

УДК 598.112.1/47+57/:576.316.7

ОСОБЕННОСТИ КАРИОТИПОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА GEKKONIDAE (SAURIA, REPTILIA)

СООБЩЕНИЕ 4. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ СЕМ. GEKKONIDAE

В. В. Манило

Национальный Научно-природоведческий музей НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30,
ГСП, 252601, Украина

Получено 29 апреля 1996

Особенности кариотипов некоторых видов семейства Gekkonidae (Sauria, Reptilia). Сообщение 4. Сравнительный анализ и эволюция кариотипов сем. Gekkonidae. Манило В. В. — Сравнительный цитогенетический анализ видов семейства Gekkonidae показал, что кариотипы большинства из них состоят преимущественно из акроцентрических хромосом. Двуплечие макрохромосомы представлены, как правило, субтело- и субметацентриками, а метацентрический тип строения характерен для микрохромосом. Гипотетический кариотип предковых форм родов *Tenuidactylus* и *Mediodactylus* состоял из 44, а рода *Alsophylax* — 38 акроцентрических хромосом. Эволюционные преобразования в кариотипах проходили в направлении уменьшения количества хромосом и образования двуплечих элементов за счет перичентрических инверсий, робертсоновских слияний и реже — появления дополнительных гетерохроматиновых плеч.

Ключевые слова: кариотип, филогения, видообразование, эволюция, хромосома, популяция.

Peculiarities of the Karyotypes in the Family Gekkonidae (Sauria, Reptilia). Communication 4. The Comparative Analysis and Evolution of the Karyotypes of the Family Gekkonidae. Manylo V. V. — The comparative analysis of the karyotypes in the family Gekkonidae gives an evidence that most species have acrocentric chromosomes. Macrochromosomes are usually represented by subtelo- and submetacentric chromosomes, while metacentric type is more characteristic for microchromosomes. The hypothetic ancestral karyotype of the genera *Tenuidactylus* and *Mediodactylus* consists of 44 and in genus *Alsophylax* — of 38 acrocentric chromosomes. The evolutionary changes in karyotypes were directed towards the reduction of the chromosome number and development of bishoulder elements due to the pericentric inversions, Robertson's fusions and developments of additional heterochromatin shoulders. However, latter supposed to be a pretty rare event.

Key words: karyotype, phylogeny, speciation, evolution, chromosome, population.

Введение

Природа преобразований, происходивших в хромосомах животных в процессе эволюции, еще на ранних этапах развития цитогенетики интересовала исследователей (Навашин, 1916, Navashin, 1932; White, 1954, 1957, 1965; Воронцов, 1966; Прокофьева-Бельговская, 1966, 1969 и др). К настоящему времени опубликовано большое количество работ, в которых авторы рассматривают теоретические аспекты кариологической эволюции позвоночных, в том числе рептилий (Goman, 1973; White, 1975, 1978; Воронцов, 1980; Куприянова, 1981, 1986 и др.). Известно, что эволюционные изменения хромосом происходят у всех животных по общим законам, а единообразие типов хромосомных перестроек (дупликации, делеции, пара- и перичентрические инверсии, центрические слияния и разделения хромосом, тандемные слияния) является типичным для всех животных. Основные факторы, направление, возможные механизмы хромосомных перестроек, происходящих в процессе эволюции и видообразования, достаточно подробно обсуждались специалистами (Воронцов, 1958; Matthey, 1973; Todd, 1975; Орлов, Булатова, 1983; Васильев, 1985 и др.).

