

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՀԱՆՐԱՊԵՏՈՒԹՅԱՆ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԶԳԱՅԻՆ ԱԿԱԴԵՄԻԱ

ԱՌԱՔԵԼՅԱՆ ՄԱՐԻՆԵ ՍԵՄՅՈՆԻ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՀԱՆՐԱՊԵՏՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՀԱՐԱԿԻՑ ՏԱՐԱԾՔՆԵՐԻ
ՍՈՂՈՒՆՆԵՐԻ ՈՐՈՇ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ՄԻՄՊԱՏՐԻԿ
ՊՈՊՈՒԼՅԱՑԻԱՆԵՐՈՒՄ ԸՆԹԱՑՈՂ ՄԻԿՐՈԵՎՈԼՅՈՒՑԻՈՒՑԻՈՆ
ԳՈՐԾԸՆԹԱՑՆԵՐԸ

Գ.00.08 – «Կենդանաբանություն» մասնագիտությամբ
կենսաբանական գիտությունների դոկտորի զիտական աստիճանի
հայցման ատենախոսության

ՍԵՂՄԱԳԻՐ

ԵՐԵՎԱՆ - 2012

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ

АРАКЕЛЯН МАРИНЭ СЕМЕНОВНА

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В СИМПАТРИЧЕСКИХ
ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЕПТИЛИЙ РЕСПУБЛИКИ
АРМЕНИЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

АВТОРЕФЕРАТ


диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.00.08 – “Зоология”

ЕРЕВАН - 2012

Ատենախոսության թեման հաստատվել է Երևանի պետական համալսարանում

Գիտական խորհրդատու՝ կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր
Ֆ. Դ. Ղանիբեյան
Պաշտոնական ընդդիմախոսներ՝ ՀՀ ԳԱԱ թղթակից անդամ, կենսաբանական
գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր
Ռ. Մ. Հարությունյան
կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր
Դ. Ն. Տարխնիշվիլի
կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր
Է. Գ. Յավրույան
Առաջատար կազմակերպություն՝ Մ.Վ. Լոմոնոսովի անվան Մոսկվայի պետական
համալսարան

Պաշտպանությունը կայանալու է 2012 թ. հոկտեմբերի 1-ին, ժամը 14.30-ին
ՀՀ ԲՈՂ-ի 035 Կենսաբազմազանության և էկոլոգիայի մասնագիտական խորհրդում
Հասցե՝ Երևան, 0014, Պ.Սևակի 7, էլ. փոստ՝ zoohec@sci.am
Ատենախոսությանը կարելի է ծանոթանալ ՀՀ ԳԱԱ կենդանաբանության և
հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոնի գրադարանում և www.zhesc.sci.am կայքում
Սեղմագիրն առաքված է 2012 թ. օգոստոսի 31-ին:

035 մասնագիտական խորհրդի գիտական քարտուղար,
կենսաբանական գիտությունների թեկնածու  Ն.Գ. Խաչատրյան

Тема диссертации утверждена в Ереванском государственном университете

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Ф. Д. Даниелян
Официальные оппоненты: член-корреспондент НАН РА, доктор биологических
наук, профессор
Р. М. Арутюнян
доктор биологических наук, профессор
Д. Н. Тархншвили
доктор биологических наук, профессор
Э. Г. Явруян
Ведущая организация: Московский государственный университет имени
М.В. Ломоносова

Защита состоится 1-го октября 2012 г. в 14.30 часов
на заседании специализированного совета 035 По биоразнообразию и экологии ВАК РА
Адрес: Ереван 0014, ул. П.Севака 7, эл.почта: zoohec@sci.am
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Научного центра зоологии и
гидроэкологии НАН РА и на сайте www.zhesc.sci.am
Автореферат диссертации разослан 31-го августа 2012 г.

Ученый секретарь специализированного совета 035,
кандидат биологических наук



А.Г. Хачатрян

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Симпатрическое видообразование является наиболее слабо изученной областью в теории эволюции. До недавнего времени роль гибридизации и полиплоидии в видообразовании позвоночных отрицалась практически всеми известными биологами-эволюционистами. Однако за последние десятилетия накоплен большой фактический материал о роли гибридизации как источника эволюционных новообразований (Боркин, Даревский, 1980; Васильев, 1985; Панов, 1993; Гребельный, 2008; Рубцов, 2010 и др.), свидетельствующий о том, что образование новых форм происходит не только за счет постепенной дивергентной эволюции, но также за счет схождения филогенетических линий в сравнительно короткий срок. Аллопатрическое видообразование и дарвиновская теория дивергентной эволюции представляет связь между живым в виде “древа жизни”, которая не отображает реальную филогенетическую структуру живого на Земле. Схема слияния отдельных родственных филогенетических линий создает картину уже не дерева, а сети, в связи с чем и появился термин «сетчатая» или «ретикулярная» эволюция (Dobzhansky, 1937; Боркин, Даревский, 1980). Данная альтернативная теория эволюции слабо изучена по сравнению с аллопатрической эволюцией и представляет ряд сложных, нерешенных вопросов концепции биологического вида и современной систематики.

Одной из основных составляющих теории сетчатой эволюции является гибридогенное видообразование. Гибридные зоны в природных популяциях предоставляют уникальный экспериментальный материал для исследования микроэволюционных процессов симпатрического видообразования. Несмотря на значительный опыт изучения гибридизации животных, вопросы выявления основных закономерностей существования гибридных зон до сих пор остаются открытыми (Howard et al., 2002; Назаров, 2011). Для расширения теоретической базы симпатрического видообразования и ретикулярной эволюции необходимы новые фактические данные о генетических и популяционных закономерностях в симпатрических популяциях, а также о жизнеспособности и эволюционном потенциале гибридных популяций. Исследование симпатрических и аллопатрических популяций некоторых рептилий Армянского нагорья и Малого Кавказа дают нам обширный материал для анализа микроэволюционных процессов и накопления фактических данных, которые подтверждают и развивают теорию ретикулярной эволюции.

Армянское нагорье и Малый Кавказ, в центре которых располагаются Республика Армения и Нагорно-Карабахская Республика (НКР), являются известными центрами видообразования. Из-за изолированности, сложного рельефа и особого геологического пути развития Армянское нагорье и Кавказ

являются одним из важных центров эндемизма и крупным центром контакта между различными зоогеографическими, фитогеографическими и геологическими районами в Азии (Даревский, 1957; Чхиквадзе, Бакрадзе, 1991; Tuniyev, 1995). Расположение Армении на стыке двух флористических провинций и четырех зоологических районов представляет уникальную возможность соединения различных форм и, как результат, создания богатого биоразнообразия, где, как писал С.С. Анисимов (1916), «чуть не все растения и животные всей Европы и Азии столкнулись на Кавказе вместе и жились рядом друг с другом». Разнообразие ландшафтов и высотная зональность создают большое разнообразие биотопов, что предоставляет новые ниши для новообразовавшихся форм. Таким образом, территория Армянского нагорья и Малого Кавказа является «естественной лабораторией» для исследований аллопатрического и симпатрического видообразования.

Рептилии Армении и НКР - удобные модели для изучения симпатрического видообразования, поскольку образуют множество гибридных зон. Здесь в полной мере проявляются механизмы симпатрического видообразования и ретикулярной эволюции, ярким примером которых являются партеногенетические виды скальных ящериц рода *Darevskia* (Даревский, 1967). Исследования гибридных популяций являются актуальными и необходимы для понимания механизма процесса естественной межвидовой гибридизации.

Цель и задачи исследования. Цель работы - изучение основных микроэволюционных процессов сетчатой эволюции и механизмов симпатрического формообразования близкородственных видов рептилий, выявление эволюционной роли гибридизации, а также рассмотрение эволюционного потенциала однополых видов на примере природных популяций рептилий Армении, Нагорного Карабаха и сопредельных территорий Турции, Ирана и Грузии.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- дать комплексную оценку распространения гибридогенного видообразования у рептилий на территории Армении, Нагорного Карабаха и сопредельных территорий Турции, Ирана и Грузии;
- описать механизмы симпатрического формообразования в синтопических зонах различных видов ящериц (*Darevskia*, *Lacerta*) и черепах (*Testudo*, *Emys*);
- локализовать регионы происхождения и выявить временные отрезки появления и путей расселения модельных видов скальных ящериц рода *Darevskia*;

- оценить валидность выделения некоторых форм рода *Darevskia* как отдельных видов на основе сравнения их экологической, фенотипической и филогенетической изменчивости;
- оценить жизнеспособность эволюции однополых видов на примере сопряженной эволюции системы хозяин-паразит у двуполых и партеногенетических видов ящериц рода *Darevskia*;
- изучить факторы, способствующие межвидовой гибридизации;
- определить роль репродуктивной изоляции в симпатрическом видообразовании.

Научная новизна работы. Впервые нами установлены и исследованы зоны гибридизации между близкородственными формами черепах и ящериц в долинах рек Аракс и Куры. Доказано влияние среды обитания на фенотип сухопутных черепах. Изучен эндемизм отдельных изолированных популяций черепах *Testudo graeca armeniaca*. Установлены южные границы распространения болотной черепахи *Emys orbicularis* и изучена их морфологическая и генетическая изменчивость. Установлены новые прогрессивные этапы сетчатой эволюции *Darevskia*. Исследована филогеография комплекса *D. raddei*. Уточнены материнские популяции двуполых видов для некоторых партеногенетических видов. Определены морфологические, скелетохронологические, филогенетические особенности двуполых и партеногенетических видов *Darevskia* в зонах симпатрии. Определен состав паразитофауны скальных ящериц. Доказано, что партеногенетические виды менее заражены паразитами, чем двуполые виды. Определена роль репродуктивной изоляции между близкими формами ящериц внутри родов *Darevskia* и *Lacerta*.

Теоретическое и практическое значение. Работа предоставляет экспериментальную основу для разработки фундаментальных теоретических исследований в слабо изученной области эволюционной биологии, которая может изменить наши представления о схеме развития органического мира. Полученные результаты имеют большое значение для понимания общих проблем эволюционной биологии, гибридного видообразования, концепции вида и др. Новые факты, раскрывающие механизмы быстрого видообразования в процессе сетчатой эволюции, могут быть полезными при разработках и построениях новых схем филогенетических связей животных. Проведенные исследования вносят существенный вклад в уточнение таксономии сложной полиморфной группы ящериц рода *Darevskia* и черепах рода *Testudo*. Исследования естественных партеногенетических популяций раскрывают механизмы выживания клональных животных без генетической рекомбинации, которые могут иметь важное значение в клонировании домашних животных.

Результаты работы могут быть включены в теоретический и практический курс эволюции видов позвоночных животных при преподавании биологических дисциплин. Полученные результаты также важны для разработки стратегии охраны эндемичных популяций рептилий Армении и НКР.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Гибридогенное видообразование имеет важный вклад в формирование богатого биоразнообразия долин рек Аракс и Кура.
2. Сетчатая эволюция скальных ящериц рода *Darevskia* активно протекает в настоящее время и не исключает возможности создания нового полиплоидного двуполого вида.
3. Семь известных партеногенетических видов *Darevskia* образовались в результате гибридизации различных сочетаний пар родительских видов.
4. Партеногенетические виды рода *Darevskia* могут успешно конкурировать с двуполовыми родственными видами и имеют достаточно большой эволюционный потенциал.
5. Успех и скорость симпатрического видообразования зависят от степени репродуктивной изоляции близкородственных видов, степени фертильности гибридов и наличия свободных экологических ниш для новых форм.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на двух пленарных лекциях, 6 устных докладах и 12 стендовых сообщениях отечественных и международных конференций: Научной конференции, посвященной 75-летию кафедры зоологии ЕГУ (Ереван, Армения, 1998), Республиканской научной конференции по зоологии (Ереван, Армения, 1998), 4th Asian Herpetological Conference (Chengdu, China, 2000), Герпетологической конференции в Пущино (Москва, Россия, 2000), Республиканской научной конференции по зоологии (Ереван, Армения, 2001), 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica (Saint-Petersburg, Russia, 2003), 5th International Symposium on the Lacertids (Lipari, Italy, 2004), 1th Ukraine Herpetological Congress (Kiev, Ukraine, 2005), 14th European Congress of Herpetology (Porto, Portugal, 2007), 7th National Congress Societas Herpetologica Italica (Oristano, Italy, 2008), 6th Symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin (Mythimna Lesvos, Greece, 2008), 15th European Congress of Herpetology (Kuşadası, Turkey, 2009), 7th Convegno Nazionale Societas Herpetologica Italica (Chieti, Italy, 2010), 7th International Symposium on the Lacertids of the Mediterranean basin (Palma, Balearic Islands, Spain, 2010), Международной научной конференции “Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа” (Ереван, Армения, 2011), 2nd Mediterranean Congress of Herpetology (Marrakech, Morocco, 2011), 16th European Congress of Herpetology and DGHT Deutscher Herpetologentag (Luxembourg and

Trier, Luxembourg, 2011), 12th International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions (Athens, Greece, 2012).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 42 научные работы, в том числе одна монография.

