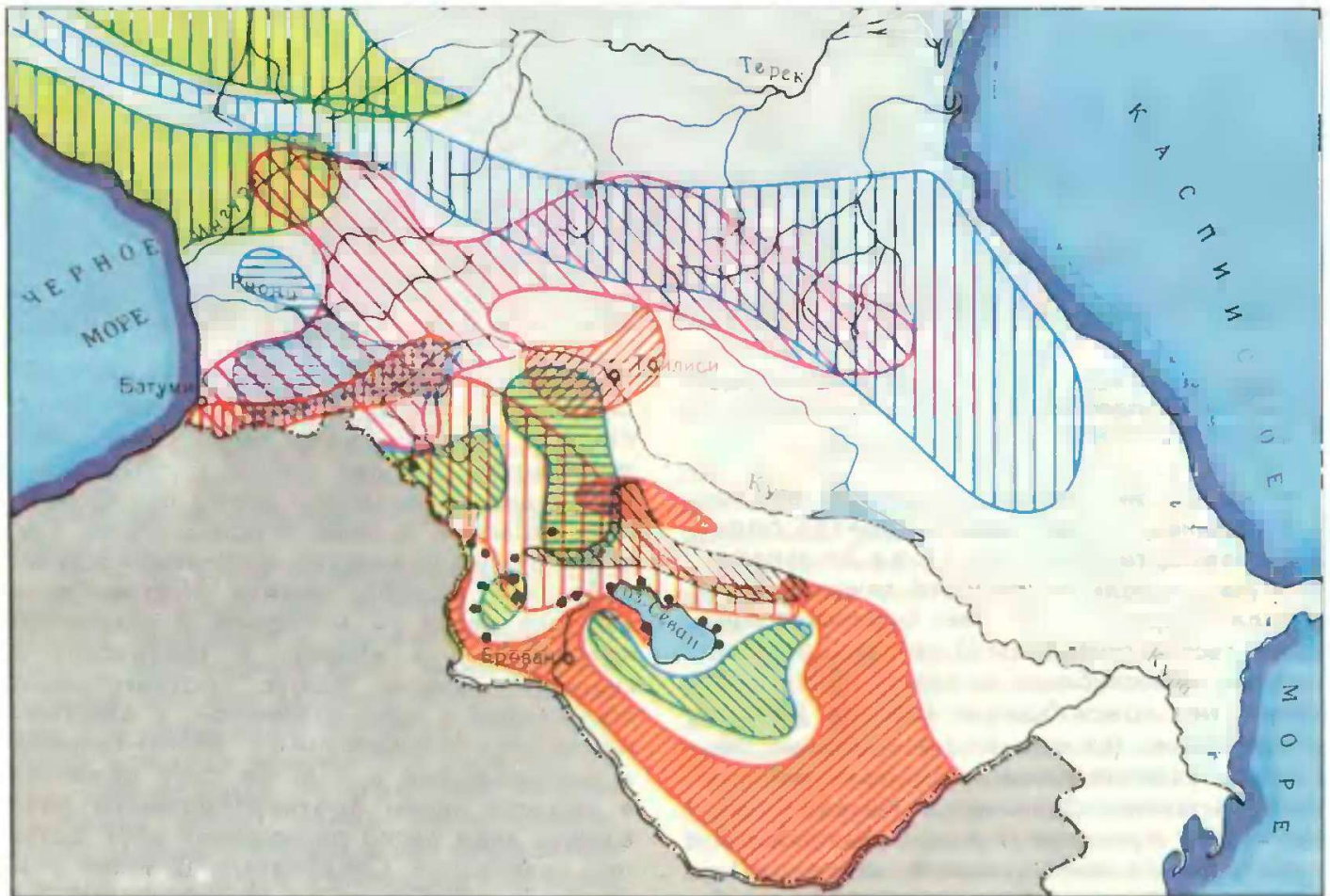
Хотя разделение скальных ящериц на ряд самостоятельных видов и внесло значительную ясность в систематику этих пресмыкающихся, торжествовать было еще рано. Выяснилось, что далеко не все имеющиеся в коллекциях особи могут быть безоговорочно отнесены к одному из 12 перечисленных видов. Все мои казавшиеся поначалу безошибочными построения и оп-

ределительные таблицы по-прежнему рассыпались как карточный домик при попытках распространить их на всю группу ящериц в целом. Решение задачи, как это часто бывает, пришло неожиданно и со стороны, откуда его всего меньше следовало бы ожидать.

СКАЛЬНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ МОГУТ РАЗНОЖАТЬСЯ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИ








Еще в 1936 г. бельгийские зоологи Л. Ланц и О. Цирен, внесшие заметный

вклад в изучение кавказской герпетофауны, обратили внимание на необычное соотношение полов у одной из скальных ящериц, известной сейчас под названием *Lacerta armeniasca* (армянская). Просмотрев более 40 отловленных в Армении экземпляров, они не обнаружили ни одного самца, причем специально предпринятые поиски мужских особей также оказались безрезультатными. Это было достаточно неожиданно, поскольку у всех других известных к тому времени видов ящериц соотношение полов было близким 1:1. Оценив эту особенность



Современные ареалы скальных ящериц в пределах Кавказа. Хорошо видны зоны совмещения ареалов различных видов.