С точки зрения эволюционной кариологии в семействе Gekkonidae относительно хорошо исследована только группа австралийских гекконов, в связи с чем делать какие-либо теоретические обобщения относительно хромосомной эволюции всего семейства еще рано. Но, принимая во внимание принцип "кариотипической ортоселекции" (White, 1975), согласно которому в пределах одной филетической линии происходят преимущественно однотипные хромосомные перестройки, а также частый параллелизм — последовательность одинаковых хромосомных перестроек у близких видов одного рода, мы можем на примере австралийских гекконов выделить наиболее типичные хромосомные перестройки, которые встречаются в эволюции семейства, и их возможную связь с механизмами видообразования. В результате анализа морфологических, зоогеографических и кариологических особенностей 5 хромосомных рас *Diplodactylus vittatus* М. Кингом (King, 1977) установлено, что они произошли от предковой формы с кариотипом, состоящим из 38 акроцентрических хромосом (анцестральный кариотип). Все хромосомные расы автор разделил на 2 группы: в 1-ю вошла одна западноавстралийская (ЗАв) раса. Она отделилась от предковой на ранних этапах эволюции и сохранила такой анцестральный кариотип. 2-ю группу составляют остальные 4 (ВА $2n=38$; ЮА $2n=34$ и 2 ЗА с $2n=36$ и $2n=38$). Они, по мнению автора, произошли от общей предковой формы, отделившейся от анцестральной одновременно с 1-й хромосомной расой. Все кариоморфы эволюционировали независимо друг от друга, их кариотипы произошли в результате центрических слияний и образования метацентрических пар. Количество хромосомных плеч при этом оставалось постоянным $NF=38$. По мнению автора, механизмы образования хромосомных рас у *Diplodactylus vittatus* связаны с возникновением хромосомных перестроек на одном из периферийных участков ареала исходного вида. Видообразование, начинающееся с возникновения репродуктивной изоляции, связанной с хромосомными перестройками, получило название хромосомного (Воронцов, 1960) или стасипатрического (White, 1973). Смысл данной модели состоит в том, что спонтанная хромосомная перестройка, имеющая адаптивную ценность в гомозиготном состоянии, появляется и устанавливается в какой-нибудь точке ареала (White, 1978). Вновь образованная форма постепенно вытесняет первоначальную и сама занимает ее территорию, давая начало новому виду. На их стыке образуется парапатрическая зона, где осуществляется некоторая гибридизация исходной и новой форм. При этом способе видообразования изоляция обусловлена внутренними, а не внешними факторами (Рэфф, Кофман, 1986).

Эволюцию 4-х хромосомных рас еще одного представителя австралийских гекконов — *Phyllodactylus marmoratus* — авторы (King, Rofe, 1976; King, King, 1977) связали с аллопатрической моделью видообразования. Распространение хромосомных рас у этого вида имело вид "почкования". Хромосомные перестройки происходили у организмов, обитающих в периферийных районах ареала, и вновь образованные формы распространялись на территории, ранее не занятые родительскими. Изменение кариотипов у хромосомных рас происходило за счет слияния акроцентрических элементов в метацентрические с уменьшением количества хромосом в диплоидном наборе (раса $2n=34$ и $2n=32$). Одна из рас характеризуется наличием гетероморфной пары половых хромосом $2n=36$ ZZ/ZW. Метацентрическая хромосома в данном случае возникла, вероятно, в результате перичентрической инверсии.

Предковая форма, давшая начало многочисленному роду *Gehyra*, по мнению М. Кинга (King, 1979, 1983, 1984) имела кариотип, состоящий из 44 акроцентрических хромосом. Наряду с мономорфными видами, некоторые из которых сохранили анцестральный кариотип $2n=44A$, 3 вида *G. variegata*-комплекс и *G. australis*-комплекс состоят из хромосомных рас. Рассматривая эволюцию рода

Gehyra М. Кинг (King, 1984) пришел к заключению, что для него характерны 3 типа видообразования.

Первый не сопровождался явно выраженными хромосомными преобразованиями, виды сохранили исходный кариотип, а видообразование сопровождалось морфологической дифференциацией особей. Некоторые 42-хромосомные географически изолированные расы возникли за счет аллопатрического видообразования. Относительно молодые 40- и 38-хромосомные расы возникли в результате сложного ряда 11 хромосомных слияний, 2 возможно тандемных и 2 случаев перичентрических инверсий. Самый распространенный процесс, следовательно, — слияние хромосом. По мнению автора, возникшие формы в дальнейшем колонизировали определенные экологические ниши, а видообразование и дальнейшая морфологическая дивергенция проходили при сохранении кариотипической стабильности. Таким образом, видообразование в данном случае соответствует основным положениям 3-стадийной модели канализованной эволюции, которая была предложена Д. Бикхамом и Р. Бейкером (Bickham, Baker, 1979). Основной принцип модели состоит в том, что кариотип имеет большое адаптивное значение для организма. Предполагается, что хромосомная эволюция протекает с наибольшей скоростью непосредственно после прорыва филетической линии в новую адаптивную зону, затем она замедляется, а для линий, приобретших "оптимальный" для данной зоны кариотип, характерна хромосомная стабильность. По мнению авторов в фазе быстрой эволюции должны преобладать хромосомные перестройки неробертсоновского типа, которые нарушают установившиеся группы сцепления, и тем самым поставляют материал для отбора на "оптимальный" кариотип.