Структура и объем работы. Работа изложена на 299 страницах компьютерного набора и состоит из вводной части, девяти глав, заключения, выводов и списка литературы. Список цитированной литературы включает 430 наименований. Работа иллюстрирована 75 рисунками и 32 таблицами.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1 ВИДООБРАЗОВАНИЕ И ГИБРИДИЗАЦИЯ

1.1. Классификация процессов видообразования. Приведена классификация процессов видообразования, где наряду с градуализмом, принимающим модель аллопатрического дивергентного видообразования, рассматриваются представления о сальтационном (“квантовом”) видообразовании, осуществляющемся симпатрически.

1.2. Сетчатая эволюция. Рассматриваются основные сведения о сетчатой эволюции, которая включает любые эволюционные процессы, приводящие к тому, что родственные взаимоотношения между видами (или другими таксонами) могут быть выражены в виде сетки, а не древа. Кратко описываются следующие виды сетчатой эволюции: гибридизация, симбиогенез, трансдукция.

1.3. Гибридогенное видообразование у позвоночных. Гибридогенное видообразование, обычное у растений и беспозвоночных, отмечено также у позвоночных животных, таких как рыбы, амфибии, рептилии, примеры семейств которых приводятся в работе. Рассматриваются также примеры гибридизации у птиц. Быстрое гибридогенное видообразование на основе аллополиплоидии отмечается также у млекопитающих.

1.4. Таксономический статус гибридизирующих форм и концепция вида. Кратко рассматриваются проблемы, связанные с определением таксономического статуса гибридизирующих близкородственных форм, а также связанный с этим кризис концепции вида.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы ящериц рода *Darevskia* (2078 особей партеногенетических видов *D. armeniaca*, *D. unisexualis*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*, *D. uzzelli*, *D. bendimahiensis*, *D. sapphirina*, двуполовых видов *D. valentini*, *D. portschinskii* и ящерицы комплекса *D. raddei*, а также межвидовых гибридов), ящериц рода *Lacerta* (185 особей *L. strigata* и *L. agilis*) и черепаха (165 особей *Testudo graeca*, 58 - *Emys orbicularis* и 24 - *Mauraemys caspica*), осуществленные во время экспедиционных и стационарных полевых работ в 1997-2011 гг. на территории Армении, Нагорного Карабаха, Грузии, а также коллекционные материалы биологического факультета Ереванского государственного университета, Института зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА, университета им. Шахида Бехешти в Иране, университета им. Докуз Эйлюль (Измир) и университета им. Аднана Мендереса (Айдын) в Турции, Зоологического музея Александра Кенига в Германии. Большая часть материала была измерена и обработана в полевых условиях, после чего ящерицы и черепахи были отпущены в места их обитания.

Первичный сбор данных и обработка материала включали измерение длины тела ящериц и черепах, взвешивание и фотосъёмку животных. Для генетических исследований ткань хвоста или коготь фиксировали в 96% этаноле, а каплю крови - на фильтровальной бумаге и в виде мазка на предметных стеклах. В местах отлова отмечали координаты, время, погодные условия и биотоп.

Подсчет численности рептилий производили по традиционной методике маршрутного учёта протяженностью в 1 км и методом пробных площадок (20 × 20 м) (Шляхтин, Голикова, 1986; Романов, Мальцев, 2005).

Для **определения возраста** был использован скелетохронологический метод - выявление регистрирующих элементов на окрашенных поперечных срезах бедренных костей (Смирина, 1970, 1989). Для скелетохронологических исследований было использовано 310 особей ящериц, принадлежащих к шести партеногенетическим видам (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*, *D. sapphirina*, *D. unisexualis* and *D. uzzelli*). Помимо скелетохронологии для разных видов ящериц был использован метод выявления возрастных групп по рядам распределения длины тела и признакам полового диморфизма. Для приблизительного определения возраста черепах учитывали длину карапакса, число роговых колец на щитках и степень стертости панциря.

При **изучении особенностей репродуктивных циклов** ящериц были исследованы фенологические особенности развития репродуктивной системы. Изготовлены гистологические препараты гонад с использованием классической

микротехнической методики (Ромейс, 1958). Для каждой ящерицы были измерены следующие параметры: длина тела, длина, ширина и высота основания хвоста, общий вес тела, вес печени, вес и размер жировых тел. У самцов были измерены вес и размеры как семенников, так и придатков семенников, у самок – вес яичника, число и линейные параметры каждого ооцита или яйца. Плодовитость самок определяли по числу яиц в яйцеводах или в кладке. Объем яиц был подсчитан по формуле $V = 4/3 * \pi * (a/2)^3 * (b/2)$, где a - длина, b – ширина яйца. Для изучения репродуктивного цикла двух близких форм, 32 особи *D. r. nairensis* из популяции Ереван и 33 особи *D. r. raddei* из популяции Гегард были отловлены и подвергнуты камеральной обработке.

Кариология 12 гибридов (5 самцов и 7 самок) скальных ящериц была изучена стандартным методом, представленным в работах И.С. Даревского и В.Н. Куликовой (1964), Х. Макгрегора и Ж. Варлея (1986).

Паразитологический метод. Следуя стандартной методике, кровепаразиты ящериц были изучены на мазках периферической крови и на отпечатках печени (Бейер, 1968). Окрашенные по Гимза-Романовскому препараты были изучены под световым микроскопом с 650-кратным увеличением. Число кровяных клеток, зараженных паразитами, были подсчитаны на 2000 здоровых эритроцитах в случайно выбранных полях препарата для каждой особи. Паразитологическое исследование было проведено на 938 особях ящериц, принадлежащих к четырем партеногенетическим и четырем бисексуальным видам рода *Darevskia* из симпатрических и аллопатрических популяций.

Морфометрический метод. При описании внешней морфологии скальных ящериц рода *Darevskia* (1548 особей партеногенетических видов: *D. armeniaca*, *D. unisexualis*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*, *D. sapphirina*, *D. uzzelli*; двуполых видов: *D. valentini*, *D. portschinskii*, комплекса *D. raddei* и 78 гибридных особей) за основу была взята схема 17 промеров и 27 характеристик фолидоза по И. Даревскому (1967), которую для разделения видов внутри рода мы дополнили рядом признаков, используемых другими авторами (Arribas et al., 1997; Arnold et al., 2007). Фолидоз зеленых ящериц рода *Lacerta* (185 особей ящериц *L. agilis* и *L. strigata*) рассматривался по 21 признакам, согласно схеме подсчета, предложенной Е. Ройтбергом (Roytberg, 1994). Морфометрия сухопутных черепах *Testudo graeca* (165 особей) была измерена по 38 признакам по соответствующей схеме О. Туркозан и др. (Turkozan et al., 2003), а морфология пресноводных черепах (58 особей *Emys orbicularis*, 24 - *Mauremys caspica*) оценивалась по 18 показателям, включающим характеристики линейных размеров и пропорций панциря и головы (Fritz et al., 1995).

Молекулярный метод. ДНК 170 особей скальных ящериц (*D. raddei*, *D. portschinskii*, *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. bendimahiensis*) была выделена приблизительно из 30 мг ткани кончика хвоста, следуя стандартному протоколу

с использованием протеиназы К в экстракционном буфере. Для молекулярного анализа кровепаразитов была изучена кровь, взятая от 57 особей скальных ящериц (*D. armeniaca*, *D. valentini*, *D. unisexualis*, *D. nairensis*), фиксированная на фильтровальной бумаге. Для филогенетического анализа были отобраны два фрагмента митохондриальной ДНК, кодирующих гены цитохрома b и надоксиддегидрогеназы ND4 и два фрагмента ядерной ДНК, кодирующих гены MC1R и Cmos. Праймеры для этих генов уже были доступны (Kocher et al., 1989; Fu et al., 1998, 2000). Амплификация и секвенирование всех образцов было произведено с помощью профессиональных установок Macrogen Inc. Выравнивание полученных последовательностей было проведено при помощи программы MAFFT v. 6 (Kato, Toh, 2008), а корректирование - с помощью программы Bio Edit v. 7.0.4.1 (Hall, 1999). Для филогенетического анализа данные обоих генов митохондриальной ДНК были объединены, тогда как результаты каждого гена ядерной ДНК были рассмотрены отдельно. Филогенетические деревья были построены байесовым методом (MrBayes v. 3.1; Huelsenbeck et al., 2001) и методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, PhyML 3.0; Guindon, Gascuel, 2003). Статистическое подтверждение корректности дендрограмм было основано на алгоритме бутстрэп (bootstrap). Для определения времени отделения от наиболее близкого предка основных линий данные двух генов мтДНК (cyt b и ND4) были просмотрены в программе Beast v. 1.6.2. (Drummond and Rambaut, 2007). Для определения молекулярных часов была использована программа Mega v.5 (Tamura et al., 2011).

ДНК черепах *T. graeca* (94 особей) и *E. orbicularis* (6 особей) была выделена из 50 мл крови или 30 мг ткани. Изолированные ДНК были использованы для амплификации фрагмента гена цитохрома b митохондриальной ДНК посредством полимеразной цепной реакции с использованием Taq-полимеразы. При тестировании праймеров было испробовано 4 праймера (cb2f, THR8 и cyt b1, cb3H), но при амплификации использовалось два праймера - cb2f и THR8, с участием которых был амплифицирован участок длиной 1000 bp. Полученные секвенсы вместе с секвенсами из GenBank-а были исследованы и изучены программой BioLign. Филогенетическое древо было составлено в программе Mega 5, используя метод максимального правдоподобия.

Программное обеспечение и статистическая обработка. Для определения координат мест обнаружения животных было использовано электронно-навигационное устройство Magellan 6. Картирование проводилось в геоинформационной системе в программе GIS 9 контурным или точечным методами. Математическая обработка данных проведена общепринятыми методами статистики с использованием электронных таблиц Excel 7.0 и пакета статистических программ Statistica 7.0. Уровень значимости для всех анализов был установлен как $P < 0.05$.

ГЛАВА 3

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГИБРИДНЫХ ЗОН АРМЕНИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

3.1. Географическая характеристика Армянского нагорья и Малого Кавказа. Дается краткое географическое описание Армянского нагорья и Малого Кавказа. Гибридные зоны рассматриваются как часть эколого-географического пространства и как уникальные природные экспериментальные площадки для исследования микроэволюционных процессов в популяциях рептилий.

3.2. Зоны эндемизма и симпатрического видообразования Армянского нагорья и Малого Кавказа. Долина реки Аракс, проходящая в аридных и субаридных областях трех нагорий Передней Азии (Малоазиатского, Армянского и Иранского), характеризуется богатой и своеобразной флорой и фауной. Здесь расположен один из самых активных очагов видообразования во всей Передней Азии. Долины рек Аракс и Кура являются не только одним из важных центров эндемизма, но и одним из самых крупных центров контакта между различными зоогеографическими, фитогеографическими и геологическим районами в Азии (Satunin, 1910; Даревский, 1957, 1967; Tuniyev, 1995; Чхиквадзе, Бакрадзе, 1991). Зоогеографический анализ рептилий позволяет предположить наличие различных генетических линий (кланов) на севере и на юге у близкородственных видов ящериц и черепах из Армении и сопредельных территорий. Соответственно, в местах их вторичных контактов (например на территории Кура-Араксинской низменности) возможны зоны гибридизации, где не исключено симпатрическое видообразование. Среди амфибий и рептилий, имеющих близкородственные формы на исследуемых территориях, возможное гибридогенное видообразование может протекать за счет последовательной гибридизации и интрогрессии генов. В нашей работе мы останавливаемся на микроэволюционных процессах, протекающих у черепах *Testudo graeca* и *Emys orbicularis*, в группе скальных ящериц рода *Darevskia* и зеленых ящериц рода *Lacerta*. Рассматриваются и другие виды амфибий и рептилий Армении, которые также могут образовывать гибридные зоны и требуют отдельного изучения на наличие гибридизации между близкородственными видами.

Кратко представлен зоогеографический анализ рептилий Армении, история формирования их ареалов, с учетом возможности образования гибридных зон.

ГЛАВА 4

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ СУХОПУТНЫХ ЧЕРЕПАХ (*TESTUDO*) АРМЯНСКОГО НАГОРЬЯ И МАЛОГО КАВКАЗА

4.1. Распространение черепах *Testudo graeca*. Ареал редкого и слабо изученного вида средиземноморской черепахи *T. graeca* на территории Армении ограничивается двумя низинами в районе бассейнов рек Кура и Аракс, изолированных горными хребтами, на высотах ниже 1500 м над уровнем моря. Особый интерес в распространении черепах представляет область Кура-Араксинской низменности на территории Нагорного Карабаха, где ареалы двух изолированных подвидов черепах имеют возможность перекрываться из-за отсутствия высокогорных хребтов на пути их соединения, где и возможно образование зон гибридизации. В работе представлены новые локалитеты средиземноморской черепахи на территориях Республики Армения и Нагорно-Карабахской Республики.

4.2. Систематика черепах *Testudo graeca*. Систематика средиземноморской черепахи очень запутана, сложна и до сегодняшнего дня вызывает бурные дебаты. Из-за широкого ареала, охватывающего три континента, и многообразия сред обитания в различных ландшафтах и в разных климатических условиях, имеется множество форм этого вида, в разнообразии которого достаточно сложно разобраться из-за его экологической пластичности и малой генетической вариабельности. На территории Армении и НКР обитают две формы: на севере Армении - подвид *T. g. iberica*, а на юге - *T. g. armeniaca*, где армянский подвид наиболее отличается от всех остальных подвидов и кладов как генетически, так и морфологически (Parham et al., 2006; Fritz et al., 2009; Turkozan, 2010).