-  Собственно скальная ящерица
-  Кавказская ящерица
-  Грузинская ящерица
-  Аджарская ящерица
-  Краснобрюхая ящерица

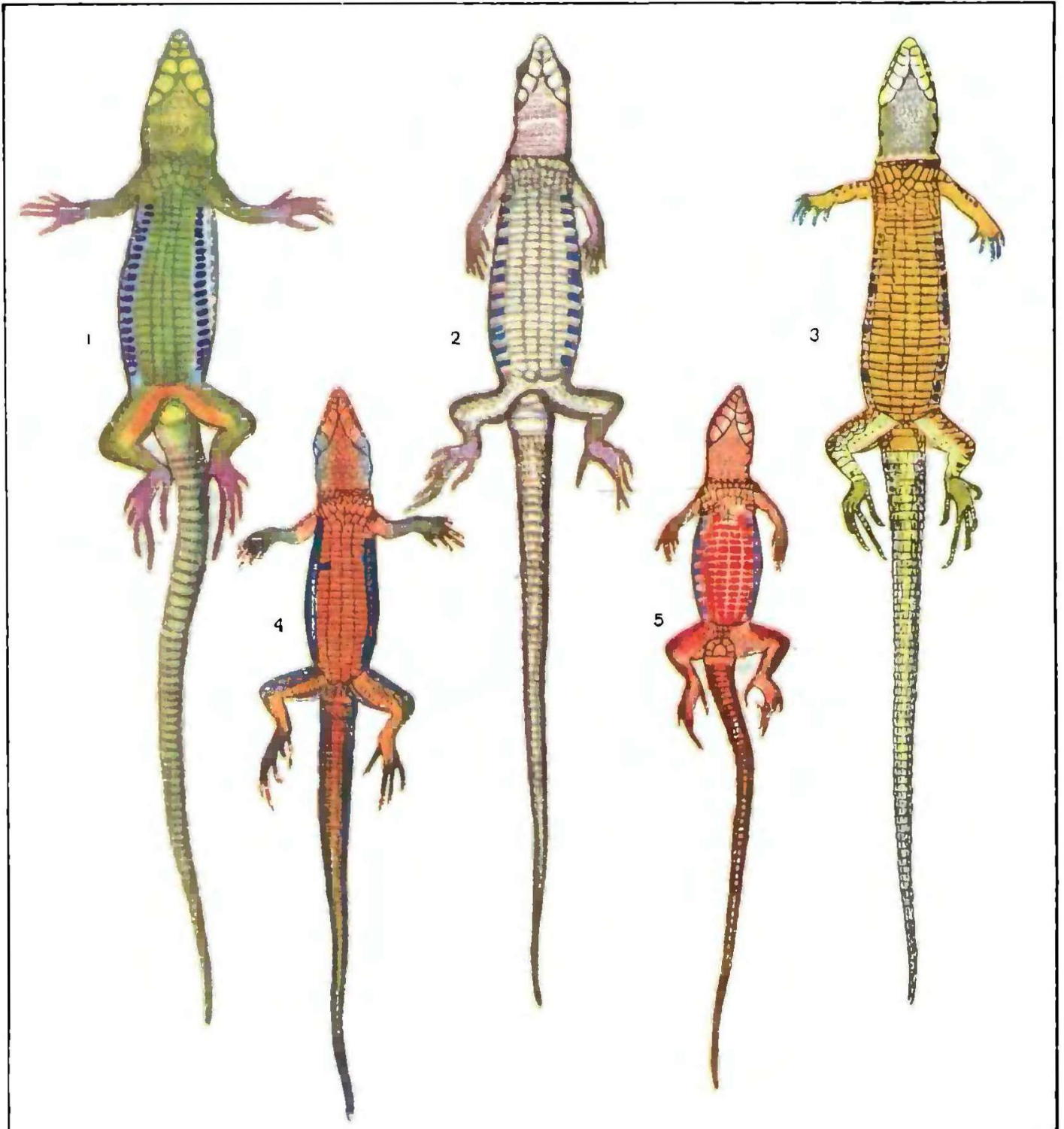
-  Ящерица Валентина
-  Азербайджанская ящерица
-  Куринская ящерица
-  Армянская ящерица
-  Ящерица Далия
-  Ящерица Ростомбекова
-  Основные местонахождения белобрюхой ящерицы

как странную биологическую аномалию, Лантц и Цирен не придали ей серьезного значения, не подозревая, что отсутствие самцов у армянской ящерицы вполне нормально для этого вида и что они столкнулись с совершенно невозможным, как считалось в то время, среди позвоноч-

ных животных естественным однополым размножением, в данном случае — партеногенезом.

При партеногенетическом размножении новые особи развиваются из неоплодотворенных яйцеклеток и в большинстве случаев так же, как и при двуполом размножении имеют двойной набор хромосом, однако в отличие от двуполого размножения наследуют генотип только материнского организма. Этим и объясняется тот факт, что изменчивость морфологических признаков партеногенетических яще-

Прижизненная сигнальная окраска нижней стороны тела некоторых видов скальных ящериц. 1 — азербайджанская ящерица, 2 — белобрюхая ящерица, 3 — ящерица Валентина, 4 — куринская ящерица, 5 — краснобрюхая ящерица.



