



УДК 576.316:598.1

Итоги и перспективы цито- и генетического изучения «криптической» группы из семейства Lacertidae

Л.А. Куприянова^{1*} и Л.Д. Сафронова²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург 199034; e-mail: larissakup@zin.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва 119071

РЕЗЮМЕ

В настоящем сообщении обобщены полученные к настоящему времени результаты хромосомных и молекулярных исследований вида живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Lacertidae) из многочисленных географически разобнесенных популяций Европы и Азии. Кратко рассмотрены вопросы о кариотипической изменчивости живородящей ящерицы, разнообразии ее Zw и множественных Z₁Z₂W половых хромосом, процессах их преобразования и эволюционных последствиях последних. Стабильность структуры сформировавшихся кариотипов служит интегрирующим признаком и позволяет объединять сходные популяции в группы, занимающие самостоятельные географические ареалы. Эти цитогенетические результаты совпадают с молекулярными данными по изучению митохондриальной и ядерной ДНК особей. В итоге все полученные сведения позволяют сделать вывод о том, что *Z. vivipara* представляет собой «криптическую» группу, состоящую из таксонов разного ранга. Кроме того, новые данные о формировании и поведении СК (синаптонемный комплекс) половых хромосом в процессе мейоза и молекулярно-цитогенетические данные о транспозонных элементах (TE) в геноме живородящей ящерицы, их локализации в определенных районах хромосом свидетельствуют об их важной роли в эволюционных процессах видообразования при формировании криптических таксонов.

Ключевые слова: живородящая ящерица *Zootoca vivipara*, кариотип, криптические таксоны, мейотические СК (синаптонемный комплекс) хромосомы, множественные половые хромосомы, формо-, подвидо- и видообразование

Results and perspectives of cyto- and genetic studying of “cryptic” group of the Lacertidae

L.A. Kupriyanova^{1*} and L.D. Safronova²

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint. Petersburg, 199034 Russia; e-mail: larissakup@zin.ru

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

ABSTRACT

Results of chromosomal and molecular studies of the lizard *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Lacertidae) from many geographically separate populations of Europe and Asia have been generalized. The questions of karyotype differences within the species, of diversity of its Zw and multiple Z₁Z₂W sex chromosome, their reorganizations and evolutionary consequences have been briefly considered. Stability of forming karyotypes is as an integrating factor which allow to identify the specimens and unite them into the groups possessing the distinct

*Автор-корреспондент/ Corresponding authors

distribution areas. There are a correlation between chromosomal, mt DNA and nuclear DNA data. Finally all data obtained allow to draw a conclusion that *Z. vivipara* represents a cryptic group of cryptic taxa. Besides new data about the behavior of multiple sex chromosomes (SC, synaptonemal complexes) in early meiosis and molecular-cytogenetic data on transposable elements (TE) in the genome of *Z. vivipara*, their localization in the definite regions of chromosomes may suggest that they play a role in active speciation process by formation of cryptic taxa.

Key words: viviparous lizard *Zootoca vivipara*, karyotype, cryptic taxa, meiotic SC, (synaptonemal complex) chromosomes, multiple sex chromosomes, form-, sub-, speciation

ВВЕДЕНИЕ

Один из подотрядов рептилий, ящерицы, характеризуется температурным и генетическим определением пола. К тому же у ящериц установлены мужская и женская гетерогаметия, большое разнообразие полоопределяющих механизмов и доказано их независимое происхождение. В семействе настоящих ящериц, Lacertidae, примерно у 50 из 100 проанализированных видов отмечены ZW половые хромосомы и у 4 видов обнаружены множественные Z_1Z_2W половые хромосомы. Среди этих четырех видов особенно можно выделить живородящую ящерицу *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823). Этот вид, обитающий во многих районах Европы и Азии, имеет 1) яйцекладущие и яйцеживородящие популяции; 2) географическую изменчивость по: а) диплоидному числу хромосом ($2n=\sigma 36/36\phi$; $2n=\sigma 36/35\phi$) б) числу половых хромосом (редкая для вида система Zw половых хромосом и редкая для настоящих ящериц система множественных Z_1Z_2W половых хромосом) в) размеру и морфологии половых хромосом и г) митохондриальной ДНК (по гаплотипам). Этим объяснялся повышенный интерес специалистов различных стран к виду, что привело к многочисленным исследованиям и ряду важных открытий (Куприянова и Руди [Kupriyanova and Rudi] 1990; Capriglione et al. 1994; Guillaume et al. 1997; Mayer et al. 2000; Odierna et al. 2001) и др.