4.3. Разнообразие морфологических форм *Testudo graeca* в долине реки Аракс. Несмотря на то, что средиземноморская черепаха встречается вдоль всего течения реки Аракс, вид разбит на географически изолированные популяции, которые морфологически отличаются друг от друга. Черепахи из западных (Турция и юго-западная Армения) и восточных популяций (южная Армения, НКР и северо-западный Иран вдоль реки Аракс) отличаются по окраске и форме панциря. У западных популяций наблюдается панцирь с низким куполом, что является отличительной чертой армянского подвида средиземноморских черепах, в то время как у черепах, обитающих восточнее, высота панциря имеет широкий диапазон изменчивости. Так, среди наших выборок, наименее низкий панцирь имели черепахи из восточной Турции в долине г. Арарат, в то время как среди иранских популяций не было отмечено ни единого случая наличия

низкокупольного панциря. Сравнение высоты панциря среди самок черепах из Турции и юга НКР показало их достоверное отличие ($P < 0.05$).

Морфологический анализ признаков черепах долины реки Аракс методом главных компонент позволил выделить две группы, которые объединяют черепах из восточных и западных популяций соответственно. Согласно дискриминантному анализу данных факторных координат морфометрических признаков, соотнесенных к длине карапакса, между популяциями черепах из Турции (Арагатская долина), юго-западной Армении (две популяции в Арагатском и Армавирском районах - Арагатская долина) и НКР (долина р. Аракс) было обнаружено достоверное отличие ($F_{24.38} = 20.9$, $P < 0.0001$), где популяция из НКР показывает наибольшие отклонения морфологических признаков от остальных (рис. 1).

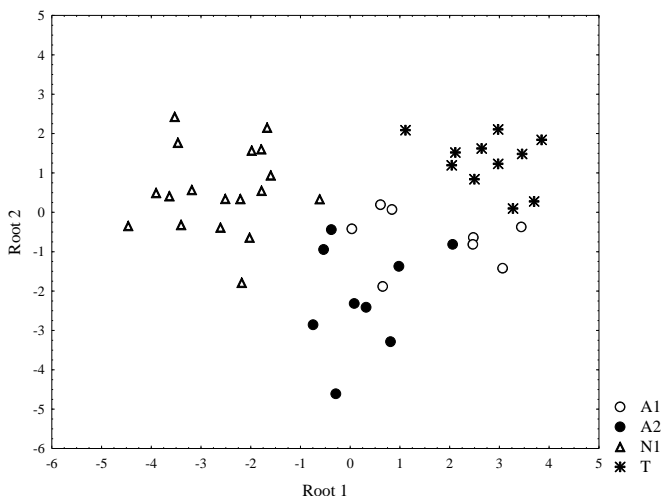


Рис. 1. Диаграмма рассеивания канонических переменных морфологических признаков черепах из четырех популяций: A1 – Армения, окр. с. Вананд, A2 – Армения, окр. с. Уртцадзор, N1 - НКР, окр. с. Тцоби, T - Турция, окр. г. Аралик.

Ареал распространения черепах вдоль реки Аракс по климату и типам ландшафта мы разделили на три основные области (рис. 2). Первая область - умеренно засушливая Арагатская равнина и ее предгорья, которые делятся рекой Аракс на территории, принадлежащие юго-западной Армении и восточной Турции, где обитают типичные низкокупольные *T. g. armeniaca*. Вторая область - субтропическая, полусухая долина в южных регионах Армении, в Нагорно-Карабахской Республике и в северном Иране, где существует зона симпатрии между двумя подвидами *T. g. armeniaca* и *T. g. ibera*. Именно в

данной области отмечено разнообразие форм черепах от низкокупольных, схожих с армянским подвидом, до высококупольных, схожих с иберийским подвидом, а также множество промежуточных форм. Интересно отметить, что в зоне полупустынь с рыхлой почвой встречаются типичные представители *T. g. armeniaca*, в то время как в зоне степей в предгорьях встречаются разнообразные морфотипы, зачастую трудно относимые к одному из подвидов. На территории Ирана также встречались смешанные морфотипы, среди которых большинство черепах, согласно их морфологии, можно было отнести к подвиду \square . *g. buxtoni* Третья область - умеренно влажная зона предгорий в НКР, где отмечен морфотип черепах, схожий с *T. g. iberica*.

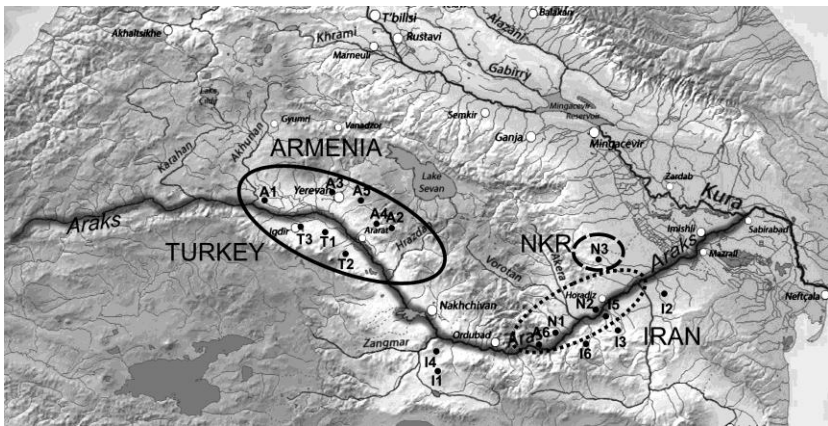


Рис. 2. Зоны распространения черепах в долине реки Аракс.

Сплошная линия - “область 1”, пунктирная линия - “область 2”, прерывистая линия – “область 3”.

Таким образом, в долине реки Аракс можно наблюдать яркую картину разнообразия экологических ниш и связанных с ними морфотипов одного вида сухопутной черепахи, где, возможно, протекают процессы симпатрического видообразования.

4.4. Генетическое разнообразие черепах Армении, Нагорного Карабаха и северного Ирана. На основе молекулярного филогенетического анализа маркеров митохондриальной ДНК (цитохром b) исследованные черепахи были разделены на 3 основные группы, согласно их подвидовой принадлежности: \square . *g. armeniaca*, *T. g. iberica*, *T. g. buxtoni* (рис. 3).

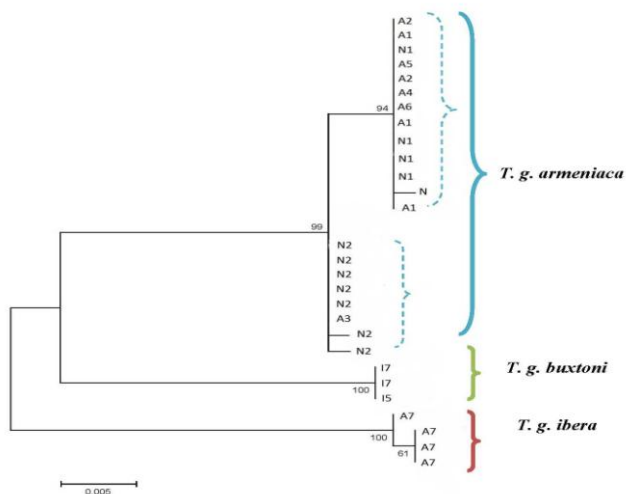


Рис. 3. Диаграмма филогенетического дерева черепах *Testudo graeca* (А 1-6 – популяции из южной Армении, А 7 – северной Армении, N – НКР и I - Ирана).

Среднее значение коэффициента сходства между подвидами варьировало в пределах 3.7-5%. Однако внутри подвида *T. g. armeniaca* можно выделить две подгруппы, где расстояние между ними составило 0.7%: “чистые” *T. g. armeniaca* из Араратской долины, юга Армении и НКР и особи со “смешанным” генотипом, где имеющийся сдвиг можно объяснить за счет потока генов от северной формы *T. g. iberica* в южную - *T. g. armeniaca*.

Полученные результаты молекулярного филогенетического исследования хорошо согласуются с данными морфологии и с биотопической приуроченностью различных популяций черепах вдоль реки Аракс.

4.5. Заметки по экологии *T. g. armeniaca*. В данной подглаве представлены данные наблюдений над фенологией редкого малоизученного подвида черепах.

4.6. Численность и природоохранный статус средиземноморской черепахи. Во всех исследуемых популяциях отмечена низкая плотность черепах (1-4 особи на гектар в зависимости от популяции). Наиболее уязвимыми являются популяции Араратской долины Армении, где существует угроза полного истребления вида, что, в свою очередь, грозит невозможной утратой уникального генофонда эндемичных форм черепах.

ГЛАВА 5

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ПРЕСНОВОДНЫХ ЧЕРЕПАХ ДОЛИНЫ РЕКИ АРАКС

На территории Армении болотная черепаха *Emys orbicularis* (Emydidae) встречается крайне редко, в отличие от широко распространенной на севере и юге республики каспийской черепахи *Mauremys caspica* (Geoemydidae), где основным ограничивающим фактором распространения является высота обитания до 1000 м над уровнем моря. В работе представлены новые данные о распространении пресноводных черепах в Армении и НКР, в том числе координаты локалитетов болотной черепахи в долине реки Аракс.

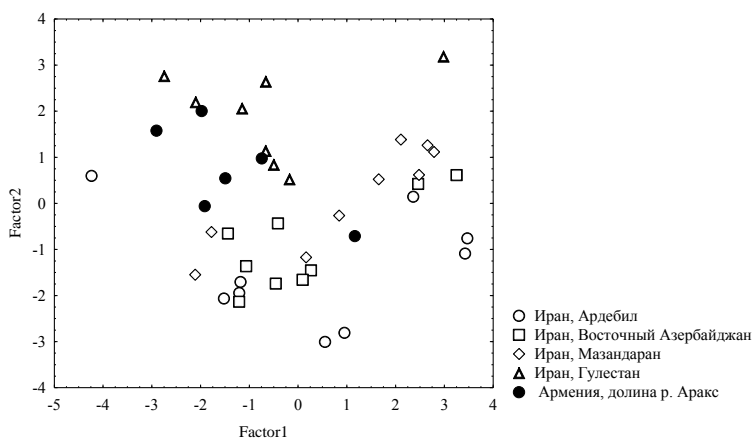


Рис. 4. Диаграмма рассеивания морфологических признаков *E. orbicularis* из Армении и Ирана в пространстве двух главных факторов.

Анализ морфологических признаков болотной черепахи из Армении, НКР и Ирана показал их схожесть. Черепахи с берега реки Аракс оказались фенотипически ближе к наиболее удаленной популяции из провинции Гулестан в Иране (рис. 4), что возможно объясняется влиянием на морфологию субоптимальных условий среды обитания на границе ареалов. Определение подвидовой принадлежности болотной черепахи из Армении и НКР оказалось сложным, поскольку в долине реки Куры проходит зона вторичной интеграции *E. o. orbicularis* и *E. o. persica*. Так, морфологические признаки (в частности, оранжевый зрачок) болотной черепахи, отловленной нами в Мартунинском районе НКР, указывают на возможную принадлежность ее к номинативному подвиду. Возможно, что между этими двумя формами в долине реки Аракс протекают процессы гибридизации.

Образование новых форм путем сетчатой эволюции включает несколько этапов. На первом этапе происходит гибридизация между двумя близкими родительскими видами, в результате чего образуется новый диплоидный партеногенетический вид (Азелл, Даревский, 1974; Darevsky et al., 1985 и др.). На втором этапе в результате гибридизации диплоидных партеногенетических самок с самцами одного из родительских видов образуются триплоидные гибриды. Триплоидные гибриды, в свою очередь, получают возможность спариваться с родительскими видами, в результате чего образуются тетраплоидные мужские и женские гибриды, которые в дальнейшем, теоретически, могут формироваться в самостоятельные полноценные бисексуальные виды.

6.2. Зоны симпатрии партеногенетических видов. Зоны симпатрии между двумя или тремя партеногенетическими видами являются наиболее частыми и простираются на значительные территории. Наиболее часто и полно перекрываются ареалы *D. armeniaca* и *D. dahli* на севере Армении. Имеется также несколько зон симпатрии между *D. armeniaca* и *D. unisexualis*, *D. armeniaca* и *D. rostombekowi*, а также *D. dahli* и *D. rostombekowi*, *D. uzzelli* и *D. unisexualis*, *D. armeniaca* и *D. uzzelli*. Известны две популяции, где на одной территории можно обнаружить три партеногенетических вида одновременно: *D. armeniaca*, *D. dahli* и *D. rostombekowi*. Среди партеногенетических видов скальных ящериц самым распространенным видом является *D. armeniaca*, который имеет наиболее широкий ареал и множество зон совместного обитания с другими видами рода *Darevskia*. В течение последнего десятилетия в местах синтопии отмечено увеличение числа особей *D. armeniaca*, а также активный захват новых территорий этим видом. Возможно, что успешность *D. armeniaca* по сравнению с другими является результатом удачного сочетания генов трех двуполых видов: *D. valentini*, *D. derjuigini* и *D. saxicola*, где последние два перечисленных вида являются родительскими видами для гибридного двуполого вида *D. mixta* (Даревский, 1967), который, в свою очередь, является материнским видом для партеногенетического вида *D. armeniaca*.