риц менее резко выражена по сравнению с двуполоыми видами.

Партеногенез — обычное явление у ряда беспозвоночных. Однако в 30-е годы у позвоночных животных он обнаружен не был, и длительное время считалось, что однополое размножение у них невозможно. Правда, наука располагала данными, свидетельствующими о возможности однополого размножения, например, у рыб. Так, серебряный карась во многих ареалах представлен только самками, которые тем не менее успешно размножаются при отсут-

Ростомбекова и белобрюхой, я столкнулся в первый же сезон полевых исследований в Армении. Поскольку все самцы и самки скальных ящериц различаются между собой размерами и окраской, самцы понадобились мне поначалу для составления наиболее полных систематических характеристик каждого вида. Были просмотрены сотни, а затем и тысячи особей, отловленных в различные сезоны года, и все они, за исключением нескольких, оказались самками. Возникшее вначале предположение о естественном партеногенезе превратилось

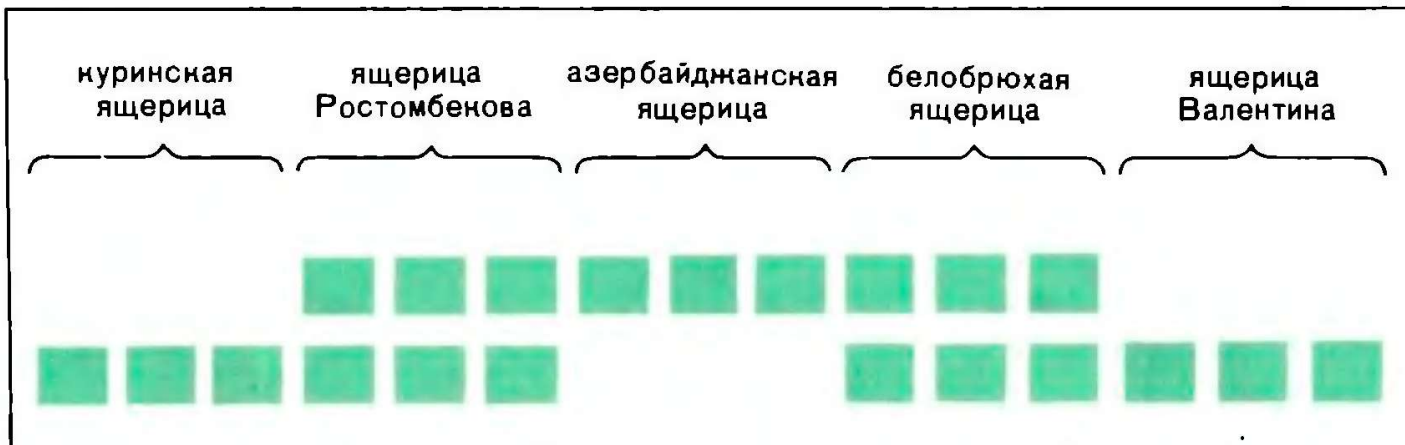


Схема электрофореза маннозофосфатизомеразы, демонстрирующая гетерозиготное состояние партеногенетических видов ящериц — Ростомбекова и белобрюхой, исходно образовавшихся в результате естественной гибридизации двуполох видов — куринской и азербайджанской в первом случае, и ящериц Валентина и азербайджанской — во втором.

ствии самцов своего вида. Оказалось, что неоплодотворенная икра карася осеменяется самцами других совместно обитающих здесь рыб, однако настоящего оплодотворения при этом не происходит и роль мужских половых клеток сводится к тому, что они лишь стимулируют развитие неоплодотворенной икры, из которой всегда развиваются только самки. Это явление, очень близкое к партеногенезу (девственное размножение) и получившее название гиногенеза («женское» размножение), известно теперь у многих рыб, земноводных и беспозвоночных. Другой тип однополого размножения — партеногенез — известен в настоящее время у многих видов червей, моллюсков, коловраток, насекомых, ракообразных и других животных. Единичные случаи партеногенетического размножения при нормальном существовании самцов бывают и у некоторых домашних птиц.

С фактом несомненного отсутствия самцов, вначале у армянской ящерицы, а затем и описанных мною ящериц Даля,

в уверенность, когда среди нескольких сотен молодых ящериц, выведенных из яиц в лаборатории, не оказалось ни одного самца. Удалось получить только женское потомство и от заведомо не спаривавшихся самок. Впоследствии партеногенетическое размножение было подтверждено методом кожных пересадок, доказавших иммунологическую неизменность генотипа при таком размножении.

