

Много ли на свете клональных видов. Часть 1. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов

С.Д. Гребельный

Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург 199034 Россия. e-mail: actinia@zin.ru

РЕЗЮМЕ: Легкомысленно употребляя термин “половое размножение”, мы часто забываем о том, что половой процесс, строго говоря, не имеет прямого отношения к размножению. Будучи главным инструментом генетической рекомбинации, половой процесс у млекопитающих и птиц осуществляется в каждом поколении и поддерживает разнообразие индивидуальных генотипов. В других случаях (дафнии — *Daphniidae*, *Daphniiformes*, *Crustacea*; тли — *Homoptera*, *Aphididae*) он лишь периодически возрождает генотипическое разнообразие, которое популяция неизменно теряет при партеногенетическом размножении, постепенно превращаясь в смесь ограниченного числа клонов, состоящих из генетически идентичных особей-близнецов. Переход некоторых популяций обычного двуполого вида к длительному партеногенезу (или иному размножению без рекомбинации) приводит к появлению генетически изолированных друг от друга, как правило, однополо-женских рас. Примером тому могут служить жуки — *Otiorhynchus*, *Curculionidae*, и *Ptinus*, *Ptinidae*; бабочки — *Solenobia*, *Psychidae*; кузнечики — *Saga*, *Tettigoniidae*, и *Warramaba*, *Eumastacidae*; мокрицы — *Trichoniscus*, *Trichoniscidae*, *Isopoda*, *Crustacea*. Многие такие формы приобретают карриологические отличия от ближайших двуполых родственников и систематиками интерпретируются как самостоятельные клональные или полуклональные виды (например, партеногенетические виды ящериц — *Cnemidophorus*, *Teiidae*; *Leiolepis*, *Uromastycinae*; *Lacerta*, *Darevskia*, *Lacertidae*; *Heteronotia*, *Gekkonidae*; гиногенетические и гибридогенетические рыбы — *Poecilia* и *Poeciliopsis*, *Poeciliidae*; хвостатые амфибии — *Ambystoma*, *Ambystomatidae*; обыкновенные европейские “съедобные лягушки” — *Rana esculenta*). Большая часть нерекombинирующих рас или видов имеет гибридное происхождение, отличается повышенной гетерозиготностью и большой жизнеспособностью. Изучение мейоза партеногенетически размножающихся организмов позволяет понять причины их конкурентного успеха в природе и слабости клонов, полученных в лаборатории от “нормальных” двуполых, рекомбинирующих видов. Дело в том, что животные и растения, отказавшиеся в естественных условиях от полноценного полового размножения, тем или иным способом передают потомству весь хромосомный набор (или только некоторую его часть) в совершенно неизменном состоянии. Обязательным условием успешного клонирования выступает глубокое искажение гаметогенеза, нарушающее рекомбинацию и тем самым “консервирующее” возникшие случайно, но победившие в клональной конкуренции наиболее удачные сочетания признаков. Рассматривая разнообразие механизмов остановки рекомбинации, используемых естественными клональными формами, (партеногенез, гиногенез, гибридогенез и др.) мы выявляем их общие свойства, генетические преимущества и недостатки, которые они обнаруживают в сравнении с двуполыми майровскими “биологическими видами”.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: клонирование, половой процесс, генетическая рекомбинация, мейоз, партеногенез, гиногенез, гибридогенез, полиплоидия, апомиксис, разнообразие генотипов, однополо-женские расы, “биологические виды”, изменения климата, полиморфизм, ареал.

How many clonal species are there in the world. Part 1. The difference between clonal forms and bisexual species

S.D. Grebelnyi

Zoological Institute, Universitetskaya naberezhnaya, 1, Saint-Petersburg 199034 Russia. e-mail: actinia@zin.ru

ABSTRACT: When using the term “sexual reproduction” we usually forget that sexual process is not directly bound up with reproduction. Being the main instrument of genetic recombination, in mammals and birds it takes place in every generation and supports the diversity of genotypes. In other cases (Daphniidae, Daphniiformes, Crustacea; Aphididae, Homoptera) it only periodically restores the genetic diversity, which is inevitably lost by population while it reproduces by parthenogenesis. As a result, the population gradually converges to a mixture of a limited number of clones, each of which being comprised of genetically identical individuals. Switching over to long-term parthenogenesis (or other kind of reproduction without recombination) leads to emergence of genetically isolated, generally all-female races. The examples of such phenomenon are the beetles (*Otiorhynchus*, Curculionidae, and *Ptinus*, Ptinidae), butterflies (*Solenobia*, Psychidae), grasshoppers (*Saga*, Tettigoniidae, and *Warramaba*, Eumastacidae), woodlice (*Trichoniscus*, Trichoniscidae, Isopoda, Crustacea). Many of them, having acquired some karyological differences from their closest bisexual relatives, are often considered as separate clonal or hemiclinal species (for example, parthenogenetic lizards of the genera *Cnemidophorus*, Teiidae; *Leiolepis*, Uromastycinae; *Lacerta*, *Darevskia*, Lacertidae; *Heteronotia*, Gekkonidae; gynogenetic and hybridogenetic fishes *Poecilia* and *Poeciliopsis*, Poeciliidae; caudate amphibian *Ambystoma*, Ambystomatidae; very common European frog *Rana esculenta*. Most of non-recombining races or species are characterized by higher heterozygosity and viability, many of them being of hybridogenous origin. The study of meiosis in parthenogenetic organisms makes it possible to understand the cause of competitive success of such forms in nature and fragility of clones obtained from “normal” bisexual species in the laboratory. The fact is that the animals and plants, which in natural conditions do not have true sexual reproduction, nevertheless pass all their chromosome set (or only a part of it) to their offspring in completely unmodified condition. The necessary condition of successful cloning is a deep deformation of gametogenesis, which disrupts recombination. That preserves the most favorable combinations of characters, which, having arisen by chance, succeeded in clonal competition. By examining different mechanisms of stoppage of recombination in nature (parthenogenesis, gynogenesis, hybridogenesis et ctr.), we elicit the most general features of clones as well as their advantages and limitations in comparison with bisexual Mayr’s “biological species”.