6.3. Видообразование в зонах симпатрии между двуполыми и партеногенетическими видами. Явление гибридизации между партеногенетическими и двуполыми видами в группе скальных ящериц встречается довольно часто. Данные зоны гибридизации находятся в горных районах центральной Армении на высоте от 1800 до 2000 м над уровнем моря. Зоны симпатрии занимают небольшие области периферии ареалов исследуемых видов. Особый интерес представляет популяция в окрестностях города Апаран, где была обнаружена зона гибридизации скальных ящериц между

партеногенетическими *D. armeniaca*, *D. unisexualis* и двуполым видом *D. valentini*. С 1994 г. мы проводили мониторинг этой смешанной популяции, где изучали колебания численности, некоторые вопросы их экологии, а также морфологию, кариологию, особенности строения репродуктивной системы, степень зараженности паразитами гибридов и их родительских видов. В течение 12 лет здесь было собрано более 90 гибридных особей *D. valentini* x *D. armeniaca* и *D. valentini* x *D. unisexualis*, где в 1994 году соотношение гибридов к числу отловленных ящериц составляло 17%, в 1999 году – 56%, в 2003 – 42%, в 2004 – 52%, в 2006 – 48% и в 2011 – 12%. Отметим, что в других зонах синтопии между двуполыми и партеногенетическими видами, гибриды составляют около 10 - 15% (Darevsky et al., 1985). Среди различных гибридизирующих пар видов скальных ящериц наиболее часто образует межвидовые гибриды пара *D. valentini* и *D. unisexualis*. Расширение ареала *D. armeniaca* и замещение ими в зоне синтопии особей *D. unisexualis*, возможно, является причиной снижения количества гибридов в этой зоне в последние годы исследуемого нами периода.

За последнее десятилетие среди гибридов кроме стерильных самок и особей с признаками обоих полов были обнаружены самцы и самки с полностью развитой репродуктивной системой. Кариологический анализ гибридов выявил как триплоидных особей, так и тетраплоидную особь со смешанными признаками *D. valentini* и *D. unisexualis*, что указывает на наличие прогрессивных этапов сетчатой эволюции в группе скальных ящериц и потенциальную возможность к дальнейшей эволюции.

6.4. Гетерозис гибридов скальных ящериц рода *Darevskia*. Сравнительный анализ размеров тела гибридов и их родительских видов в каждой возрастной группе показал, что первому поколению гибридов характерен гетерозис, в то время как сравнительно мелкие размеры тетраплоидной особи говорят о том, что гибриды второго поколения не сохраняют гетерозисную силу.

6.5. Эволюционные перспективы гибридов между партеногенетическими и двуполыми видами ящериц рода *Darevskia*. Партеногенетические триплоидные гибриды среди ящериц рода *Darevskia* на сегодняшний день не обнаружены, в отличие от группы ящериц из родов *Cnemidophorus* (Cuellar, 1971 и др.), *Hemidactylus* (Ota et al, 1989) и других. Для триплоидных гибридов скальных ящериц дальнейшая эволюционная перспектива состоит в приобретении ими частичной или полной фертильности (Даревский и др., 1977). Наиболее успешными парами, способными к дальнейшей сетчатой эволюции, являются двуполый вид *D. valentini* и партеногенетический вид *D. unisexualis*, а также двуполый вид *D. raddei* и партеногенетический вид *D. rostombekowi*. Именно эти пары чаще всего образуют фертильные триплоидные гибриды. В

случае, если мужские или женские особи триплоидных гибридов окажутся плодовитыми, может произойти возвратное скрещивание как с диплоидными родительскими формами, так и с триплоидами и, в таком случае, могут возникнуть тетраплоидные виды с восстановленной бисексуальностью. В комплексе видов *Darevskia* тетраплоидный вид на сегодняшний день не образовался, что, возможно, связано с молодостью партеногенетических видов этого комплекса, которые образовались около 10 тысяч лет назад (Даревский, 1995). Появление плодовитых самцов среди триплоидов, а также гибридных самок, откладывающих яйца, и, как результат, появление единичных случаев тетраплоидных особей указывает на то, что в этой группе рептилий в настоящее время протекают процессы гибридного видообразования и сетчатая эволюция.

6.6. Симпатрическое видообразование популяции двуполых видов скальных ящериц рода *Darevskia*.

В зонах совместного обитания двуполых видов скальных ящериц могут протекать процессы первой ступени сетчатого видообразования, во время которой формируются партеногенетические виды. Из 15 известных двуполых видов *Darevskia* только четыре являются основателями партеногенетических видов и поддерживают процессы сетчатой эволюции. Современные ареалы двуполых видов образуют довольно малочисленные зоны симпатрии. Так, зоны гибридизации между *D. valentini* и *D. mixta*, а также *D. portschinskii* и *D. mixta*, которые в прошлом дали начало видам *D. armeniaca* и *D. dahli* соответственно, на сегодняшний день отсутствуют. Из известных нам зон совмещения *D. valentini* и *D. nairesnis* промежуточные формы не образуются, что объясняется репродуктивной изоляцией в результате одновременного созревания гонад (Даниелян, 1965, 1989). Смешанная популяция *D. portschinskii* и *D. raddei*, где совместно обитают два вида, родительских для партеногенетического вида *D. rostombekowi*, была найдена в Шаумянском районе Нагорного Карабаха. Здесь зона перекрытия обоих видов, где протекают процессы гибридизации, достаточно широкая. Соответственно, данная зона гибридизации является наиболее перспективной из известных нам симпатрических популяций, где “de novo” может образоваться партеногенетический вид. Состав смешанной популяции на 41.5% состоит из *D. portschinskii*, на 43.1% - из *D. raddei*, и на 15.4% - из гибридных особей, которые по морфологическим признакам невозможно отнести к одному из двух видов. Интересно отметить тот факт, что все межвидовые гибриды представлены плодовитыми самками и определяются по характерным признакам фоллидоза. Морфологические характеристики самок и самцов как *D. portschinskii*, так и *D. raddei* также имели отклонения в сравнении с аллопатрическими популяциями.

ГЛАВА 7

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНИЯ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА *DAREVSKIA*

Семь партеногенетических видов скальных ящериц рода *Darevskia* распространены на Армянском нагорье, в частности, в центральной и северной части Армении, в южной части Грузии и в восточной части Анатолии. Как доказывают многочисленные исследования, образование партеногенетических видов происходило в ходе гибридизации близкородственных бисексуальных видов, и данные виды являются результатом сетчатой эволюции (Даревский, 1964, 1993). Однако не все вопросы, связанные с их гибридизацией, выяснены. Среди наиболее актуальных вопросов на первом месте стоит вопрос «где и когда появились гибридные однополые виды».

7.1. Гипотезы происхождения различных партеногенетических видов от одной родительской пары видов. Согласно литературным данным (Murphy et al., 1996; Гречко и др., 1997, 2000; Fu et al., 1997, 2000), одна и та же пара отцовского вида *D. valentini* и материнского вида *D. raddei* дали начало четырем партеногенетическим видам - *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. bendimahiensis*, *D. sapphirina*. Можно ли это объяснить тем, что различные комбинации генов одних и тех же родительских пар видов дали начало настолько отличным однополым формам, что далее они были описаны как отдельные виды? Являются ли четыре вида всего лишь клонами одного вида? Возможно ли, что родительские пары, участвовавшие в гибридизации, определены неверно и родительская пара *D. valentini* и/или *D. raddei* имеет сложную структуру и состоит из комплекса подвидов или даже видов? В литературе можно найти поддержку для всех трех гипотез, однако однозначного ответа нет. Рассмотрим эти три гипотезы.

7.2. Степень дифференциации партеногенетических видов. С целью изучения сходства или различия партеногенетических видов *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. sapphirina* и *D. bendimahiensis*, происходящих от гибридизации *D. valentini* x *D. raddei*, мы провели сравнительный анализ их морфологии, скелетохронологии и молекулярных данных.

Морфометрический анализ. Морфометрический анализ поддержал гипотезу о том, что *D. unisexualis* и *D. uzzelli* скорее всего являются клонами одного вида, а *D. sapphirina* рассматривается как отдельный вид. Морфометрический анализ признаков ящериц методом главных компонент разделил исследуемые виды на две группы: 1) *D. sapphirina* и 2) *D. unisexualis*, *D. uzzelli*. Дискриминантный анализ фолидоза трех видов выявил разделение $F_{(38,186)}=22.143$ $P < 0.0000$ на три

группы (рис. 6). Аналогичные результаты показал анализ меристических данных особей трех видов.

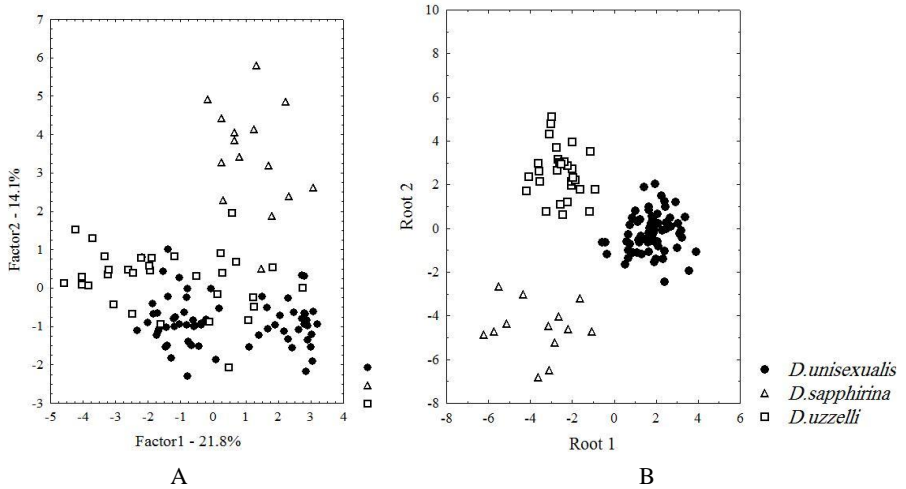


Рис. 6. Диаграмма рассеивания (А) факторов анализа главных компонент и (В) канонических переменных признаков фолидоза трех партеногенетических видов.

Кластерный анализ данных фолидоза различных популяций *D. unisexuаlis*, *D. uzzelli* и *D. sapphirina* показал, что *D. sapphirina* отделяется от первых двух видов (рис. 7). Выяснилось, что межпопуляционные отличия *D. unisexuаlis* и *D. uzzelli* оказались более выраженными, чем межвидовые, и *D. unisexuаlis* из Турции оказался ближе к *D. uzzelli*, чем к *D. unisexuаlis* из Армении, в то время как синтопичные *D. unisexuаlis* и *D. uzzelli* в Турции достоверно отличались друг от друга.

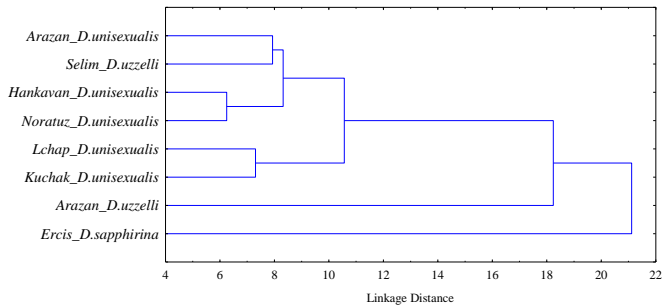


Рис. 7. Кластерный анализ квадратичных расстояний Махаланобиса различных популяций *D. unisexuаlis*, *D. uzzelli*, *D. sapphirina*.

Скелетохронология. По темпу эндостальной резорбции шесть изученных партеногенетических видов разделились на три следующие группы:

1) *D. unisexualis* и *D. uzzelli* - имеют наиболее низкий темп резорбции, которая зачастую (53%) не затрагивает ни одной линии в периостальной кости;

2) *D. armeniaca*, *D. dahli*, и *D. rostombekowi* - имеют средний темп резорбции, которая не затрагивает сеголеточную линию в 8%, 11% и 9% случаев соответственно;

3) *D. sapphirina* отличалась от всех исследованных видов (как партеногенетических, так и двуполых) высоким темпом эндостальной резорбции, которая в 98% случаях полностью разрушает сеголеточную линию и линию первой зимовки.

Таким образом, среди исследованных видов *D. sapphirina* имела более узкий слой периостальной кости, чем у *D. unisexualis* ($P < 0.001$) и *D. uzzelli* ($P < 0.001$). Между размерами тела взрослых особей шести партеногенетических видов в каждой возрастной группе не было найдено достоверных различий $F_{15, 206} = 1.08$, $P = 0.38$. Однако, среди партеногенетических видов скальных ящериц *D. rostombekowi* имела наименьшую длину тела в каждой возрастной группе, *D. dahli* и *D. sapphirina* - среднюю, а *D. uzzelli*, *D. unisexualis* и *D. armeniaca* - сравнительно крупные размеры тела.