ГИБРИДИЗАЦИЯ ВЫЯВЛЯЕТСЯ МЕТОДОМ ЭЛЕКТРОФЕРЕЗА

Чтобы понять, как образовались партеногенетические скальные ящерицы, необходимо остановиться на результатах исследований американского зоолога Т. Аззелла, изучавшего саламандр рода *Ambistoma*, обитающих на северо-западе США. Применяя специальные биохимические методы, Аззелл установил, что два гиногенетических триплоидных вида этой группы образовались в результате естественной гибридизации между двумя другими двуполоыми родительскими формами. Этот вывод был сделан ученым на основе электрофореза белков. Смысл метода заключается в том, что помещенные в электрическое поле белки имеют различную электрофоретическую подвижность, которая зависит от молекулярного веса, электрического за-

ряда и некоторых других особенностей анализируемых белков и даже у близких видов бывает различна. Поскольку у гибридов проявляются оба аллеля генов, обуславливающих биохимические признаки, то в электрофореграмме белков гибридных особей отчетливо видны белковые компоненты обеих родительских форм, что объективно указывает на имевшую место гибридизацию. Подбирая и анализируя соответствующие белки, можно установить не только сам факт гибридного происхождения, но и выявить родительские формы, принимавшие участие в гибридизации.

Успешно применив электрофорез белков для выявления гибридных форм саламандр, Аззелл предложил этим же методом совместно проверить мое предположение о гибридном происхождении скальных ящериц Кавказа.

Ранее, изучая ящериц Армении, я обратил внимание, что каждый из четырех однополых видов по ряду морфологических признаков, включая окраску, занимает промежуточное положение между определенной парой обитающих в этом же районе двуполых видов. Естественно было желание проверить, не является ли это сходство результатом гибридизации. Вместе с Аззеллом, приехавшим на Кавказ, по разработанной им методике мы проанализировали все двуполые и партеногенетические виды, распространенные в Закавказье. Электрофоретический анализ белков полностью подтвердил как сам факт гибридного происхождения четырех партеногенетических форм, так и участие в их образовании именно тех родительских видов, которые предполагались на основании морфологических признаков².

Существование четырех партеногенетических видов (армянской, белобрюхой и ящериц Даля и Ростомбекова) позволило по-новому оценить некоторые общие закономерности в распространении и изменчивости скальных ящериц, но вместе с тем поставило на повестку дня и ряд новых трудноразрешимых вопросов.

СКАЛЬНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ БЫВАЮТ ТРИПЛОИДНЫ

Область распространения каждой из партеногенетических форм в той или иной мере совмещена с ареалами одного или

нескольких обитающих по соседству двуполых видов. В теоретическом плане, как уже говорилось, это служит хорошим доказательством их видовой самостоятельности. На деле же совместное обитание однополых и двуполых видов ящериц открывает широкие возможности для межвидовой гибридизации, приводящей к возникновению своеобразных потомков.

Представим себе, что произойдет при спаривании партеногенетической самки с самцом симпатрического двуполого вида. В этом случае к диплоидному женскому набору хромосом (при естественном партеногенезе отсутствует редукционное деление при созревании яйцеклетки, что и обеспечивает ее диплоидность) вместе со спермием добавится третий мужской — гаплоидный набор, в результате чего зигота и развивающийся из нее зародыш будут триплоидными. Триплоидия скальных ящериц представляет собой частный случай более общего явления полиплоидии, когда число хромосом в соматических клетках растений или животных увеличено по сравнению с исходным — диплоидным. Часто, но не всегда, полиплоидия сопровождается так называемым гетерозисом — увеличением размеров тела и общим повышением жизнедеятельности организма. Здесь важно подчеркнуть, что одно из проявлений гетерозисного состояния гибридов — их потенциальная склонность к однополому размножению гиногенезом или партеногенезом.

Гибридные полиплоиды скальных ящериц, равно как и других животных, обладают признаками отцовского и материнского организмов, причем материнские признаки в соответствии с двойной дозой женского генома у них преобладают. Неудивительно, что периодическое обнаружение в природе столь необычных особей приводило в отчаяние систематиков, которые, не ведая о механизме возникновения, безуспешно пытались привязать гибридных ящериц к какому-либо из уже известных двуполых видов. Поскольку в результате гибридизации образуются как триплоидные самки, так и самцы, вполне закономерно возникает вопрос об их плодовитости и возможности спаривания друг с другом. Рассмотрим такую возможность поначалу в теоретическом плане. Известно, что нечетно-полиплоидные организмы, начиная с триплоидов, неспособны к нормальному половому размножению. Казалось бы, что триплоидные особи находятся в эволюционном тупике. Но выход из

² Даревский И. С. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1978, т. 53, с. 335. Аззелл Т. М., Даревский И. С. — Журнал общей биол., 1974, т. 35, № 4, с. 553.

СКАЛЬНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ И СХЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ



Собственно скальная ящерица



Кавказская ящерица — один из подвидов



Грузинская ящерица — наиболее крупный вид (длина до 23 см, включая хвост)



Аджарская ящерица



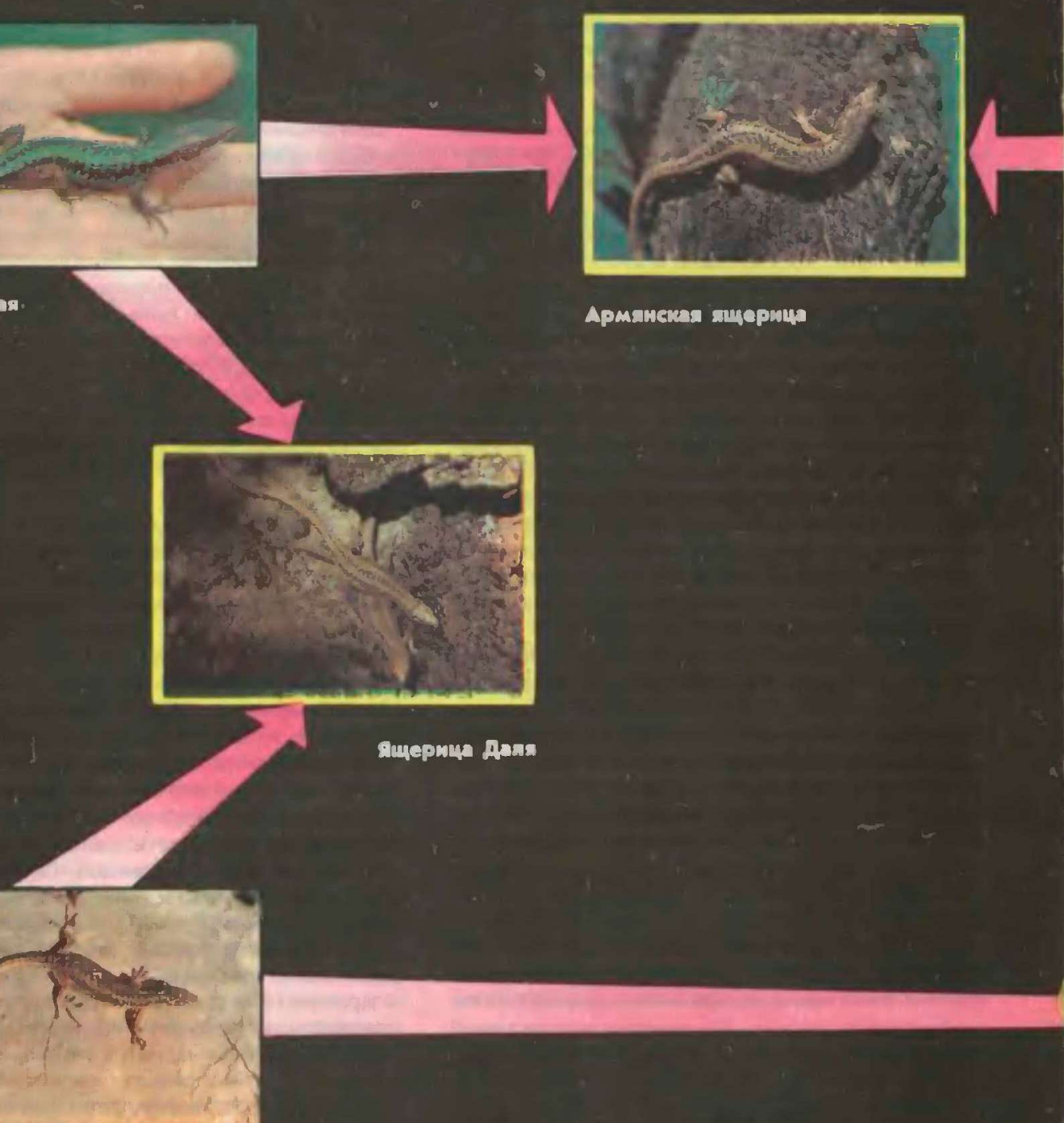
Армянская ящерица



Ящерица Даля



Куринская ящерица



ЧЕТЫРЕХ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ (выделены рамкой)



Краснобрюхая ящерица — наиболее мелкая (длина до 15 см)



Самец армянской ящерицы — крайне редкий партеногенетический вид



Триплоидный стерильный гибрид от скрещивания армянской ящерицы с самцом ящерицы Валентина