В настоящем обзоре будут кратко обсуждены вопросы о генетической и кариотипической изменчивости у живородящей ящерицы, разнообразии ее половых хромосом и возможных механизмах их преобразования, а также поведение множественных хромосом в мейозе. Кроме того, будут рассмотрены некоторые характеристики раннего оогенеза и мейотических хромосом, в частности синаптонемных комплексов (СК)

множественных половых Z_1Z_2W хромосом, их формирования и поведения в течение ранней профазы 1 мейоза живородящих самок.

Кариотипические и геномные характеристики вида «живородящая ящерица»

В эволюцию половых хромосом у ящериц часто вовлечены хромосомы одной пары (простая система половых хромосом). Эту систему (ZW, XY половые хромосомы) считают для них исходной. У лацертидных ящериц эволюция часто сопряжена с гетерохроматизацией и уменьшением W-половой хромосомы (Olmo et al. 1987; Kupriyanova 1989; Odierna et al. 1993; Pokorna et al. 2011; Rovatsos et al. 2016). Этот сложный многоступенчатый процесс во многом аналогичен таковому, описанному у змей (Singh et al. 1976).

Высокоповторяющиеся последовательности ДНК W-хромосомы были впервые идентифицированы методами С-окрашивания и гибридизации ДНК у полосатого крайта *Bungaris fasciatus* и получили название Vkm (ПКМ в русском переводе). Позднее они были выявлены у других животных и предположительно присутствовали и у *Z. vivipara*. Однако дальнейшие исследования показали, что Vkm последовательности отсутствуют в геноме живородящей ящерицы (Capriglione et al. 1994). К тому же оказалось, что в отличие от большинства лацертидных ящериц у живородящей ящерицы становление простых (Zw) и множественных (Z_1Z_2W) половых хромосом и кариотипа в целом сопровождалось не только их гетерохроматизацией и уменьшением W-половой хромосомы, но также перичентрическими инверсиями и транслокациями. Последним механизмом объясняется уменьшение числа хромосом у живородящей ящерицы с $2n=38$ до $2n=36$ (самец/самка, ZZ/Zw) и до $2n = 36/35$ (самец/самка, $Z_1Z_1 Z_2Z_2/ Z_1Z_2W$) (Куприянова

и Руди [Kupriyanova and Rudi] 1990; Odierna et al. 2001). Одним из селективных преимуществ сложной системы половых хромосом считают фиксацию большей гетерозиготности (Wright 1973) и более надежную изоляцию при видообразовании (King 1977). Современные работы, посвященные геному рептилий, указывают также на особенности геномов чешуйчатых, включая половые хромосомы (Olmo 2005; Кичигин и Трифонов [Kichigin and Trifonov] 2013; Petraccioli et al. 2019).

Как отмечалось ранее, интенсивный цитогенетический анализ *Z. vivipara* из многих географически разобщенных районов Европы обнаружил редкую для семейства высокую межпопуляционную кариотипическую изменчивость особей по числу, размеру, морфологии, цитогенетической структуре и другим характеристикам половых хромосом вида. В результате этих работ был сделан вывод о том, что сравнительный цитогенетический анализ многочисленных популяций живородящей ящерицы на всем протяжении ее огромного ареала показывает, что структура кариотипа может служить дифференцирующим признаком и позволяет выделить в пределах вида несколько вариантов половых хромосом. С другой стороны, стабильность кариотипа в пределах каждого варианта может служить интегрирующим признаком и позволяет объединять сходные популяции в группы, занимающие, исходя из имеющихся данных, самостоятельные географические ареалы (Куприянова и Руди [Kupriyanova and Rudi] 1990).