Молекулярный анализ. Согласно данным анализа фрагментов мтДНК, отличия между *D. uzzelli* Аразан (Турция), *D. unisexualis* Аразан (Турция) и *D. unisexualis* Норатуз (Армения) найдены не были. Данные по исследованию ядерной ДНК (фрагмент MC1R) также показали слабые отличия между видами *D. uzzelli* и *D. unisexualis*. Согласно филогенетическому анализу ядерного гена MC1R и мтДНК, материнский гаплотип *D. unisexualis* и *D. uzzelli* близок к особям двуполого подвида *D. raddei nairensis* из популяции на склонах горы Арагац (крепость Амберд). Ближе всего к партеногенетическому виду *D. bendimahiensis*, согласно анализу ядерной и митохондриальной ДНК, оказались особи двуполого подвида *D. raddei vanensis* из окрестностей озера Ван. Вторые гаплотипы ядерной ДНК трех рассмотренных партеногенетических видов соответствуют отцовским видам, участвующим в гибридизации. Интересно отметить, что *D. unisexualis* и *D. bendimahiensis* разделили тот же отцовский гаплотип, в то время как *D. uzzelli* имел гаплотип, отличный от первых двух (рис. 8).

Таким образом, обобщая данные морфологического и генетического анализов, можно предположить, что все четыре вида - *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. bendimahiensis* и *D. sapphirina* являются результатом отдельных случаев гибридизации. Схожие по морфологии *D. unisexualis* и *D. uzzelli* также являются результатом гибридизации с участием различных отцовских видов, а не мутацией первоначально образовавшейся формы.

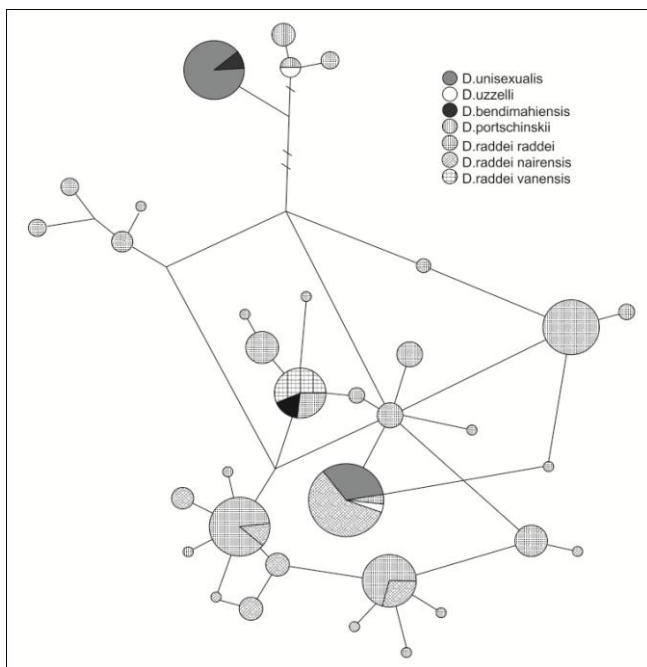


Рис. 8. Филогенетическая сеть MC1R гаплотипов ядерной ДНК ящериц из популяций комплекса *D. raddei* и партеногенетических видов *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. bendimahiensis*. Размер окружности пропорционален частоте яДНК в выборке.

7.3. Таксономический статус комплекса *D. raddei*. Комплекс *D. raddei* является материнским видом как минимум для пяти партеногенетических видов - *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. bendimahiensis*, *D. sapphirina* и *D. rostombekowi*. Однако филогенетические взаимоотношения внутри комплекса *D. raddei* являются достаточно запутанными. На всем ареале обитания данный комплекс обладает широкой фенотипической изменчивостью. Среди многообразия форм выделяют подвиды *D. r. nairensis*, который обитает в центральной Армении и частично заходит на территорию Турции, и *D. r. vanensis*, ареал которого охватывает территории, прилегающие к озеру Ван.

Вопрос о систематическом положении двух форм скальных ящериц “*raddei*” и “*nairensis*” неоднократно обсуждался в литературе и до настоящего времени остается спорным. Согласно литературным данным (Даревский, 1967; Даниелян, 1989), откладка яиц и вылупление сеголеток у формы “*nairensis*” происходит приблизительно на месяц позже по сравнению с “*raddei*”. Мы провели изучение

двух аллопатрических популяций этих форм, расположенных на расстоянии 24-25 км друг от друга: “*nairensis*” из города Ереван в ущелье реки Раздан (1006 м н. у. м.) и “*raddei*” из окрестностей Гегардского монастыря, в ущелье реки Азат (1940 м н.у.м.). Данные динамики развития репродуктивной системы самцов и самок показали незначительное отличие в развитии гонад и связанных с репродуктивной системой органов накопления питательных веществ (жировых тел и печени) у двух близких форм (ANOVA, $P = 0.99$), где представители формы “*nairensis*” на 7-10 дней ранее, чем “*raddei*”, приступают к размножению и быстрее заканчивают. Выявленный сдвиг репродуктивного цикла у двух форм является скорее всего результатом влияния на фенологию высокогорного микроклимата популяции “*raddei*” из Гегарда по сравнению с популяцией “*nairensis*” из Еревана, что указывает на отсутствие репродуктивной изоляции в случае их симпатрии и не может служить аргументом в пользу их видового ранга.

Филогенетический анализ комплекса *D. raddei*. Для дальнейшего рассмотрения филогенетических взаимоотношений внутри комплекса *D. raddei* был проведен молекулярный анализ двух фрагментов митохондриальной ДНК (цитхром b и ND4) и двух фрагментов генов ядерной ДНК (MC1R и Cmos). Филогеографический анализ показал, что филум общего предка комплекса *D. raddei* не делится на монофилетические ветви *nairensis*, *raddei* и *vanensis* и, следовательно, не образует отдельных кластеров. Однако, внутри комплекса имеется дифференциация популяций в соответствии с географической локализацией, которая обозначена буквами от А до Н, где можно выделить пять кланов:

1. особи *D. r. raddei* и *D. r. nairensis* из северной и центральной Армении и Грузии (ветви А и В);
2. ящерицы *D. unisexualis* и *D. uzzelli*, а также *D. r. nairensis* из крепости Амберд (склоны горы Арагац) и окр. г. Талина центральной Армении (ветви С и D);
3. особи *D. r. raddei* из Турции, *D. r. vanensis* из Турции и Ирана и партеногенетический вид *D. bendimahiensis* (ветви Е и F);
4. все популяции *D. r. raddei* из южной Армении, включая склоны Гегамского хребта, ящерицы из Нагорного Карабаха и из провинции Ардабил в северном Иране (ветвь G);
5. популяции *D. r. raddei* из северо-западного Ирана вблизи с границей с Арменией (ветвь H).

Среди двух генов MC1R и Cmos ядерной ДНК, первый показал бóльшую изменчивость, чем второй маркер. В сети MC1R могут быть найдены некоторые кластеры дерева мтДНК, которые также показывают на некоторое географическое распределение. Согласно данным наших исследований, наиболее древняя форма комплекса *D. r. raddei* находится в долине реки Аракс, на

территории Ирана. Данная форма распространилась через хребты Малого Кавказа на север, где на севере Армении и в Грузии обитает наиболее молодая ветвь комплекса, а на юге Армении и в Иране - наиболее древняя. Возможно, что расселение комплекса *D. raddei* с юга на север шло отдельно - через территорию Армении и через восточную Турцию и склоны г. Арагац. Среди рассматриваемых форм комплекса, *D. r. nairensis* сохранила более древние признаки, чем *D. r. raddei*.

7.4. Время возникновения партеногенетических ящериц. Степень дивергенции митохондриального генома между особями материнского бисексуального вида и партеногенетического вида позволяет определить возраст однополого вида. Согласно данным наших исследований, возраст партеногенетических видов *D. unisexualis*, *D. uzzelli* является схожим и равным 6800 годам, в то время как возраст *D. bendimahiensis* мы оценили в 9900 лет. Среди *D. unisexualis*, *D. uzzelli* и *D. bendimahiensis* наибольший ареал занимает *D. unisexualis*. Однако по нашим подсчетам *D. bendimahiensis* из окрестности озера Ван оказался более древним. Возможно, это реликтовая популяция. Наши данные согласуются с данными К. Морица и др. (Moritz et al., 1992), согласно которым возраст партеногенетических видов оценивается приблизительно в 5000 лет. Интересно также, что подтвердился вывод Д. Малышевой (2006) о том, что *D. rostombekowi* является наиболее древним партеновидом, материнским видом которого являются особи комплекса *D. raddei*. Поскольку радиация *D. raddei* шла в направлении от юга на север и запад, то появление *D. rostombekowi* следует искать на юге Армении. Радиация *D. raddei* происходила в течение достаточно длительного времени, а разница в возрасте между наиболее древней популяцией на юге и наиболее молодой в Грузии составляет более 37000 лет.

Таблица 1.
Оценка возраста общего начального предка некоторых скальных ящериц рода *Darevskia* - TMRCA (в миллионах лет).

Группа видов	Линия	TMRCA	SD
<i>D. r. raddei</i> и <i>D. r. nairensis</i> из северной и центральной Армении	A	0.253	2.52
<i>D. r. raddei</i> из центральной Армении и Грузии	B	0.176	1.30
<i>D. unisexualis</i> , <i>D. uzzelli</i> из Армении и Турции	C	0.068	4.18
<i>D. r. nairensis</i> со склонов г. Арагац	D	0.113	7.95
<i>D. raddei vanensis</i> из окр. оз. Ван	E	0.062	3.89
<i>D. bendimahiensis</i> из окр. оз. Ван	F	0.099	8.13
<i>D. raddei</i> из южной Армении, НКР, северного Ирана	G	0.549	2.47

ГЛАВА 8 ЭВОЛЮЦИЯ КЛОНАЛЬНЫХ ВИДОВ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*

8.1. Сравнительный анализ зараженности паразитами партеногенетических и двуполовых видов скальных ящериц.

Ни одна из множества существующих теорий и гипотез, объясняющих преобладание полового размножения над однополым на сегодняшний день не является доказанной (Judson, Normark, 1996; Doncaster et al., 2000 и др.). Эколого-генетическая модель утверждает, что двуполость является адаптацией к перемене среды. В частности, в системе «паразит—хозяин» теоретически должно происходить бесконечное микроэволюционное состязание, напоминающее бег на месте, в ходе которого хозяин постоянно совершенствует средства “защиты”, а паразит - средства “нападения”. Так, один из вариантов гипотезы “Красной Королевы” (Red Queen) Ван Валена (Van Valen, 1973) предполагает, что в основе возникновения полового размножения лежит необходимость живого организма постоянно создавать генотипы, устойчивые против быстро развивающихся патогенных микроорганизмов и паразитов, «нацеленных» на наиболее распространенный генотип. В противоположность этому, однополые виды клонально без изменений наследуют генотипы, к которым, в результате длительной сопряженной эволюции, успел адаптироваться тот или иной паразит. Как следствие, партеногенетические виды теоретически должны быть более склонны к заражению паразитами, чем двуполые (Moritz, 1991), что может служить фактором, способствующим возможному вымиранию партеногенетических видов. Изучение естественной модели, где партеногенетические скальные ящерицы рода *Darevskia* разделяют с бисексуальными видами среду обитания и могут подвергаться заражению тех же видов паразитов, является идеальной для исследования вопроса стратегии взаимодействия хозяин-паразит у видов с двумя различными способами размножения и проверки гипотезы “Красной Королевы”.

Кровепаразиты скальных ящериц Армении. Всех паразитов, видимых под световым микроскопом, мы разделили на 6 морфотипов. В крови скальных ящериц были отмечены представители двух семейств из трех известных паразитируемых у рептилий гемогрегарин: *Hepatooon* Miller, 1908 (Eucoccidiorida, Hepatozoidae) и *Karyolysus* Labbé, 1894 (Eucoccidiorida, Karyolysidae), а также единичный случай заражения жгутиковым простейшим *Sauroleishmania* sp. Ranque, 1973 (Trypanosomatida, Trypanosomatidae). Предварительный генетический анализ кровепаразитов крови скальных ящериц выявил только одну группу гемогрегарин рода *Hepatooon*. В наших образцах среди 699 особей зараженных ящериц 32% содержали единственную форму

паразита, 35% имели два различных типа, 21% - одновременно три формы, 9% содержали четыре формы паразитов, и 2% были инфицированы пятью различными формами кровяных паразитов. Паразит 6-го типа чаще всего заражал ящериц (45% случаев среди 699 инфицированных животных), далее следуют гемопаразиты 5-го типа (19%), 3-го типа (14%), 1-го типа (9%), 2-го типа (8%), реже всего встречался паразит 4-го типа (6%). Анализ состава паразитов по формам, в зависимости от обитания в симпатрической или аллопатрической популяции, не выявил общей закономерности как среди партеногенетических, так и среди двуполых видов. Интересно отметить, что у близкородственных подвидов *D. r. raddei* и *D. r. nairensis* отмечена совершенно отличная картина зараженности паразитами. Как партеногенетические, так и двуполые виды ящериц были подвержены заражению одних и тех же форм паразитов. Для подтверждения достоверности отличия степени интенсивности заражения паразитами в симпатрических популяциях мы провели множественное попарное сравнение самок двуполых видов с ящерицами партеногенетических видов. Результаты наших исследований показали, что вопреки представленной выше гипотезе “Красной Королевы”, партеногенетические виды скальных ящериц в изученных популяциях не страдают от пресса паразитов в большей степени, чем двуполые виды. В большинстве изученных смешанных популяций партеногенетические виды достоверно меньше заражены, чем двуполые виды. Так, согласно непараметрическому дисперсионному анализу ANOVA по Краскелу-Уоллису, партеногенетические виды достоверно меньше заражены кровяными паразитами в симпатрических зонах Кучак (*D. unisexualis*, *D. armeniaca*, *D. valentini*; $H_{2, 749} = 111.39$, $P < 0.0001$), Лчап (*D. unisexualis*, *D. r. nairensis*; $H_{1, 678} = 8.6$, $P < 0.01$), Лчашен (*D. armeniaca*, *D. valentini*, *D. r. nairensis* $H_{2, 200} = 35.1$, $P < 0.001$) и Степанаван (*D. dahli*, *D. portschinskii*; $H_{1, 520} = 10.21$, $P < 0.01$), а в популяции Сотк достоверных отличий нет (*D. armeniaca*, *D. valentini*; $H_{1, 329} = 5.61$, $P = 0.06$).