Ящерица Валентина



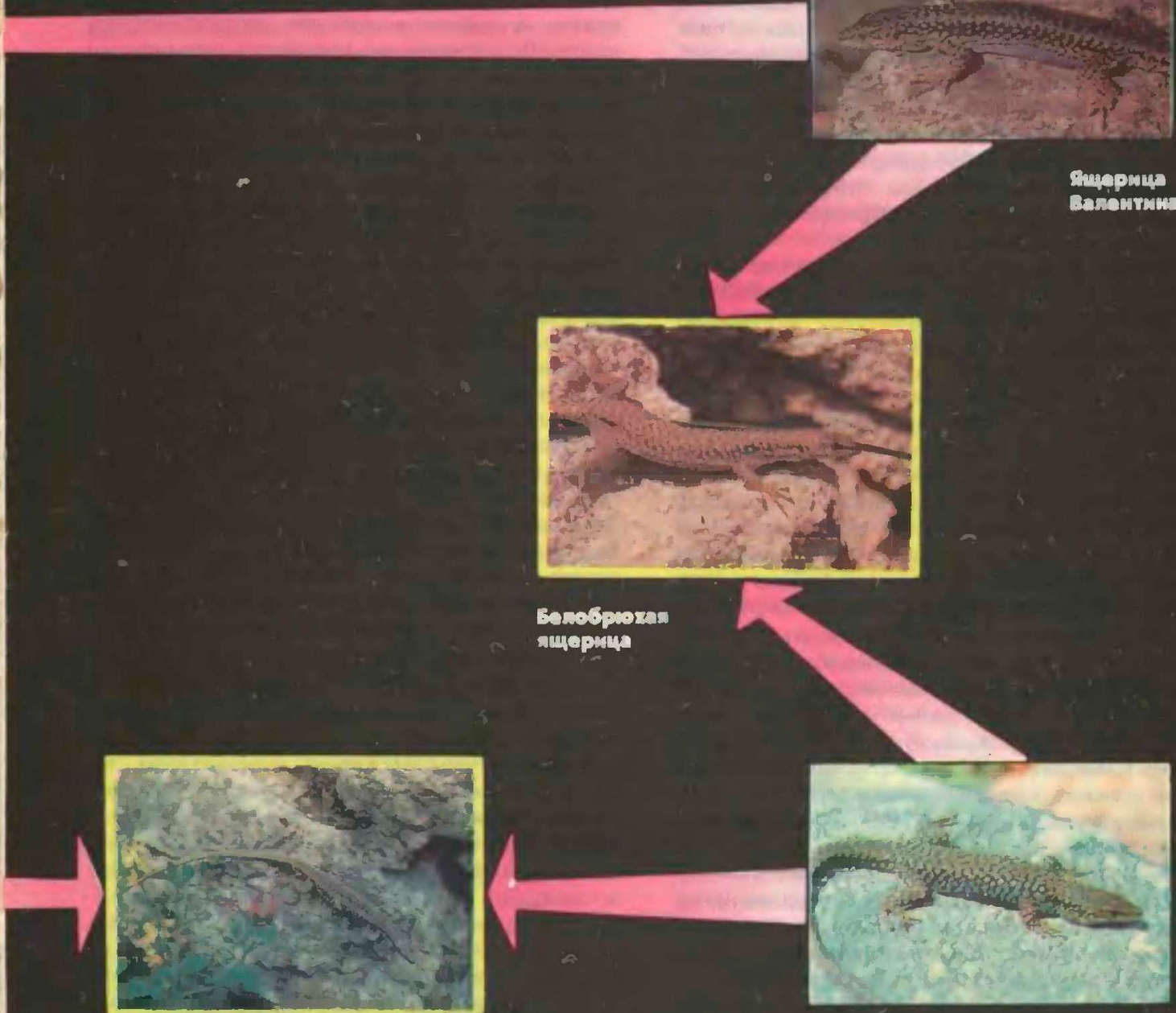
Белобрюхая ящерица



Ящерица Ростомбекова



Азербайджанская ящерица



него все же существует: продолжение рода нечетным полиплоидам обеспечивает партеногенетическое размножение. Во многих случаях, однако, триплоиды не способны к размножению вовсе в связи с явными нарушениями в развитии и строении половых желез. Именно так обстоит дело у рассмотренных нами гибридов скальных ящериц, яичники которых редуцированы, а фертильность самцов значительно понижена. Почти полное отсутствие яичников у этих гибридов и натолкнуло меня на мысль об их возможной триплоидной природе.

ТЕОРИЯ «ВИДОВ СОРНЯКОВ» ОБЪЯСНЯЕТ ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ ЯЩЕРИЦ

Хотя гибридная природа кавказских партеногенетических ящериц не вызвала более сомнений, некоторые вопросы, связанные с механизмом их возникновения, все еще оставались неясными. Известно, что естественные гибриды между различными видами пресмыкающихся, в том числе и ящерицами, встречаются в природе довольно часто, тогда как гибридные партеногенетические виды образуются лишь в немногих случаях.

Для объяснения этого несоответствия американские исследователи Дж. Райт и Х. Лоу предложили гипотезу, связывающую переход от единичных гибридов к партеногенетическим видам с изменениями условий внешней среды. К началу 70-х годов, когда американские биологи выступили в печати со своей гипотезой, кавказские партеногенетические ящерицы были уже далеко не единственной известной группой пресмыкающихся, способных к однополному размножению. Через год после того, как я обнаружил 4 вида однополых скальных ящериц, появились публикации о партеногенетическом размножении ряда североамериканских ящериц рода *Spemidophorus*, южно-азиатских гекконов рода *Hemidactylis*, дальневосточных агам рода *Leiolepis* и т. д. К настоящему времени известно уже около тридцати однополых видов пресмыкающихся и для многих из них точно доказано гибридное происхождение.

Разрабатывая свою теорию, Райт и Лоу обратили внимание, что большинство американских партеногенетических ящериц из рода *Spemidophorus* населяют крайне нестабильные участки, образовавшиеся в результате вырубки и остепнения лесов, наступления пустыни на степь, зарастания

песчаных пляжей и т. п. По терминологии этих авторов однополые гибридные виды выступают в роли «растений-сорняков», заполняющих образующиеся «сорные» биотопы. Нарушение первичных местообитаний влечет за собой разрушение экологических преград между родительскими видами, которые, вступая в контакт, начинают интенсивно скрещиваться. Именно наличие или отсутствие «сорных» биотопов обеспечивает собой конечный успех или неуспех возникновения гибридных особей и превращения их в дальнейшем в самостоятельные однополые виды.