Процесс видообразования и хромосомная эволюция палеарктических гекконов, по-видимому, проходили так же, как и австралийских, достаточно сложно. Сейчас доказано (Kluge, 1967; Estes, 1983; Шербак, Голубев, 1986; Olmo, 1986), что большинство видов семейства Gekkonidae связаны своим происхождением с Юго-Восточной Азией. Предок такого примитивного подсемейства как Diplodactylinae произошел в Юго-Восточной Азии от эублефаридных ящериц в позднем мезозое и проник в Австралию через Индо-Малайский архипелаг. При рассмотрении процессов кариотипической эволюции палеарктических гекконов и в частности видов, исследуемых нами, естественно возникает вопрос об анцестральном кариотипе. Если исходить из того, что упомянутое выше подсемейство Diplodactylinae, имеющее общий с палеарктическими гекконами центр происхождения, произошло от предковых форм с кариотипом, состоявшим из 38 акроцентрических хромосом, то, можно данный кариотип рассматривать в качестве анцестрального для родов *Tenuidactylus* и *Mediodactylus*. В таком случае вывести из кариотипа, насчитывающего 38 акроцентрических хромосом, кариотип, состоящий из 42 хромосом, при $NF=62-70$ можно только на основании предположения о хромосомных разделениях. Как было показано выше, данный тип хромосомных перестроек для семейства Gekkonidae не характерен. Среди гекконов, обитающих в Юго-Восточной и Центральной Азии, многие виды имеют хромосомные наборы с достаточно высоким диплоидным и основным числом ($2n=42-46$ и NF не ниже 46). Все это дает, как нам представляется, основание для предположения о том, что кариотип гипотетической предковой для родов *Tenuidactylus* и *Mediodactylus* формы состоял не менее чем из 44 акроцентрических хромосом. Предполагаемые нами схемы эволюции кариотипов видов родов *Tenuidactylus* и *Mediodactylus* представлены на рисунках 1а, 2а. Кариотипическая эволюция в этих группах сопровождалась хромосомными слияниями, перичентрическими инверсиями и, возможно, появлением добавочных гетерохроматиновых плеч.

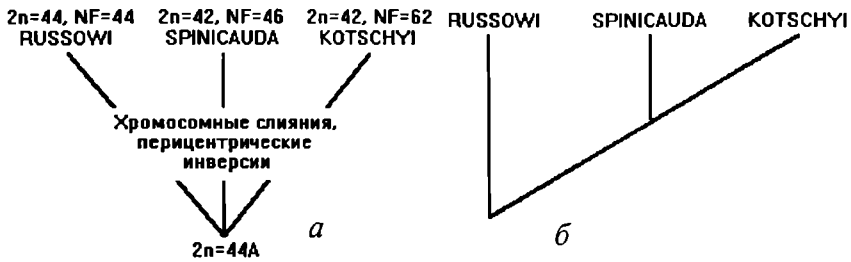


Рис. 1. Схема эволюции кариотипов рода *Mediodactylus* (а) и филогенетические отношения видов рода *Mediodactylus* (Щербак, Голубев, 1986) (б).

Fig. 1. Scheme of karyotype evolution in the genus *Mediodactylus* (а) and phylogenetic relationship among the species of the genus *Mediodactylus* (after Shcherbak, Golubev, 1988) (б).