Для анализа восприимчивости партеногенетических ящериц к паразитам, а также их сравнения с двуполыми видами, необходимо ответить на вопрос является ли экстенсивность и интенсивность заражения видоспецифичной чертой или суть только в способе размножения? Для выяснения этой задачи мы сравнили посредством многомерного дисперсионного анализа два двуполых вида *D. raddei* и *D. portschinskii*, которые совместно обитают на одной территории в НКР, а следовательно с одинаковой вероятностью могут быть заражены паразитами, и на которых влияют одинаковые условия среды обитания. Оказалось, что представители *D. raddei* достоверно чаще заражены, чем ящерицы вида *D. portschinskii* ($F_1 = 30.76$; $P < 0.001$). Возможно, полученные нами данные свидетельствуют о том, что сопряженные отношения с паразитами у представленных видов различаются в ходе эволюции, и по неизвестным

причинам, ящерицы *D. portschinskii* оказались более резистентными к заражению паразитами, чем ящерицы *D. raddei*.

8.2. Перспективы эволюции партеногенетического размножения.

Анализируя литературные данные зараженности паразитами партеногенетических и двуполовых видов, проведенных на других видах ящериц, можно наблюдать противоречивую картину интенсивности зараженности и их восприимчивости к паразитам (Moritz et al., 1991; Hanley et al., 1995). По всей вероятности, партеногенетические виды имеют собственные пути сопряженной эволюции и контроля над паразитами, а также механизм, направленный на отсеивание вредных мутаций и накопление полезных. В данной подглаве мы рассматриваем основные гипотезы, которые могут объяснить долговременность существования облигатного партеногенеза среди популяций скальных ящериц.

ГЛАВА 9 МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЗОНЕ СИМПАТРИИ ЗЕЛЕННЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *LACERTA*

Симпатрическое видообразование зеленых ящериц рода *Lacerta* и их возможная гибридизация уже более 30 лет обсуждается в литературе (Roytberg, 1994; Rykena, 2001 и др.). Вопрос относительно их естественной гибридизации остается открытым, поскольку узнать гибриды в природе достаточно трудно (Rykena, 1996). При сравнении близких видов зеленых ящериц *L. agilis* и *L. strigata* на стационаре в центральной Армении, где имеется зона их синтопии, мы не обнаружили особей с промежуточными признаками, что свидетельствует о действенности репродуктивных изолирующих механизмов. Рассмотрев различные механизмы прекопулятивной изоляции, мы пришли к выводу, что между видами *L. agilis* и *L. strigata* нет действенных препятствий для гибридизации, т.к. они сходны по размерам, окраске, рисунку тела и по срокам развития гонад. Морфометрический анализ показал, что при сравнении с аллопатрическими популяциями *L. agilis*, в популяциях, где встречаются оба вида, некоторые особи *L. agilis* имеют слабые смещения морфологических признаков в сторону *L. strigata*. Однако, несмотря на возможный поток генов между видами в симпатрических популяциях, в целом, в группе зеленых ящериц симпатрическое видообразование не свойственно. Вероятно, посткопулятивная репродуктивная изоляция является основным ограничивающим фактором для симпатрического видообразования зеленых ящериц рода *Lacerta*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Животный мир Армянского нагорья и Малого Кавказа представлен видами, имеющими различное происхождение, большинство из которых находятся на границе ареала их распространения (Даревский, 1957). В прошлом долины рек Аракс и Кура являлись широкими миграционными путями для фауны, проникающей в Закавказье с юга, где располагался широкий рефюгиум во время ледникового периода, что создало условия для встречи разных близких форм и образования гибридных зон. В частности, многие виды пресмыкающихся иранского и восточно-средиземноморского происхождения, распространяясь вдоль долины Куры, проникли в северную Армению независимо от существования их в долине Аракса на юге. Данное обстоятельство позволяет предположить наличие различных генетических линий (кланов) на севере и на юге у различных видов рептилий из Армении и сопредельных территорий. Следовательно, в местах их контактов (например на территории Кура-Араксинской низменности) возможны зоны гибридизации, где не исключено симпатрическое видообразование. Таким образом, рептилии Армянского нагорья и Малого Кавказа предоставляют уникальный экспериментальный материал для исследования микроэволюционных процессов в природных популяциях, т.к. образуют множество гибридных зон. С развитием методов современной генетики значительно возрос интерес к симпатрическому механизму видообразования. Доказательство гибридного происхождения видов дало основание появлению термина «сетчатое видообразование» (Боркин и Даревский, 1980; Grant, 1971, 1981, Гербельный, 2008). Сетчатая (ретикулярная) эволюция является альтернативной теорией, которая, однако, слабо изучена по сравнению с дивергентной эволюцией и выявляет ряд сложных, неразрешенных вопросов к концепции биологического вида и к современной систематике. Изучение микроэволюционных процессов, протекающих в гибридных зонах, явилось основным направлением нашей работы. Рассмотренные нами три группы рептилий (черепахи, скальные ящерицы и зеленые ящерицы) образуют гибридные зоны и являются примерами различных путей видообразования. Гбридогенный вариант сетчатой эволюции может протекать тремя способами: первый - аллогенная трансформация вида, обусловленная интрогрессией генов другого вида за счет гибридизации; второй - слияние двух видов; и третий - образование видов за счет гибридной полиплоидизации (амфиполиплоидия). На территории Армении и НКР мы показали два из трех способов симпатрического видообразования среди исследованных нами видов рептилий.

Интрогрессия генов различных форм за счет гибридизации отмечена у черепах рода *Testudo*. Систематика и таксономическое положение средиземноморской черепахи *T. graeca* очень запутаны и до сегодняшнего дня вызывают бурные дебаты. Поскольку в долине реки Аракс отмечено наибольшее

разнообразие таксонов, палеонтологических находок и различных линий мтДНК *Testudo graeca* (Чхиквадзе, 1983 Fritz et al., 2007), то именно здесь ожидается близкое соседство различных таксонов черепах. Зоогеографический анализ распространения черепах показал, что на территории Кура-Араксинской низменности в Нагорном Карабахе *T. g. iberica* из долины реки Куры имеет возможность проникать в ареал распространения южного подвида черепах *T. g. armeniaca* долины реки Аракс и образовывать зоны синтопии. Согласно нашим исследованиям морфологии и молекулярно-генетических маркеров митохондриальной ДНК, диагностирующих гибридное происхождение, разнообразие морфотипов черепах и наличие особей с промежуточными морфологическими признаками можно объяснить интрогрессией генов северного подвида *T. g. iberica* в южный - *T. g. armeniaca* на территории НКР. Для становления новых видов здесь имеется большое разнообразие биотопов, поскольку два подвида черепах отличаются биотопическими предпочтениями. Наши исследования показали, что популяции Арагатской долины и НКР являются самостоятельными эволюционными единицами, и необходима разработка стратегии по охране вида, поскольку потеря любой из популяций будет невозможной утратой уникального генофонда эндемичных форм черепах. Для пресноводного вида болотной черепахи *Emys orbicularis*, определение подвидовой принадлежности из Армении и НКР оказалось проблематичным, поскольку в долине реки Куры проходит зона вторичной интеграции *E. o. orbicularis* и *E. o. persica*, и здесь также возможны зоны гибридизации.

Видообразование в группе скальных ящериц рода *Darevskia* является классическим примером образования видов не в результате разделения, а напротив – схождения филогенетических линий при естественной межвидовой гибридизации. Процессу гибридизации и симпатрическому видообразованию в группе скальных ящериц способствует их яркая синтопическая особенность пространственного распределения, где зачастую ареалы двух, трех, а иногда и четырех видов этого рода перекрываются. На первом этапе сетчатой эволюции происходит гибридизация между двумя близкими родительскими формами, в результате чего образуется новый диплоидный партеногенетический вид. Из 15 известных на сегодняшний день двуполых видов *Darevskia* только четыре вида (два из клада “*rudis*” - *D. valentini*, *D. portschinskii* (отцовская линия) и два из клада “*caucasica*” - *D. mixta*, *D. raddei* (материнская линия)) (Murphy et al., 2000) являются основателями семи партеногенетических видов и поддерживают процессы сетчатой эволюции. Современные ареалы родительских двуполых видов образуют довольно малочисленные зоны симпатрии. На сегодняшний день нам не известны зоны симпатрии между *D. valentini* и *D. mixta*, а также *D. portschinskii* и *D. mixta*, которые в прошлом дали начало видам *D. armeniaca* и *D. dahli* соответственно. Из известных нам зон совмещения ареалов *D. valentini*

и *D. raddei nairesnis* промежуточные формы не образуются, что объясняется репродуктивной изоляцией в результате одновременного созревания гонад (Даниелян, 1965, 1989). Следующая формообразующая пара видов, которые имеют зоны симпатрии – это двуполые виды *D. raddei* и *D. portschinskii*, и ситуация здесь принципиально отличается, поскольку репродуктивная изоляция между видами не полная и, как результат, между ними протекают процессы симпатрической гибридизации. Однако, в зоне симпатрии *D. raddei* и *D. portschinskii* в Армении виды разделились на разные экологические ниши и, несмотря на возможность гибридизации, доля появления гибридов здесь за последние десятилетия резко уменьшилась из-за сокращения зон контактов между двумя видами. В 2004 году в Нагорном Карабахе нами была открыта новая, достаточно широкая зона симпатрии, которая состояла из равной пропорции видов *D. portschinskii* и *D. raddei*, где были обнаружены гибридные особи. Соответственно данная зона гибридизации является наиболее перспективной из известных нам на сегодняшний день симпатрических популяций, где “de novo” может образоваться партеногенетический вид.

Следующий рассматриваемый нами вопрос о происхождении партеногенетических видов на первом этапе сетчатой эволюции связан с парой родительских видов *D. valentini* и *D. raddei*, которые, согласно литературным данным (Murphy et al., 2000; Fu et al., 2000), дали начало четырем партеногенетическим видам - *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. bendimahiensis*, *D. sapphirina*. Проведенный нами филогенетический анализ комплекса *D. raddei* показал его монофилетичность, несмотря на широкий спектр фенотипической изменчивости на всем ареале обитания. Комплексная оценка партеногенетических видов, включающая молекулярный и морфологический анализ, показала, что каждый из однополых видов имеет отдельное гибридное происхождение. При этом, фенотипически схожие партеногенетические виды *D. unisexualis* и *D. uzzelli* образовались от гибридизации той же материнской линии, которая близка к *D. raddei nairesnis* со склонов горы Арагац, и различных отцовских линий, а партеногенетический вид *D. bendimahiensis* произошел от отличного подвида *D. raddei vanensis* из окрестностей озера Ван. При этом, согласно нашим оценкам, приблизительный возраст появления *D. unisexualis*, *D. uzzelli* составил 6800 лет, а *D. bendimahiensis* – 9500 лет. Вид *D. sapphirina* морфологически достоверно отличается от *D. unisexualis*, *D. uzzelli*. Более того, у данного вида произошла редкая мутация, которая выражается в узком слое периостальной костной ткани в трубчатых костях, что также может служить косвенным доказательством отдельного факта гибридизации при его возникновении.

На втором этапе сетчатой эволюции, в результате гибридизации диплоидных партеногенетических самок с самцами одного из родительских видов образуются триплоидные гибриды, которые дают начало новому триплоидному однополую

виду. Триплоидные самки, в свою очередь, получают возможность спариваться с самцами одного или обоих родительских видов, в результате чего образуются тетраплоидные мужские и женские гибриды и т.д. (Боркин, Даревский, 1980). До недавнего времени считалось, что процесс сетчатого видообразования в группе скальных ящериц остановлен на фазе образования стерильных триплоидных гибридов, и в таком случае, образовавшиеся однополые виды в эволюционном отношении представляют собой тупиковые линии. Однако, за последние десятилетия мы обнаружили плодовые триплоидные гибриды, представленные не только самками, но и самцами и, более того, была обнаружена тетраплоидная гибридная форма, что впервые позволило рассмотреть перспективу полного цикла сетчатого видообразования и возможность возникновения четноплоидных новых видов с восстановленной бисексуальностью. Среди известных зон гибридизации между двуполыми и партеногенетическими видами наибольшим потенциалом образования гибридов обладают пары *D. valentini* - *D. unisexualis* и *D. raddei* - *D. rostombekowi*.

Несмотря на молодой возраст партеногенетических видов, вопрос об эволюционном потенциале однополых видов остается открытым. Наши исследования показали, что однополые виды в зонах симпатрии оказались более устойчивыми к заражению паразитами, чем двуполые. Эволюция партеногенетического размножения среди позвоночных имеет альтернативные гипотезы, отвергающие их уязвимость, где сопряженная эволюция двуполых и партеногенетических видов скальных ящериц с паразитами может служить идеальным объектом дальнейших исследований многогранности процесса видообразования в зонах симпатрии и неожиданных путей эволюции позвоночных животных.