Следует отметить, что морфология живородящей ящерицы изучена достаточно полно, и вместе с тем проблема идентификации особей из различных популяций, встречающихся в разных географических частях обширного ареала вида, стояла и до сих пор стоит весьма остро. В связи с этим обстоятельством выявленные маркерные признаки кариотипа были использованы для диагностики ящериц. Многолетние цитогенетические и молекулярно-цитогенетические исследования её половых и аутосом обнаружили, что вид представляет собой сложный комплекс, «криптическую» группу, состоящую на сегодняшний день из нескольких (6/7) криптических таксонов (хромосомных форм) и новых описанных подвидов, возможно, само-

стоятельных видов, с собственными ареалами и ограниченными зонами вторичных контактов (Куприянова [Kupriyanova] 2004; Куприянова и др. [Kupriyanova et al.] 2007; Kupriyanova et al. 2014). Результаты хромосомных исследований представлены в Табл. 1.

Анализ нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК особей *Z. vivipara* из большого числа географически разобщенных районов Европы и Азии году дал возможность построить молекулярное филогенетическое древо вида, на котором выделены 5 кластеров (А, В, С, Д и Е) (Surget-Groba et al. 2001). Важно подчеркнуть, что эти данные по изучению митохондриальной ДНК совпадали с результатами цитогенетических исследований вида, потому что в каждой из 5 групп были описаны 5 различающихся по кариотипу хромосомных форм и подвидов (рис. 2, Куприянова [Kupriyanova] 2013). В 2006 г. это древо было реконструировано, и на нем были выделены те же 5 кластеров (А, В, С, Д и Е) и еще 1 кластер F; всего 6 кластеров (А, В, С, Д, Е и F) (Surget-Groba et al. 2006). Как показал цитогенетический анализ, эти особи (из кластера F) принадлежат к первой группе кариотипов, к венгерской форме *Z. v. vivipara* (Табл. 1). Как и на опубликованной в 2013 г. общей хромосомной и молекулярной схеме (см. Куприянова [Kupriyanova] 2013), сопоставление имеющихся к настоящему времени кариотипических сведений (Табл. 1) с реконструированным молекулярным филогенетическим древом вида (см. Surget-Groba et al. 2006) вновь показывает хорошее соответствие хромосомных и молекулярных данных: 6/7 различающихся по кариотипу хромосомных форм и подвидов (Табл. 1) соответствуют 6 кластерам (А, В, С, Д, Е и F) реконструированного древа. Степень согласованности молекулярной и хромосомной эволюции в комплексе «живородящая ящерица» велика. Кроме того, эти цитогенетические построения согласуются также и с филогенетическими взаимоотношениями, построенными на основании данных по ядерной ДНК разных форм вида (сравнение полиморфизма ядерной ДНК, dd RAD seq, и данные 194.358 SNP loci анализа) (Recknagel et al. 2018).

В результате многочисленных комплексных исследований большого числа живородящих ящериц из многих географически разобщенных

Таблица 1. Характеристика кариотипов и распределение подвидов и форм *Zootoca vivipara* в Европе и Азии.
Table 1. Karyotype characteristics and distribution of subspecies and forms of *Zootoca vivipara* in Europe and Asia.