Почему это происходит, можно понять, обратившись к так называемому принципу конкурентного исключения, сформулированному Г. Ф. Гаузе. Согласно этому правилу, два вида с идентичными биологическими требованиями не могут длительное время успешно сосуществовать в одной и той же экологической нише. Возникающие время от времени в зоне контакта гибридные особи изначально сосуществуют с самцами и самками обоих родительских видов, вступая с ними в неизбежные конкурентные отношения. Поэтому для своего экологического утверждения они должны заселить собственную экологическую нишу, в качестве таковой и выступают образующиеся «сорные» местообитания. Именно здесь под влиянием естественного отбора и реализуется свойственная женским гибридам потенциальная склонность к партеногенезу, возникающая как одно из проявлений гибридного гетерозиса. Преимущества формирующегося однополого вида состоят, в частности, в удвоении темпов его размножения, поскольку популяция такого вида слагается только из самок. Происходит быстрое нарастание численности и расселение нового вида, который занимает самостоятельный ареал и постепенно отрывается от породивших его двуполых форм.

Теория «видов-сорняков» достаточно удовлетворительно объясняет переход к однополому размножению и кавказских партеногенетических ящериц. В настоящее время все они населяют территорию, по геологическим масштабам еще совсем недавно (около 10 тыс. лет назад), находившуюся под покровом горного ледника, следы которого отчетливо прослеживаются и поныне. Даже в эпоху максимального оледенения в некоторых районах Закавказья сохранялись свободные ото льда убежища теплолюбивой флоры и фауны, в том числе, очевидно, и для различных двуполых видов скальных ящериц. В ре-

зультате отступления ледника освободились обширные неосвоенные «сорные» участки, которые и заняли молодые однополые виды. Так образовались зоны совместного обитания партеногенетических и двуполых видов, представляющих для исследователя исключительный интерес. Однополые виды здесь всегда численно преобладают над двуполыми, самцы которых могут неограниченно скрещиваться с партеногенетическими самками. Именно здесь, как мы уже говорили, образуются замечательные триплоидные гибриды. Однако этим дело не ограничивается. Отличающиеся крупными размерами триплоидные самки, в свою очередь, спариваются с самцами двуполых видов, но, будучи полностью стерильными, не дают потомства.

Тем не менее, исходя из некоторых теоретических предпосылок, можно ожидать, что среди постоянно образующихся триплоидных гибридных самок могут периодически «проскакивать» и отдельные плодовитые особи (такие случаи известны, например, у тли). Тогда триплоидные самки, получая при спаривании гаплоидный набор мужских хромосом, станут откладывать тетраплоидные яйца, из которых выведутся тетраплоидные гибриды. Подобные гибридные тетраплоиды у скальных ящериц пока не обнаружены, однако именно таким образом от плодовитых в норме самок триплоидных видов образуются тетраплоидные самцы и самки в группе американских однополых ящериц рода *Spemidophorus*. Правда, до образования самостоятельных тетраплоидных видов дело здесь пока не доходит, видимо, в связи с отсутствием необходимых для их утверждения свободных местообитаний, как считают американские зоологи. Следует все же отметить, что теоретическая возможность образования таким образом двуполых тетраплоидных видов была блестяще подтверждена экспериментально опытами Б. Л. Астаурова на шелковичном черве³.

СЕТЧАТОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

На протяжении миллионов лет эволюции природа сконструировала удивительно сложный цитогенетический механизм

оплодотворения, обеспечивающий собой святая святых — продолжение рода. Казалось бы, этот проверенный тысячами и тысячами поколений механизм должен быть в высшей степени консервативен. В действительности же биологическая сложность и одновременно «техническая» простота его осуществления, заключающаяся в слиянии мужской и женской половых клеток, определяют собой возможность некоторых отклонений от стандартного механизма. Замечательно, что эти отклонения природа также употребила себе на пользу, построив на их основе специфический путь видообразования, ведущий через гибридизацию, партеногенез и полиплоидию.

Если у животных, в том числе пресмыкающихся, такой путь видообразования редок, то в растительном мире он вполне обычен и привел, как полагают ботаники, к образованию по крайней мере трети всех современных видов цветковых растений.

Читатель, вероятно, помнит, что среди большого числа просмотренных мною в коллекциях партеногенетических самок было несколько мужских особей. Значит, самцы у партеногенетических видов ящериц все-таки существуют! То, что это действительно так, мы убедились, вскрывая погибшие во время инкубации яйца, внутри которых оказались недоразвитые мужские эмбрионы. Наши наблюдения давали основания предполагать, что хотя бы некоторые из самцов могут завершать эмбриональное развитие и достигать взрослого состояния. Поскольку сам факт существования и выяснение роли партеногенетических самцов в популяции представляет большой теоретический интерес, следовало попытаться отыскать их в природе и провести необходимый в таких случаях кариологический и гистологический анализ.