На примере исследования зон симпатрии зеленых ящериц мы рассмотрели вопрос “почему в группе скальных ящериц протекают процессы гибридизации, а в группе зеленых ящериц гибриды не обнаружены”. Рассмотренные механизмы прекопулятивной изоляции в зоне симпатрии *Lacerta agilis* и *L. strigata* оказались не эффективными. Возможно, что наиболее сильно выраженными барьерами несовместимости для гибридизации этих двух видов зеленых ящериц являются посткопулятивная изоляция и сниженная жизнеспособность гибридов, которые играют роль механизмов, контролирующих репродуктивную изоляцию видов.

Так, на примере черепах рода *Testudo* и *Emys* и ящериц рода *Darevskia* показана важная роль гибридизации в биоразнообразии Армении, установлены новые факты развития сетчатой эволюции среди рептилий, показан эволюционный потенциал клональных видов, выявлены основные факторы симпатрического видообразования.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в симпатрических популяциях черепах рода *Testudo* и *Emys*, а также ящериц рода *Darevskia* протекают микроэволюционные процессы, связанные с гибридизацией и аллогенной трансформацией видов.
2. Обнаружено наличие зон гибридизации средиземноморских черепах вида *Testudo graeca*, где протекают процессы интрогрессии генов северного подвида *T. g. iberica* в генотип южного подвида *T. g. armeniaca*. Показано, что армянский подвид черепах *T. g. armeniaca* вдоль реки Аракс образует эндемичные морфотипы, определяемые в соответствии со средой обитания черепах.
3. Установлено, что ареал болотной черепахи *Emys orbicularis* достигает долины реки Аракс, где возможна зона симпатрии с номинативным подвидом на территории Кура-Араксинской низменности.
4. Выявлено, что сетчатая эволюция скальных ящериц рода *Darevskia* не является тупиковой, где имеется только стадия формирования стерильных триплоидных гибридов. Обнаружение фертильных триплоидных гибридов обоих полов и тетраплоидного гибрида показывает на дальнейший прогресс сетчатой эволюции скальных ящериц.
5. Обнаружено, что среди симпатрических двуполых видов, участвующих в настоящее время в сетчатой эволюции, процессы гибридизации интенсивно протекают только между видами *D. raddei* и *D. portschinskii*. Наиболее успешными парами, образующими триплоидные гибриды и тетраплоидные особи на втором этапе сетчатой эволюции являются двуполый вид *D. valentini* и партеногенетический вид *D. unisexualis*, а также двуполый вид *D. raddei* и партеногенетический вид *D. rostombekowi*.
6. Показано, что каждый партеногенетический вид рода *Darevskia* образовался в результате гибридизации различных сочетаний родительских видов/подвидов. Морфологический анализ выявил, что межпопуляционные отличия партеногенетических видов *D. unisexualis* и *D. uzzelli* оказались более выраженными, чем межвидовые. Однако *D. unisexualis* и *D. uzzelli* произошли от гибридизации того же материнского вида и различных отцовских видов/подвидов, что подтверждает их видовой статус.
7. Результаты филогенетического анализа комплекса *D. raddei* из различных популяций со всего ареала показывают, что наиболее близкая популяция материнского вида, давшая начало партеногенетическим видам *D. unisexualis* и *D. uzzelli*, является *D. raddei nairensis* со склонов горы Арагац, а для вида *D. bendimahiensis* - *D. raddei vanensis* из окрестностей озера Ван.

8. Установлено, что партеногенетический вид *D. sapphirina* обладает уникальной мутацией, отражающейся на формировании тонкого слоя периостальной кости, связанной с высоким темпом эндостальной резорбции трубчатых костей, отличающей этот вид от всех остальных видов рода *Darevskia*. *D. sapphirina* также морфологически достоверно отличается от других партеногенетических видов.
9. Выявлено относительное время формирования трех партеногенетических видов рода *Darevskia*, где показано, что *D. unisexualis* и *D. uzzelli* сформировались около 6800 лет назад, тогда как возраст *D. bendimahiensis* - примерно 9900 лет.
10. Показан высокий уровень морфологической и генетической variability форм, включаемых в комплекс *D. raddei* и подтверждена монофилия его происхождения. Анализ мтДНК и яДНК показал, что распространение форм, составляющих комплекс *D. raddei* происходило из долины реки Аракс на север и запад, формируя подвиды *D. raddei nairensis* в северной и центральной Армении и *D. raddei vanensis* в восточной Турции.
11. Подтверждено, что систематическое положение двух форм скальных ящериц "*raddei*" и "*nairensis*" соответствует рангу подвида вида *D. raddei*. Изучение двух близлежащих аллопатрических популяций этих форм, показало отсутствие репродуктивной изоляции в случае их симпатрии, что отвергает гипотезу об их видовом ранге.
12. Выявлено, что партеногенетические виды рода *Darevskia* обладают большей резистентностью к паразитам крови, чем близкие бисексуальные виды, что может являться одним из факторов успеха их конкуренции с близкородственными двупольными видами. Показано, что наиболее часто скальные ящерицы заражаются кровепаразитами из рода *Hepatoozon*, чем представителями рода *Karyolysus*, как было известно ранее.
13. Показано, что симпатрическое видообразование не протекает у зеленых ящериц рода *Lacerta*. Исследование различных механизмов прекопулятивной изоляции выявило их неэффективность. Отсутствие гибридов в зонах симпатрии связано с посткопулятивной репродуктивной изоляцией из-за несовместимости генетического материала двух видов.
14. Установлено, что симпатрическое видообразование играет важную роль в формировании богатого биоразнообразия рептилий Армении и сопредельных территорий.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Аракелян М., Даниелян Ф. Рост и возраст некоторых партеногенетических и бисексуальных видов скальных ящериц (*Lacerta*) Армении // Зоологический журнал, 2000, 79(5): 585–590.
2. Кан Н., Мартиросян И., Даревский И., Даниелян Ф., Аракелян М., Асланян А., Гречко В., Такарская О., Рысков А. ДНК–фингерпринтинг партеногенетических семей ящериц рода *Lacerta*; обнаружение генетически нестабильных локусов // Журнал молекулярной биологии, Москва, 2000, 34 (5): 824–83.
3. Arakelyan M., Danielyan F. Growth and age composition of some parthenogenetic and bisexual species of Armenian rock lizards (*Lacerta*) // Entomological Review, 2000, 80: 161-166.
4. Arakelyan M. Connection in age and reproduction of parthenogenetic species of rock lizard // 4th Asian Herpetological Conference, Chengdu, China, July 16-20, 2000: 38.
5. Аракелян М. Развитие яичников у раздельнополых и партеногенетических скальных ящериц рода *Darevskia* // Вопросы герпетологии. Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им А.М. Никольского, Пущино, МГУ, Москва, 4-7 декабря 2001: 21-22.
6. Мартиросян И.А., Рысков А.П., Петросян В.Г., Аракелян М.С., Асланян А.В., Даниелян Ф.Д., Даревский И.С., Токарская О.Н. Изменчивость мини- и микросателлитных маркеров в популяциях партеногенетической скальной ящерицы *Darevskia rostombekovi* // Генетика, 2002, 38: 828-835.
7. Arakelyan M. The study of age, growth, and longevity in triploid hybrids of rock lizards of genus *Darevskia* in Armenia // Russian Journal of Herpetology, 2002, 9-1: 63-68.
8. Arakelyan M., Jenderedjan A. Age structure of population of the sand lizards *Lacerta agilis* in Armenia // 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica, Saint-Petersburg, Russia, 12-16 August, 2003: 31-32.
9. Chazaryan L, Vartanyan L., Arakelyan M. New data about helminthes of *Colubrid* snakes // 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica, Saint-Petersburg, Russia, 12-16 August, 2003: 49.
10. Krasnov B., Sarfati M., Arakelyan M., Khokhlova I., Burdelova N., Degen A. Host specificity and foraging efficiency in blood-sucking parasite: feeding patterns of the flea *Parapulex chephrenison* two species of desert rodents // Parasitological Research, 2003, 90: 393–399.
11. Arakelyan M. Comparison of parasitic infestation in parthenogenetic and bisexual species of rock lizards // 5th International Symposium on the Lacertids, Lipari, Aeolian Islands, Sicily, Italy, 7-11 May, 2004: 3.

12. Fielden L.J., Krasnov B.R., Khokhlova I.S., Arakelyan M.S. Respiratory gas exchange in the desert flea *Xenopsylla ramesis* (Siphonaptera: Pulicidae): response to temperature and blood-feeding // *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2004, 137: 557–565.
13. Taskavak E., Arakelyan M., Parham J. *Testudo graeca armeniaca* // *Manduria*, 2004, 7 (22): 7-8.
14. Аракелян М., Даниелян Ф., Серобян В. Рост, возраст, продолжительность жизни *Eremias strauchi* (Reptilia, Lacertidae) в Армении // *Материалы 1-ой конференции Украинского герпетологического общества, Киев, Украина, 10-12 октября, 2005: 9-12.*
15. Krasnov B.R., Khokhlova I.S., Arakelyan M.S., Degen A.A. Is a starving host tastier? Reproduction in fleas parasitizing food-limited rodents // *Functional Ecology*, 2005, 19: 625–631.
16. Parham J., Türkozan O., Stuart B., Arakelyan M., Shafei S., Macey J., Papenfuss T. Genetic evidence for premature taxonomic inflation in Middle Eastern tortoises // *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 2006, 57(3): 955-964.
17. Arakelyan M. The ratio of blood parasites between hybrids and their parental species of rock lizards of genus *Darevskia* // 14th European Congress of Herpetology, Porto, Portugal, 19-23 September, 2007: 170.
18. Fritz U., Guicking D., Kami H., Arakelyan M., Auer M., Ayaz D., Fernandez C., Bakiev A., Celani A., Džuki G., Fahd S., Havaš P., Joger U., Khabibullin V., Mazanaeva L., Široky P., Tripep S., Velez A., Anton G., Wink M. Mitochondrial phylogeography of European pond turtles (*Emys orbicularis*, *Emys trinacris*) – an update // *Amphibia-Reptilia* 28, 2007: 418-426.
19. Stepanyan I., Arakelyan M., Danielyan F. Tetraploid hybrid of rock lizards of genus *Darevskia* // 14th European Congress of Herpetology, Porto, Portugal, 19-23 September, 2007: 306.
20. Аракелян М., Даниелян Ф., Гезавей Н. Распространение *Emys orbicularis* вдоль долины реки Аракс // *Биологический журнал Армении*, 2008, 1-2 (60): 183-187.
21. Arakelyan M. Parthenogenesis in Caucasian rock lizard of the genus *Darevskia* from Armenia. Evolution of parthenogenesis in view of host- parasite relatives // In: Corti C. (ed.) *Herpetologia Sardiniae. Soc. Herp. Ital. Edizioni Belvedere, Latina*, 2008, 8: 25-28.
22. Arakelyan M., Danielyan F. Parthenogenesis in Caucasian rock lizard of genus *Darevskia* // In: Corti C. (ed.) *Herpetologia Sardiniae. Soc. Herp. Ital. Edizioni Belvedere, Latina*, 2008, 8: 29-32.
23. Arakelyan M., Parham J. The geographic distribution of turtles in Armenia and Nagorno-Karabakh Republic (Artsakh) // *Chelonian Conservation and Biology*, 2008, 7(1): 70–77.

24. Arakelyan M., Parham J., Turkozan O., Danielyan F. Sympatrisches vorkommen zweier formen von *Testudo graeca* in Armenien und der Republik Nagorno-Karabakh // *Marginata*, 2008: 26-30.
25. Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I. The progress of microevolution in hybrids of rock lizards of genus *Darevskia* // *Biological Journal of Armenia*, 2008, 1-2 (60): 147-156.
26. Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // *Amphibia-Reptilia*, 2008, 29: 487-504.
27. Arakelyan M., Stepanyan I. The size of red cells of hybrids and parental species of lizards of genus *Darevskia* // 6th Symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin, Mythimna Lesvos, Greece, 23-27 June, 2008: 15.
28. Arakelyan M., Danielyan F., Hezaveh N. Zoogeographical and taxonomic analysis of *Emys orbicularis* from Arax River Valley // 15th National and 3rd International conference of Biology, University of Tehran, Iran, 19-21 Aug, 2008: 132.
29. Arakelyan M., Danielyan F., Turkozan O., Parham J. *Testudo graeca armeniaca* from Armenia and NKR // 15th European Congress of Herpetology, Kuşadası Aydın, Turkey, 28 September-2 October, 2009:14.
30. Danielyan F., Arakelyan M. Conservation measures for endangered endemic species of lizards in Armenia // 15th European Congress of Herpetology, Kuşadası Aydın, Turkey, 28 September-2 October, 2009: 127.
31. Arakelyan M., Soghoyan A., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Durmuş S., Tayhan Y. Morphological and skeletochronological studies on four parthenogenetic species of genus *Darevskia* // 7th International Symposium on the Lacertids of the Mediterranean basin, Palma, Balearic Islands, Spain, 06-09 September, 2010: 62.
32. Arakelyan M., Danielyan F., Corti C., Sindaco R., Leviton A. The herpetofauna of Armenia and Nagorno Karabakh // In: Di Tizio L., Di Cerbo A.R., Di Francesco N., Cameli A. (eds). *Atti VIII Convegno Nazionale Societas Herpetologica Italica*, Ianieri Edizioni, Pescara, Chieti, 22-26 September, 2010: 30-32.
33. Freitas S., Perera A., Harris D., Arakelyan M., Danielyan F., Corti C., Carretero M. Phylogeography of the *Darevskia raddei* species complex based on mtDNA // 7th International Symposium on the Lacertids of the Mediterranean basin, Palma, Balearic Islands, Spain, 06-09 September, 2010: 54.
34. Аракелян М., Даниелян Ф. Механизмы видообразования в симпатрических популяциях некоторых рептилий Армении и Нагорного Карабаха // *Материалы международной научной конференции “Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа”*. Ереван, Армения, 26-29 сентября, 2011: 42-44.
35. Arakelyan M., Danielyan F., Corti C., Sindaco R., Leviton A. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh // *Salt Lake City SSAR*, USA, 2011: 154.