№	2n ♂/♀	Система половых хромосом ♂/♀ System of sex chromosomes	Морфология половых хромосом Morphology of sex chromosomes	Яйцекладущие/ живородящие Я/Ж ovi/viviparous O/V	Места обитания Localities	Вид, подвид, хромосомная форма Species, Subspecies Chromosomal form
Первая группа кариотипов First group of caryotypes						
1	36A/36A	ZZ/Zw	a	Я O	Центральная и юго- западная Европа Central and south- western Europe	<i>Z. v. carniolica</i>
2	36A/36A	ZZ/Zw	a	Ж V	Центральная Европа Central Europe	<i>Z. vivipara</i> (<i>Z. v. vivipara</i>) венгерская форма Hungarian form венгерская форма)
Вторая группа кариотипов The second group of caryotypes						
3	36A/35 (34A+ 1A/ST)	$Z_1 Z_1 Z_2 Z_2$ $/Z_1 Z_2 W$	A, ST	Я O	Западная Европа Western Europe	<i>Z. v. louislantzi</i> (<i>Z. v. vivipara</i> пиренейская форма) Pyrenean form
4	36A/35 (34 A+ 1ST/A)	$Z_1 Z_1 Z_2 Z_2$ $/Z_1 Z_2 W$	ST/A	Ж V	Центральная Европа Central Europe	<i>Z. vivipara</i> (нижняя паннония форма), rannonian lowland, <i>Z. v. pannonica?</i>
5	36A/35 (34A+ 1ST/A)	$Z_1 Z_1 Z_2 Z_2$ $/Z_1 Z_2 W$	ST/A	Ж V	Центральная Европа Central Europe	<i>Z. vivipara</i> (<i>Z. v. vivipara</i> австрийская форма) Austrian form
6	36A/35 (34A+1A/ST)	$Z_1 Z_1 Z_2 Z_2$ $/Z_1 Z_2 W$	A/ST	Ж V	Восточная Европа, Балтийский регион, Азия Eastern Europe, Baltic region, Asia	<i>Z. vivipara</i> (<i>Z. v. vivipara</i> русская форма) Russian form
7	36A/35 (34A+ 1V/SV)	$Z_1 Z_1 Z_2 Z_2$ $/Z_1 Z_2 W$	V/SV	Ж V	Западная и Цен- тральная Европа, Балтийский регион Western and Central Europe, Baltic region	<i>Z. vivipara</i> (<i>Z. v. vivipara</i> западная форма) western form

популяций из Европы и Азии были сделаны важные выводы. Оказалось, что низкая морфологическая дифференциация *Z. vivipara* сочетается с высокой молекулярно-цитогенетической дифференциацией. Современный хромосомный анализ криптической группы уточнил ее состав и структуру, подтвердил родственные

взаимоотношения внутри группы и показал, что ее сложное филогенетическое построение маркировано определенными геномными и хромосомными изменениями и сопряжено с возникновением таксонов разного уровня. Анализ маркерных признаков хромосом предковой и производных таксонов *Z. vivipara* по-

зволил уточнить шаги и последовательность эволюционных преобразований хромосом, в первую очередь, половой W/w – хромосомы (гетерохроматизация и уменьшение W-половой хромосомы, транслокация и перичентрическая инверсия) при подвидо- и видообразовании и оценить роль последних в этих процессах.

Характеристики мейотических хромосом в ранней профазе 1 мейоза живородящей ящерицы

В настоящее время хорошо известна роль хромосомной реорганизации и модификаций гетерохроматических компонентов в рекомбинационных мейотических процессах, а также исключительное значение изменений в пространственной организации хромосом в генеративной системе клеток при сальтационном видообразовании (Стегний [Stegniy] 2019).

В связи с вышеизложенным в последние годы особое внимание авторов было уделено цитологическим характеристикам ранних ооцитов и раннего мейоза, а также поведению мейотических хромосом, в особенности, множественных половых хромосом в течение ранних стадий профазы 1 мейоза самцов и самок *Z. vivipara* (на стадиях лептотены – пахитены – диплотены первого мейотического деления). Флуоресцентное исследование клеток зародышевых пузырьков в полости яичника – ооцитов – проведено с помощью инкубации с первичными и вторичными SYCP3 (протеин СК осевых элементов) и окрашивания ДАПИ. Было показано, что в ходе оогенеза самки первичные фолликулы входят в ранние стадии профазы 1 мейоза, и выявлены некоторые цитологические характеристики ранних ооцитов и ранних мейотических хромосом (от лептотены – зиготены – пахитены до диплотены) (Рис. 1, 2). Впервые были получены и изучены тотальные препараты распластанных синаптонемных комплексов (СК) бивалентов хромосом и визуализированы особенности и отличия в морфологии СК Z_1Z_1 – половых хромосом (Сафронова и Куприянова [Safronova and Kupriyanova] 2016; Куприянова и др. [Kupriyanova et al.] 2019). В раннем мейозе диплоидных самцов *Z. vivipara* (русская форма *Z. v. vivipara*, $2n=36$ акроцентрических хромосом, $Z_1Z_1 Z_2Z_2$ половые хромосомы) на стадиях пахитены – диплотены

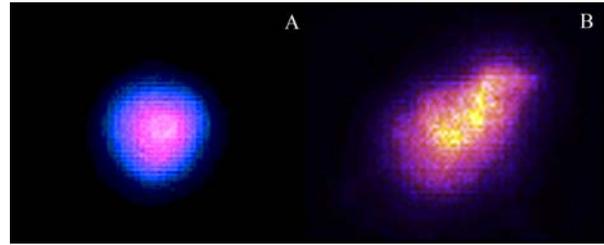


Рис. 1. А, В. Распластанные ядра ооцитов самки *Zootoca v. vivipara* (русская форма), стадии средняя пахитена-диплотена. Окраска АТ специфичным флуорохромом ДАПИ.