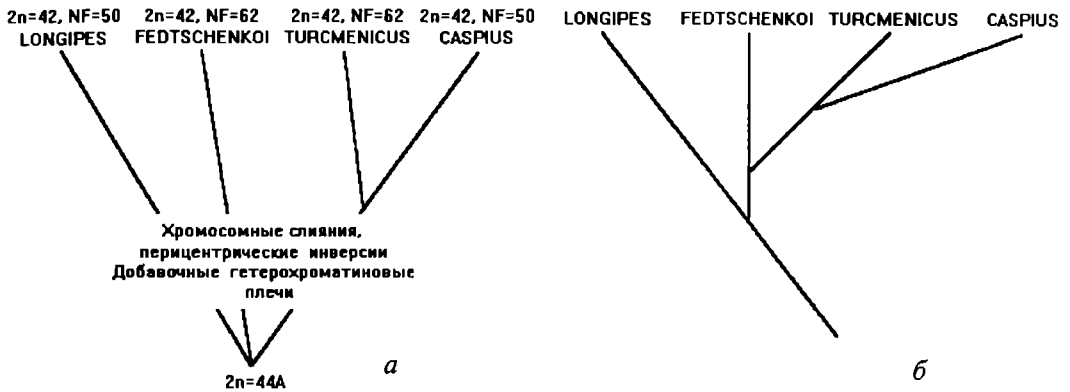


Рис. 2. Схема эволюции кариотипов рода *Tenuidactylus* (а) и филогенетические отношения видов рода *Tenuidactylus* (Щербак, Голубев, 1986) (б).

Fig. 2. Scheme of karyotype evolution in the genus *Tenuidactylus* (а) and phylogenetic relationship among the species of the genus *Tenuidactylus* (after Shcherbak, Golubev, 1988) (б).

Род *Alsophylax* развивался независимо от азиатских гекконов, и его происхождение связано с североафриканским регионом (Щербак, Голубев, 1986). На основании морфологических и зоогеографических данных эти авторы доказали филогенетическую близость данного рода с родом *Tropicolotes*, для которого характерен кариотип $2n=38$ акроцентрических хромосом. Гипотетический предковый кариотип геккончиков также, на наш взгляд, состоял не менее чем из 38 акроцентрических хромосом. Кариотипическая эволюция сопровождалась слиянием акроцентрических хромосом в двуплечие, перичентрическими инверсиями и уменьшением количества хромосом в диплоидных наборах. В качестве подтверждения этому рассмотрим эволюцию кариотипа одного из представителей рода *Alsophylax* — *A. tokobajevi*. Данный вид обнаружен только в горных разломах Тянь-Шаня. Его ареал как бы находится внутри обширного ареала пискливого геккончика (*A. pipiens*), имеющего стабильный на протяжении всего ареала кариотип, включающий наибольшее количество признаков, общих с другими видами. Вполне естественно предположить, что когда-то это был единый номоморфный вид с непрерывным ареалом. Затем в результате активных горных преобразований часть ареала обособилась, и это дало начало образованию нового вида. В процессе эволюции *A. tokobajevi* произошло слияние двух пар акроцентрических хромосом (1-й и 6-й) кариотипа *A. pipiens* в новую субметацентрическую пару, характерную для *A. tokobajevi* (рис. 4).

Предполагаемая схема эволюции кариотипов рода *Alsophylax* представлена на рисунке 3а. Кариотипическая эволюция этой группы гекконов сопровожда-

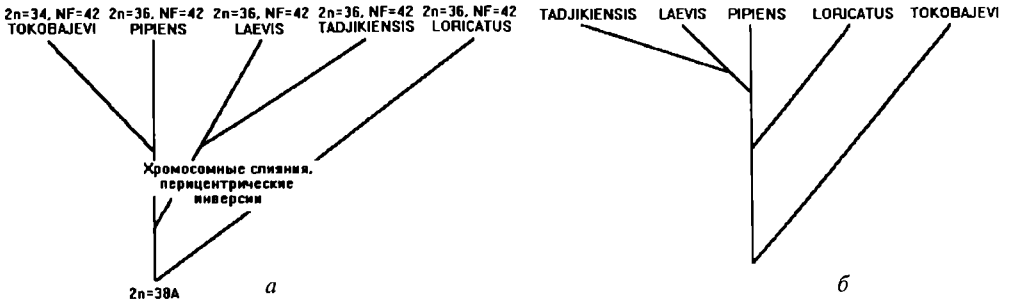


Рис. 3. Схема эволюции кариотипов рода *Alsophylax* (a) и филогенетические отношения видов рода *Alsophylax* (Щербак, Голубев, 1986) (б).

Fig. 3. Scheme of karyotype evolution in the genus *Alsophylax* (a) and phylogenetic relationship among the species of the genus *Alsophylax* (after Shcherbak, Golubev, 1988) (б).