Все партеногенетические виды ящериц характеризуются очень высокой численностью, достигающей нередко 10 и более особей на 1 м² поверхности скал. Поскольку самцы окрашены в яркий зелено-голубой цвет, их легко увидеть среди греющихся на скалах или спящих по всем направлениям скромно окрашенных самок. Хотя это и напоминало розыски пресловутой иголки в стоге сена, но все же в результате двухлетних целенаправленных поисков мне удалось обнаружить четырех половозрелых самцов на севере Армении. Поскольку самки ящериц гомогаметичны по половым хромосомам (XX), а самцы гетерогаметичны (XY), то, вероятно, возника-

³ Астауров Б. Л. — Генетика, 1969, т. 5, № 7, с. 129. Астауров Б. Л. Партеногенез и полиплоидия в эволюции животных. — Природа, 1971, № 6, с. 20.

ют такие самцы при партеногенезе за счет гормонального переопределения пола. Оказалось, что численность партеногенетических самцов у армянской ящерицы составляет около 0,1% от всех особей в популяции. Единичные самцы были найдены затем и у других однополых видов ящериц. Хромосомный и цитологический анализы показали, что партеногенетические самцы диплоидны и, видимо, плодовиты, о чем можно судить по наличию в половых железах многочисленных развитых сперматозоидов.

Могут ли давать гибридное потомство партеногенетические самки, спаривающиеся с такими единичными самцами? Вероятность этого весьма проблематична, да и сама редкость партеногенетических самцов не может обеспечить сколько-нибудь заметный вклад в видообразование. Тем не менее вероятность скрещивания партеногенетических самок с такими же самцами исключить нельзя. Недавно мы обнаружили в смешанной популяции двух однополых видов скальных ящериц нескольких вполне плодовитых гибридных самок, которые могли возникнуть лишь при участии встречающихся здесь же единичных самцов. Механизм образования этих необыкновенных гибридов пока остается неясным и требует дальнейшего изучения.



Таким образом, таксономические затруднения в определении видов скальных ящериц привели к открытию у них партеногенетического размножения, гибридизации и полиплоидии. Задача частной систематики одной группы ящериц, интересная, казалось бы, лишь немногим герпетологам, выросла до значения модели, представляющей интерес для широкого круга биологов.

Рассмотренные нами скальные ящерицы демонстрируют собой начальные этапы биологической закономерности, известной под названием сетчатой, или ретикулярной, эволюции. Суть ее состоит в том, что новые виды растений или животных образуются не классическим способом за счет дивергенции, а напротив, путем слияния исходных родительских форм в результате гибридизации. Графически это можно изобразить в виде сети, чем и вызвано появление самого термина. Сетчатое видообразование довольно широко распространено в мире растений и было известно также у некоторых беспозвоночных, а как показали исследования последних

лет,— и у некоторых видов рыб, земноводных и пресмыкающихся⁴.

На примере скальных ящериц мы старались показать, что в основе сетчатого видообразования лежат три тесно взаимосвязанных явления: естественная межвидовая гибридизация, однополое размножение и полиплоидия. Некоторые ящерицы, саламандры и рыбы (так называемые зубатые карпы родов *Poecilia*, *Poeciliopsis*) демонстрируют собой начальный этап сетчатой эволюции, когда однополые диплоидные виды возникают в результате первичной гибридизации. Образующиеся на следующем этапе однополые, теперь уже триплоидные виды, появляются в результате скрещивания однополых диплоидных форм с самцами родительских или других совместно обитающих, близких видов. Этого уровня достигли триплоидные американские ящерицы-бегуны (*Spemidophorus*), некоторые саламандры рода *Ambystoma* и среди рыб — некоторые «зубатые карпы». Однако у скальных ящериц образующиеся таким путем триплоидные гибриды всегда бесплодны и, как мы видели, представляют собой не более чем эволюционный тупик.

На очередном — третьем этапе, как следствие гибридизации однополых триплоидов с диплоидными самцами могут образовываться и тетраплоидные особи обоих полов, как это имеет место у американских ящериц-бегунов. Отметим, что изложенная выше общая схема сетчатого видообразования хорошо согласуется с гипотезой непрямого (через однополое размножение) образования полиплоидов у исходно двуполых видов животных, высказанной и экспериментально подтвержденной Б. Л. Астауровым.

Широкий интерес, проявляемый зоологами разных стран к изучению партеногенеза у позвоночных, несомненно, приведет к открытию все новых и новых однополых видов. Однако, сколько бы их ни описывали и впредь, число их будет ничтожно мало по сравнению с основной массой живых организмов, образовавшихся как следствие дивергентной эволюции. Именно она представляет собой столбовой путь видообразования в мире животных.

⁴ Боркин Л. Я., Даревский И. С. — Журнал общей биол., 1980, т. 41, № 4, с. 485; Lowe Ch. H., Wright J. W. — J. Arizona Acad. Sci., 1966, v. 4, № 2, p. 81; Maslin T. P. — J. Syst Zool., 1968, v. 17, № 3, p. 219; Schultz R. J. Amer. Naturalist, 1969, v. 103, № 934, p. 605.