Fig. 1. А, В. The spread oocyte nuclei of female of *Zootoca v. vivipara* (Russian form) at the middle pachytene-diplotene stages. Fluorochrome AT DAPI stained DNA.

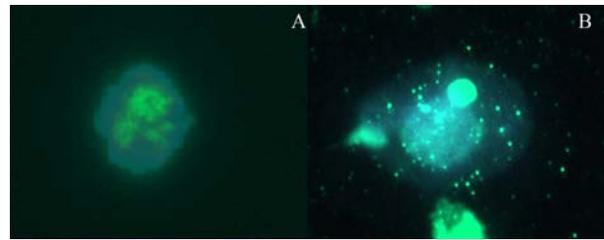


Рис. 2. А, В. Распластанные ядра ооцитов самки *Zootoca v. vivipara* (русская форма). Инкубация с антителами (SYCP3) и докраска АТ специфичным флуорохромом ДАПИ.

Fig. 2. А, В. The spread oocyte nuclei of female of *Zootoca v. vivipara* (Russian form). Incubation with antibody (SYCP3) and after incubation specific fluorochrome AT DAPI stained.

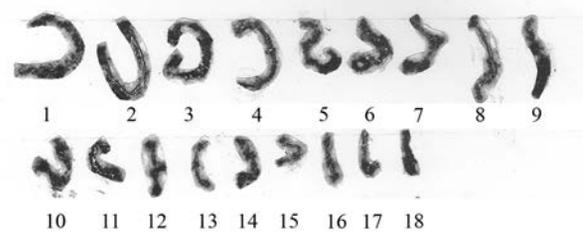


Рис. 3. СК- кариотип сперматоцита самца *Zootoca v. vivipara* (русская форма): $n = 18$ бивалентов (Рис. 5 из статьи Сафронова и Куприянова [Safronova and Kupriyanova] 2016).

Fig. 3. SC karyotype of spermatocytes of *Zootoca v. vivipara* (Russian form): $n = 18$ bivalents (Fig. 5. from Safronova and Kupriyanova, 2016).

были обнаружены 18 СК бивалентов (Рис. 3). Как указано в Табл. 1, самка *Z. vivipara* (русская форма *Z. v. vivipara*) имеет в кариотипе 35 акроцентрических хромосом ($2n=35$, с 32 аутосомами и тремя Z_1Z_2W половыми хромосомами, где W по морфологии относится к акро/субтелоцен-