лась в основном хромосомными слияниями и перичентрическими инверсиями. В отличие от предыдущих двух родов, появление добавочных гетерохроматиновых плеч не типично для рода *Alsophylax*, поскольку подавляющее большинство хромосом в кариотипах геккончиков — акроцентрические.

Таким образом, происхождение исследуемой группы гекконов связано с двумя центрами радиации — Юго-Восточным и Североафриканским. Эволюция кариотипов родов, связанных с этими центрами, проходила независимо на основе разных анцестральных кариотипов ($2n=44$ и $2n=38$). Преобладающий тип хромосомных перестроек в этом случае — центрические слияния хромосом и перичентрические инверсии, в результате которых наблюдалось уменьшение количества акроцентрических хромосом и диплоидных чисел и увеличение количества двуплечих хромосом.

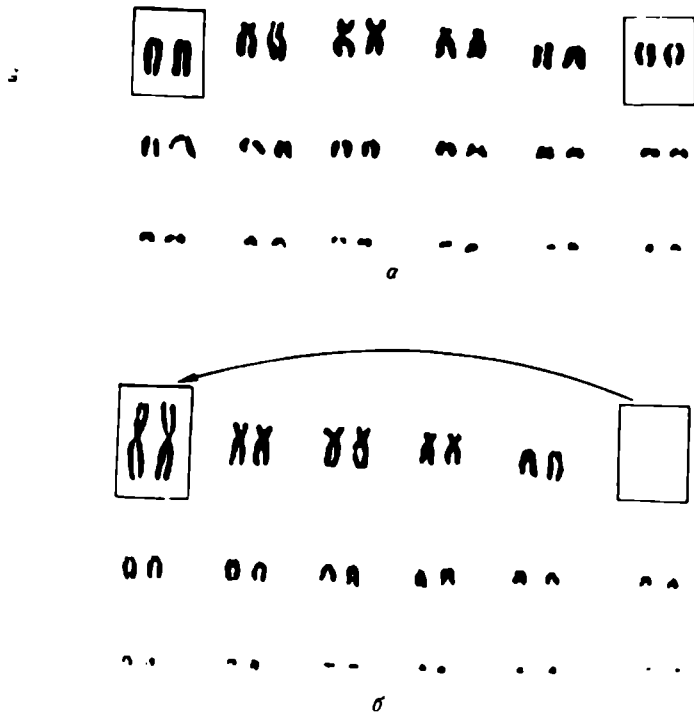


Рис. 4. Кариограммы: *A. pipiens* (a), *A. tokobajevi* (б) (рамками выделены хромосомные пары, участвующие в робертсоновском слиянии).

Fig. 4. Karyograms: *A. pipiens* (a) *A. tokobajevi* (б) (the chromosome couples involved into Robertson's junction are marked by frames).

Схемы эволюции кариотипов родов *Tenuidactylus*, *Mediodactylus* и *Alsophylax* были сопоставлены с филогенетическими схемами данных групп, разработанными Н. Н. Щербаком и М. Л. Голубевым (1986) на основании внешнеморфологических признаков (рис. 16, 26, 36). Кариологические данные во многом подтверждают те родственные отношения между видами и подвидами, которые отражены в этих схемах. Таким образом, использование кариотипа как таксономического признака оказывается полезным не только для систематики, но и для филогении при построении и уточнении филогенетических схем.

- Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. — М.: Наука, 1985. — 300 с.
- Воронцов Н. Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюлл. моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. — 1958. — 63, вып. 2. — С. 5–36.
- Воронцов Н. Н. Эволюция кариотипа (Гл. 12, 7) // Руководство по цитологии. — М.; Л.: Наука, 1966. — Т. 2. — С. 359–389.
- Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. — 1980. — 25, № 3. — С. 295–314.
- Куприянова Л. А. Особенности кариотипа самок и случайных самцов *L. rostombekovi* Dar., 1967 // Вопросы герпетологии. — Л.: Наука, 1981. — С. 79–80 (Автореф. докл. V Всесоюзной герпетол. конф.).
- Куприянова Л. А. О возможных путях эволюции кариотипа ящериц // Систематика и экология амфибий и рептилий. — Л., 1986. — С. 86–100 (Тр. ЗИН АН СССР).
- Навашин С. Г. О некоторых признаках внутренней организации хромосом // Сб. статей, посвященный памяти К. А. Тимирязева. — М., 1916. — С. 185–214.
- Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. — М.: Наука, 1983. — 405 с.
- Прокофьева-Бельговская А. А. Природа ассоциации акроцентрических хромосом человека // Цитология. — 1966. — 8. — С. 169–178.
- Прокофьева-Бельговская А. А. Действие вирусов на человека // Основы цитогенетики человека. — М.: Медицина, 1969. — С. 199–232.
- Рэфф Р., Кофман Т. Эмбрионы, гены и эволюция. — М.: Мир, 1986. — 404 с.
- Щербак Н. Н., Голубев М. Л. Гекконы фауны СССР и сопредельных стран. — Киев: Наук. думка, 1986. — 231 с.
- Bickham I. M., Baker R. I. Canalization model of chromosomal evolution // Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., 1979. — 13. — P. 70–84.
- Estes R. Handbuch der Paleoherpptologie: Teil 10A. Sauria terrestria, Amphisbaenia, Gustav Fischer Verlag. — Stuttgart, New York, 1983. — 250 p.
- Gorman G. G. The chromosomes of the Reptilia, a cytotoxic interpretation // Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution. — L., N.Y.: Academic Press, 1973. — P. 43–57.
- King M. Chromosome and Morphometric variation in the Gekko *Diplo dactylus vittatus* (Gray) // Australian J. Zool., a-25(1). 1977. — P. 43–47.
- King M. Karyotypic evolution in Gehyra (Gekkonidae: Reptilia). I. The gehyra variegata — punctata complex // Austral. J. Zool. — 1979. — 27, N 3. — P. 379–393.
- King M. Karyotypic Evolution in Gehyra (Gekkonidae: Reptilia). III. The Gehyra australis complex // Austral. J. Zool. — 1983. — 31, N 5. — P. 723–741.
- King M. Karyotypic evolution in Gehyra (Gekkonidae: Reptilia). IV. Chromosome change and speciation // Genetica. — 1984. — 64. — P. 101–114.
- King M., King D. An additional chromosome rase of *Phyllodactylus marmoratus* (Gray) (Reptilia Gekkonidae) and its phylogenetic implications // Austral. J. Zool. 1977. — 25 (49). — P. 667–672.
- King M., Rofe R. Karyotypic variations in the australian gekko *Phyllodactylus marmoratus* (Gray) (Gekkonidae: Reptilia) // Chromosoma (Berl.). — 1976. — 54(1). — P. 75–87.
- Kluge A. G. Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. — 1967. — 135, part 1. — P. 1–60.
- Matthey R. The chromosome formulae of eutherian Mammals // Cytotaxonomy and vertebrate evolution. — L., N.Y.: Acad. Press, 1973. — P. 531–616.
- Navashin M. S. The dislokation hypothesis of evolution of chromosome numbers // Ztschr. indukt. Abst. Vererbl., 1932. — 63, N 3. — S. 224–231.
- Olmo E. A. Reptilia // Animal cytogenetics / Ed. B. John. — Berlin, Stuttgart, Gebruder Borntraeger, 1986. — Vol. 4. — P. 1–100.
- Todd N. B. Chromosomal mechanisms in the evolution of artiodactyls // Paleobiology. — 1975. — 1, N 2. — P. 175–188.
- White M. J. D. Animal cytology and evolution. 2-nd ed. — L., N.Y.: Cambridge Univ. Press., 1954. — P. 1–434.
- White M. J. D. Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals // Surv. Biol. Progr. — 1957. — 3. — P. 109–147.
- White M. J. D. Principles of karyotype evolution in animals. Genetics today : Proc.9-th Intern. Congr. Genet. — Oxford. / Ed. S. G. Geerts. — L., N.Y.: Pergamon Press, 1965. — P. 391–397.
- White M. J. D. Animal cytology and evolution. 3-rd ed. — L., N.Y.: Cambridge Univ. Press., 1973. — P. 1–961.
- White M. J. D. Chromosomal repatterning : regularities and restrictions // Genetics. — 1975. — 79, suppl. — P. 63–72.
- White M. J. D. Model of speciation // Science. — 1978. — 159. — P. 1065–1070.