36. Arakelyan M., Danielyan F. Syntopic populations of *Darevskia* biparental species in Armenia and Nagorno-Karabakh // SEH European Congress of Herpetology and DGHT Deutscher Herpetologentag, Luxembourg and Trier, 25-29 September, 2011: 25-26.
37. Carretero M., Sillero N., Corti C., Jorge F., Freitas S., Arakelyan M. Unkenreflex in *Rana macrocnemis* from Armenia // Herpetology Notes, 2011, 4: 067-069.
38. Maia J., Fátima J., Perera A., Carretero M., Arakelyan M., Harri J. Molecular assessment of hemoparasites from European and North African Reptiles // 2nd Mediterranean Congress of Herpetology, Marrakech, Morocco, 23-27 May, 2011: 66.
39. Mashkaryan V., Arakelyan M., Harris D., Carretero M. Genetic diversity of *Testudo graeca* in Armenia and Nagorno-Karabakh Republic // SEH European Congress of Herpetology and DGHT Deutscher Herpetologentag, Luxembourg and Trier, 25-29 September, 2011: 48.
40. Arakelyan M. Conservation status of the last Armenian population of racerunner *Eremias arguta transcaucasica* // Biological Journal of Armenia 1(64), 2012: 6-9.
41. Arakelyan M. Age and growth of *Ophisops elegans* from Armenia // Electronic Journal of Natural Sciences, 19 (2), 2012: 63-67.
42. Arakelyan M. Biodiversity of Araks River Valley // 12th International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions, Athens, Greece, 18-22 June, 2012: 17.

ԱՌԱՔԵԼՅԱՆ ՄԱՐԻՆԵ ՄԵՍՅՈՆԻ

Հայաստանի Հանրապետության և հարակից տարածքների սողունների որոշ տեսակների սիմպատրիկ պոպուլյացիաներում ընթացող միկրոէվոլյուցիոն գործընթացները

ԱՄՓՈՓԱԳԻՐ

Աշխատանքը նվիրված է Հայաստանի Հանրապետությունում և հարակից տարածքներում *Testudo* և *Emys* ցեղի կրիաների, *Darevskia* ցեղի ժայռային մողեսների և *Lacerta* ցեղի կանաչ մողեսների սիմպատրիկ պոպուլյացիաներում ընթացող միկրոէվոլյուցիոն գործընթացների հիմնական մեխանիզմների, ցանցաձև էվոլյուցիայի գործընթացում միջտեսակային հիբրիդիզացիայի էվոլյուցիոն դերի պարզաբանման, միասեռ տեսակների էվոլյուցիոն հնարավորության ուսումնասիրությանը:

Միջերկրածովյան կրիաների ձևաբանական և գենետիկական (միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի Cyt-b հատվածը) վերլուծության տվյալներով հաստատվել է, որ Արաքս գետի հովտում (Հայաստանի հարավում և Լեռնային Ղարաբաղում) ընթանում է ինտրոգրեսիվ խաչասերում, ինչի արդյունքում տեղի է ունենում գեների հոսք միջերկրածովյան կրիայի հյուսիսային ենթատեսակից (*Testudo graeca iberica*) դեպի հարավային ենթատեսակ (*T. g. armeniaca*): Հայկական միջերկրածովյան կրիան Արաքս գետի հովտում առաջացնում է էնդեմիկ մորֆոտիպեր, որոնք փոփոխվում են՝ ըստ միջավայրի արտաքին պայմանների: Արարատյան դաշտի կրիաների գրահը սեղմված է մեջբափորային ուղղությամբ, ինչը պայմանավորված է նրանց փորող կենսակերպով:

Ուսումնասիրությունների ընթացքում հաստատվել է, որ ճահճային կրիայի *Emys orbicularis persica* ենթատեսակն Արաքս գետի հովտում *E. o. orbicularis* ենթատեսակի հետ առաջացնում է սիմպատրիայի գոտի, որտեղ կարող է հիբրիդիզացիայի հնարավորություն ստեղծվել:

Darevskia ցեղի ժայռային մողեսների ուսումնասիրությունը ցույց է տվել, որ սիմպատրիկ պոպուլյացիաներում դիտարկվում են ոչ միայն ստերիլ, այլ նաև ֆերտիլ տրիպլոիդ և տետրապլոիդ առանձնյակներ, ինչը վկայում է ցանցաձև էվոլյուցիայի ընթացքի մասին: *Darevskia* ցեղի ժայռային մողեսների տարբեր տեսակների և պոպուլյացիաների համեմատությունից պարզվել է, որ *D. raddei* և *D. portschinskii* երկսեռ տեսակներն ունեն տեսակառաջացման մեծ հնարավորություն և առաջացնում են բազմաթիվ միջանկյալ ձևեր: Երկսեռ ու կուսածին տեսակներից առավել հաճախ ֆերտիլ

հիբրիդներ առաջացնում են *D. valentini* x *D. unisexuality* և *D. raddei* x *D. rostombekowi* գույզերը:

Ձևաբանական, գենետիկական (միտոքոնդրիոմային, կորիզային ԴԼԹ) և ոսկրերի տարեկան աճի ուսումնասիրություններից պարզվել է, որ *Darevskia* ցեղի ժայռային մողեսների յուրաքանչյուր կուսածին տեսակ առաջացել է առանձին ծնողական գույզի խաչասերումից, որոնց գուգորդումը չի կրկնվում: Այսպես, *D. unisexuality* և *D. uzzelli* կուսածին տեսակները ձևաբանական հատկանիշներով նման են: Հաստատվել է, որ նրանց առաջացման գույզում մայրական տեսակն Արագածի լեռնազանգվածում հանդիպող *D. raddei nairensis*-ի նույն մայրական պոպուլյացիայից է, սակայն հայրական տեսակները տարբերվում են: Հաստատվել է նաև, որ *D. bendimahiensis* կուսածին տեսակի մայրական ձև է հանդիսանում *D. raddei vanensis*-ը Վանա լճի շրջակայքից: *D. sapphirina* կուսածին տեսակը ձևաբանորեն տարբերվում է *Darevskia* ցեղի մյուս տեսակներից:

Հաստատվել է *D. raddei* կոմպլեքսի մոնոֆիլետիկ առաջացումը: *D. r. raddei* և *D. r. nairensis* ազգակցորեն մոտ ենթատեսակների վերարտադրության համակարգի զարգացման օրինաչափության համեմատությունը չի բացահայտել նրանց միջև էական տարբերություններ: *D. raddei* կոմպլեքսի ծագումնաբանական վերլուծությունը հաստատել է, որ *D. raddei* տեսակն առաջացել է Արաքս գետի հովտում և տարածվել է դեպի հյուսիս և արևմուտք:

Միմպատրիկ պոպուլյացիաներում ժայռային մողեսների երկսեռ և կուսածին տեսակների արյան մակաբույծներով վարակվածության համեմատությունը ցույց է տվել կուսածին տեսակների ավելի ցածր վարակվածությունը երկսեռ տեսակների համեմատությամբ, ինչը թույլ է տալիս եզրակացնել, որ կուսածին տեսակներն ունեն բարձր էվոլյուցիոն հնարավորություն և կարող են գրավել նոր տարածքներ:

Միմպատրիկ գոտում հանդիպող *Lacerta* ցեղի կանաչ մողեսների էկոլոգիական և ձևաբանական վերլուծության տվյալները հաստատում են, որ նրանց միջտեսակային խաչասերմանը խոչընդոտում է հետկոպուլյատիվ մեկուսացումը:

Ստացված արդյունքները կարող են հիմք հանդիսանալ ցանցաձև էվոլյուցիայի տեսության հետագա զարգացման համար:

Microevolutionary processes in sympatric populations of some reptiles from Republic of Armenia and adjacent territories

SUMMARY

Current work addresses several fundamental questions in the study of microevolutionary processes of reticulate evolution based on: a) mechanisms of sympatric speciation among closely related species of lizards and turtles from Armenia and adjacent territories, b) identification the role of hybridization in evolution, and c) estimation of evolutionary potential of unisexual species, which are a result of hybridization events.

Our data confirmed the role of sympatric speciation in the populations of four groups of reptiles, e.g. turtles of genus *Testudo* and *Emys*, lizards of genus *Darevskia* and *Lacerta* from Armenia and adjacent territories. The main factors involved in successful development of sympatric speciation were established and two out of three potential pathways of hybrid speciation have been confirmed.

Morphometric (53 characters of shell) and molecular data (Cyt-b marker of mtDNA) suggests the existence of introgressive hybridization of Mediterranean tortoise *Testudo graeca* in Araks River Valley (south Armenia and Nagorno-Karabakh Republic (NKR)), where gene flow from *T. g. iberica* to *T. g. armeniaca* genotype occurs. The endemic morphotypes of Armenian subspecies *T. g. armeniaca* in Araks River Valley demonstrate high morphological plasticity coupled with the conditions in their environment. Thus, the highly specialized *T. g. armeniaca* morphotype with low-domed shells were found in sites with soft soil favorable for burrowing in Ararat Valley, whereas on territory of NKR *T. g. armeniaca* were found alongside individuals that are apparently intermediate with *T. g. iberica*.

The area of the pond turtle, *Emys orbicularis persica* was confirmed to reach as far as Araks River Valley on the territory of Armenia, NKR and Iran, where the presence of the sympatric zone with between *E. o. persica* and *E. o. orbicularis* in NKR is highly probable.

The rock lizards of genus *Darevskia* are well known as example of hybrid speciation by way of polyploidy. Current study successfully determined the occurrence of fertile triploid hybrids and a tetraploid individual in zone of syntopy of parthenogenetic and bisexual species of genus *Darevskia*, capable of hybrid speciation by polyploidy, thus confirming the development of reticulate evolution in this genus. It was shown that triploid hybrids have heterotic vigor, while tetraploid has none. Comparison of different combinations of species of *Darevskia* in different syntopic zones have revealed that intensive microevolution takes place in this sympatric

populations of biparental species *D. raddei* and *D. portschinskii*, producing offspring with intermediate scalation and coloration characters. The most successful pairs on second phase of reticulate evolution are biparental *D. valentini* and parthenogenetic *D. unisexualis* as well as biparental *D. raddei* and parthenogenetic *D. rostombekowi*, producing fertile hybrids.

Our morphological, skeletochronological and genetic studies have shown that each parthenogenetic species of *Darevskia* arise from hybridization event of different pairs of maternal and paternal species from different populations. Thus, in spite of similarity of morphology of *D. unisexualis* and *D. uzzelli*, whose mother population was *D. r. nairensis* from slopes of Mt. Aragats, the paternal species are differ. The maternal population of parthenogenetic species *D. bendimahiensis* is *D. r. vanensis* from vicinity of Van Lake. Contrary to other studied *Darevskia* species, *D. sapphirina* has narrowest periosteal bone which is special mutation of origin and also differs by morphology from other parthenogenetic species.

The *D. raddei* complex was shown to be of high morphological and genetic variability and its monophyly origin was confirmed. The dynamics of the reproductive development of two closely related forms “raddei” and “nairensis” did not specify any significant changes in the duration of reproductive developments, suggesting that “raddei” is paraphyletic to “nairensis”. The phylogenetic analyses of *D. raddei* complex proved an evidence of succession of this species from Araks valley towards north and west.

Comparison of infected lizards from sympatric populations has revealed that parthenogenetic species have a lower rate of infection by blood parasites, than its biparental relative species. The high level of heterozygosity (a consequence of their hybrid origin), as well as generation of new clones through advantageous gene mutation being the alternative mechanism to genetic recombination of biparental species assists in host-parasite co-evolution. Thus, parthenogenetic species *Darevskia* have high evolutionary potential because of higher resistance to parasites and the higher potential in exploitations of new territories.

Our data suggests that post-copulative, rather than pre-copulative reproductive isolation is responsible for impaired success of hybridization of lizards of genus *Lacerta*. The lower survival rate of the hybrids of first generations and the absence of the hybrids of second generation as a result of the incompatibility of genetic material is a decisive factor in sympatric speciation of lizards.

The current study support new grounds in explanation of the mechanisms of rapid speciation during reticulate evolution. Our findings allow the development of net picture of phylogenetic connections, which include hybridization between closely related forms as one of the underlying evolutionary mechanisms.