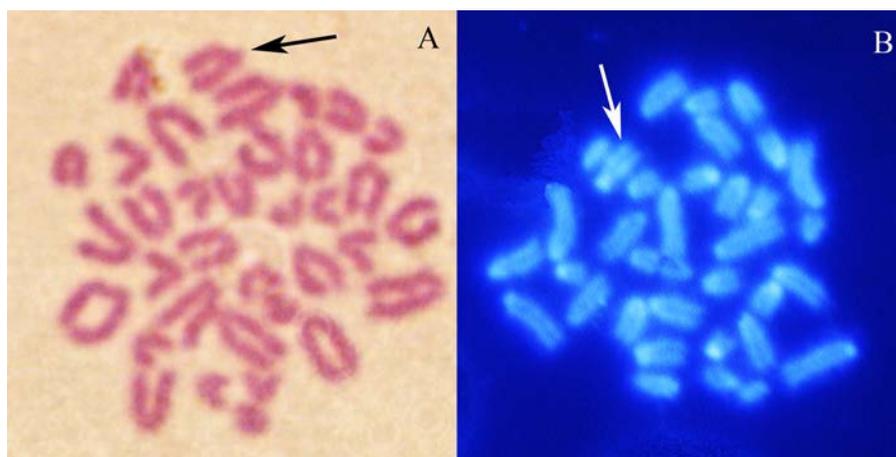


Рис. 4. А, В. Метафазные пластинки клеток крови самки *Zootoca v. vivipara* (русская форма). А – стандартная окраска красителем Гимза, Б – исчерченность гетерохроматина хромосом после окрашивания АТ специфичным флуорохромом (ДАПИ): $2n = 35 : 32 A + Z1Z2W$. Стрелки указывают на: А – W половую хромосому и Б – на интерстициальные ДАПИ – полосы на W половой хромосоме.

Fig. 4. A, B. Metaphase plates of female of *Zootoca v. vivipara* (Russian form) A – standard Giemsa staining, B – specific DAPI stained, showing centromeric and interstitial C-bands: $2n = 35 : 32 A + Z1Z2W$. Arrows point to: A – W sex chromosome and B – interstitial DAPI block of W sex chromosome.

трическому (A/ST) типу (Рис. 4). В связи с указанными характеристиками кариотипа самки можно предполагать, что в течение мейоза на стадиях пахитены – диплотены 32 аутосомы образуют 16 СК бивалентов, в то время как три половые хромосомы – 1 сложный тривалент или 1 бивалент и 1 унивалент. Однако в ходе исследования в раннем мейозе самки на стадиях пахитены – диплотены были обнаружены 19 СК бивалентов (Рис. 5) В итоге у самки *Z. vivipara*

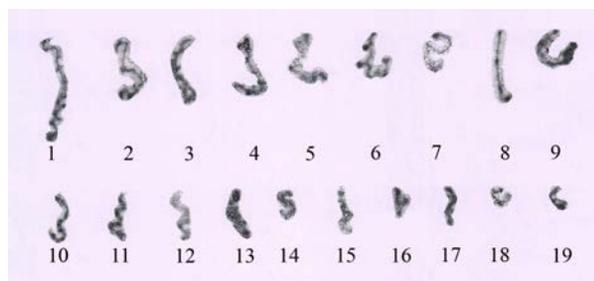


Рис. 5. СК – кариотип ооцита самки *Zootoca v. vivipara* (русская форма): $n = 16$ аутосомных бивалентов и 3 СК – элемента $Z1Z2W$ половых хромосом (рис. 2 из статьи Курпьянова и др. [Курпьянова et al.] 2019).

Fig. 5. SC karyotype of female of *Zootoca v. vivipara* (Russian form): $n = 16$ autosomal bivalents and 3 SC elements of $Z1Z2W$ sex chromosomes (fig. 2. from Kupriyanova et al. 2019).

в раннем мейозе было продемонстрировано сложное поведение трех половых хромосом и предположена их теломерная ассоциация (Курпьянова и др. [Курпьянова et al.] 2019).

Кроме того, молекулярно-цитогенетические данные о транспозонных элементах (ТЭ) в геноме *Z. vivipara* и их локализации в около теломерных районах всех хромосом кариотипа, включая половые Z_1 и Z_2 хромосомы, свидетельствовали о сложной структуре генома вида и о существенной роли ТЭ в эволюционных процессах при

формировании криптических таксонов группы «живородящая ящерица» (Petraccioli et al. 2019). Половые хромосомы участвуют в перестройках, сопровождающихся формированием новых таксонов в комплексе «живородящая ящерица». Недавно молекулярно-цитогенетическое картирование хромосом *Lacerta agilis* показало, что ее Z-половая хромосома (5-я по размеру) имеет частичную гомологию с хромосомами 6 и 9 курицы (Srikulnath et al. 2014). Такие факты ясно указывают на необходимость детального сравнительного анализа, в первую очередь, Z-половых хромосом разных групп ящериц и наземных позвоночных в целом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В итоге многочисленные исследования *Z. vivipara* по: а) молекулярно-цитогенетическим характеристикам кариотипа и генома, б) морфологии и структуре Zw и Z_1Z_2W половых хромосом самок из разных географически разобщенных популяций вида, в) поведению Z_1Z_2W половых хромосом в профазе 1 мейоза самок, а также цитологическим характеристикам раннего оогенеза и формированию СК бивалентов в течение мейоза самок еще раз

подтверждают высказанное ранее мнение о том, что *Z. vivipara* представляет собой криптическую группу, состоящую из таксонов разного ранга. Полученные цитогенетические и молекулярные данные демонстрируют перспективность комплексного подхода при изучении сложного криптического комплекса «живородящая ящерица» *Z. vivipara*.

Имеющиеся сведения могут быть использованы для уточнения состава и таксономического ранга описанных форм, структуры и родственных отношений в пределах криптической группы *Z. vivipara*, а также для оценки роли транспозонных элементов (TE), половых хромосом и их вклада в эволюционные процессы видообразования при формировании «криптических» таксонов, подвидов и видов и указывают на необходимость дальнейших геномных и хромосомных исследований надвидового комплекса «живородящая ящерица».

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят сотрудников отделения герпетологии ЗИН РАН И.В. Доронина и И.Г. Данилова и лаборатории эволюции млекопитающих ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН В.Б. Сычеву за ценные замечания и помощь при подготовке рукописи. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта АААА-А19-119020590095-9.

ЛИТЕРАТУРА

- Capriglione T., Olmo E., Odierna G. and Kupriyanova L. 1994. Mechanisms of differentiation in the sex chromosomes of some Lacertidae. *Amphibia-Reptilia*, **15**: 1–8. <https://doi.org/10.1163/156853894X00506>
- Guillaume Cl.-P., Heulin B. and Beshkov V. 1997. Biogeography of *Lacerta (Zootoca) vivipara*: reproductive mode and enzyme phenotypes in Bulgaria. *Ecography*, **20**: 240–246. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1997.tb00367.x>
- Kichigin I. and Trifonov V. 2013. Genomic structure and sex determination in Squamate reptiles. *Tsitologia*, **55**(4): 253–258. [In Russian].
- King M. 1977. The evolution of sex chromosomes in lizards. In: *Evolution and reproduction*. Canberra: Australian Acad. Sci. 55–60.
- Kupriyanova L. 1989. Cytogenetic evidence for genome interaction in hybrid lacertid lizards. Evolution and ecology of unisexual vertebrates. *Bull. Albany, N.Y. State Mus.*, **400**: 41–46.
- Kupriyanova L. 2004. Cytogenetical approaches to the problem of form-formation and subspeciation in the complex *Lacerta (Zootoca) vivipara* (Lacertidae, Sauria). *Tsitologia*, **46**(7): 649–658. [In Russian].
- Kupriyanova L. 2013. Modern chromosomal and molecular investigations of the Eurasian species *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Lacertidae): results and perspectives. P. 25–31. In: *Modern herpetology: problems and ways of their solutions. Collection of papers of the First International Conference of the young herpetologists of Russia and neighboring countries* (Saint-Petersburg, Russia, 25–27 November 2013). Zoological institute of RAS. Saint-Petersburg, 2013. 169. [In Russian].
- Kupriyanova L. and Rudi E. 1990. Comparative karyological analysis of *Lacerta vivipara* (Lacertidae, Sauria) populations. *Zoological Journal*, **69**: 93–101. [In Russian].
- Kupriyanova L., Melashchenko O. and Alekseev P. 2007. Karyological investigations of populations of the lizard *Zootoca vivipara* (Juaquin, 1787) from the Baltic Sea Basin (western region of Russia). *Tsitologia*, **49**(5): 601–609. [In Russian].
- Kupriyanova L., Niskanen M. and Oksanen T. 2014. Karyotype dispersal of the common lizard *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) in eastern and north-eastern Fennoscandia. *Memoranda Society Fauna Flora Fennica*, **90**: 83–90.
- Kupriyanova L., Safronova L. and Chekunova A. 2019. Meiotic chromosomes, synaptonemal complexes in a female viviparous lizard (*Zootoca vivipara*) in prophase 1 of meiosis. *Russian Journal Genetics*, **55**(6): 728–733. <https://doi.org/10.1134/S1022795419060085>
- Mayer W., Böhme W., Tiedemann E. and Bischoff W. 2000. On oviparous populations of *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) in south-eastern Central Europe and their phylogenetic relationships to neighboring viviparous and south-west oviparous populations (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa*, **13**(1/2): 59–69.
- Odierna G., Kupriyanova L., Capriglione T. and Olmo E. 1993. Further data on sex chromosomes of Lacertidae and a hypothesis on their evolutionary trend. *Amphibia-Reptilia*, **14**: 1–11. <https://doi.org/10.1163/156853893X00147>
- Odierna G., Heulin B., Guillaume C., Vogrin N., Aprea G., Capriglione T., Surget-Groba J. and Kupriyanova L. 2001. Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Ecography*, **24**: 332–340. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240311.x>
- Olmo E. 2005. Rate of chromosome changes and speciation in reptiles. *Genetics*, **125**: 185–203. <https://doi.org/10.1007/s10709-005-8008-2>
- Olmo E., Odierna G. and Capriglione T. 1987. Evolution of sex-chromosomes in lacertid lizards. *Chromosoma*, **96**: 33–38. <https://doi.org/10.1007/BF00285880>

- Petraccioli A., Guarino F., Kupriyanova L., Mezzasalma M., Odierna G., Picariello O. and Capriglione T. 2019.** Isolation and characterization of interspersed repeated sequences in the European common lizard, *Zootoca vivipara*, and their conservation in Squamata. *Cytogenetics Genome Research*, **157**(2): 65–76. <https://doi.org/10.1159/000497304>
- Pokorná M., Giovannotti M., Kratochvil L., Kasai F., Trifonov V., O'Brien P.C.M., Caputo V., Olmo E., Ferguson-Smith M. and Rens W. 2011.** Strong conservation of the bird Z chromosome in reptilian genomes is revealed by comparative painting despite 275 million years divergence. *Chromosoma*, **120**: 455–468. <https://doi.org/10.1007/s00412-011-0322-0>
- Recknagel H., Kamenos N. and Elmer K. 2018.** Common lizards break Dollo's law of irreversibility: Genome-wide phylogenomics support a single origin of viviparity and re-evolution of oviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **127**: 579–588. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.05.029>
- Rovatsos M., Vukic J., Altmanova M., Pokorna M., Moravec J. and Kratochvil L. 2016.** Conservation of sex chromosomes in lacertid lizards. *Molecular ecology*, **25**: 3120–3128. <https://doi.org/10.1111/mec.13635>
- Safronova L. and Kupriyanova L. 2016.** Metaphase and meiotic chromosomes, synaptonemal complexes (SC) of the lizard *Zootoca vivipara*. *Russian Journal Genetics*, **52**(11): 1186–1191. <https://doi.org/10.1134/S1022795416110120>
- Singh L., Pundom J. and Jones K. 1976.** Satellite DNA and evolution of sex chromosomes. *Chromosoma*, **59**(1): 43–62. <https://doi.org/10.1007/bf00327708>
- Srikulnath K., Matsubara K., Uno Y., Nishida C., Olsson M. and Matsuda Y. 2014.** Identification of the linkage group of the Z sex chromosomes of the sand lizard (*Lacerta agilis*, Lacertidae) and elucidation of karyotype evolution in lacertid lizards. *Chromosoma*, **123**: 563–575. <https://doi.org/10.1007/s00412-014-0467-8>
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C., Thorpe R., Kupriyanova L., Vogrin N., Maslak R., Mazzotti S., Venczel M., Ghira I., Odierna G., Leontyeva O., Monney J. and Smith N. 2001.** Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **18**: 449–459. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0896>
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C., Puly M., Semenov D., Orlova V., Kupriyanova L., Chira I. and Smajda B. 2006.** Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity. *Biological Journal Linnean Society*, **87**: 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00552.x>
- Stegniy V.N. 2019.** Genetics of saltational speciation and systemic mutations. Tomsk. Publishing House of Tomsk State University, 2019. 262 p. [In Russian].
- Wright J. W. 1973.** Evolution of the X1X2Y sex chromosome mechanism in the scincid lizard *Scincella laterale* (Say). *Chromosoma*, **43**(1): 101–108.

Представлена 4 февраля 2020; принята 18 февраля 2020.