KEYWORDS: clonal competition, all-female races, unisexual species, stoppage of recombination, parthenogenesis, gynogenesis, hybridogenesis, apomixis, geographic distribution of polyploids, “biological species”, climatic changes.

Оглавление

1. Хорошо изученные примеры клонирующихся форм
 - 1а. Дафнии. Остановка рекомбинации на сезон
 - 1б. Жуки-долгоносики. Прекращение рекомбинации на многие годы или века
 - 1в. Бразильские ящерицы. Полный отказ от рекомбинации
 - 1г. Общие свойства клональных форм, их отличие от обычных двуполых видов
2. Девственное развитие в природе и лаборатории
 - 2а. Отчего бывают так немощны партеногенетические клоны, полученные в эксперименте от обычных двуполых видов?
 - 2б. Половой процесс и размножение
 - 2в. Мейоз у обычных двуполых видов
 - 2г. Мейоз при партеногенезе

Введение

Несколько лет назад модными стали рассуждения о “биологическом разнообразии”, проще сказать, о числе знакомых и неизвестных животных, микробов и растений, которые мы в обыденной жизни и в научном обиходе привыкли с разной степенью строгости различать в качестве самостоятельных видов. С давних времен в сознании натуралистов удерживается самое уважительное отношение к виду. Несмотря на широкий разброс мнений о его критериях, систематики обычно соглашаются в том, что виды близких родов и семейств представляют собой явления соизмеримые, более или менее равноценные. Может быть, поэтому они кротко примирились с утверждением популяризаторов науки о том, что все виды — и массовые, широко распространенные, и редкие, и даже реликтовые, сохранившиеся в ограниченном ареале — одинаково важны для сохранения природных сообществ.

И все же, далеко не все виды унаследовали от предков и демонстрируют в разнообразии особей весомую часть приобретенного в ходе долгой эволюции генетического полиморфизма, не все отделены от ближайших родственников значительным периодом независимого развития. Объем собственной, самостоятельно нажитой наследственной информации, в конечном счете, определяющий различия между близкими видами, не всегда велик. Репродуктивная

изолированность видов во многих случаях также не есть результат мелких, постепенно накопившихся случайных или адаптивных особенностей. Часто она обеспечивается действием совсем других механизмов.

В этой статье пойдет речь об одном из источников дискретных форм, об одной из причин обнаружения в природе и описания огромного числа новых видов, появившихся вместе с новыми методами исследования (кариологическими, иммунологическими, молекулярно-генетическими и др.), о разнокачественности явлений, которые неизбежно и, с точки зрения музейного систематика, справедливо рассматриваются в качестве самостоятельных видов.

1. Хорошо изученные примеры клонирующихся форм

1а. Дафнии. Остановка рекомбинации на сезон

Жизненный цикл водяных блох рода *Daphnia* обычно включает более или менее длительный период партеногенетического размножения. Во время него сменяется несколько поколений, состоящих из одних только самок, без спаривания и оплодотворения отрождающих молодь женского пола. Затем, чаще всего осенью, при наступлении неблагоприятных условий в потомстве партеногенетических самок появляются сам-

цы. Тогда, после спаривания, самки откладывают оплодотворенные покоящиеся яйца, которые способны переживать продолжительную диапаузу (Hebert, 1987).

Для изучения изменчивости природных популяций дафний настоящий, менделевский генетический анализ со скрещиваниями и учетом расщепления в потомстве, разумеется, не применялся. Заметные успехи в этой области были достигнуты только после исследования аллоферментов методом электрофореза. Молекулы ферментов и других растворимых белков, кодируемые разными аллелями одного генного локуса, различаются по скорости движения в электрическом поле. Благодаря этому удается установить, сколько вариантов строения фермента присутствует в данной популяции, а также отличить гетерозиготные особи от гомозиготных. С помощью электрофореза оказалось возможным показать, что потомство, произведенное партеногенетическим путем, всегда имеет тот же генотип, что и материнская особь. Это строго доказано при изучении полиморфных локусов в сотнях клональных линий *Daphnia magna* (Hebert, Wart, 1972). Вместе с тем, показано, что фенетически различаемые клоны отличаются по плодовитости, скорости роста, выживаемости и размерам новорожденных рачков, а также по выносливости к низкому содержанию кислорода и другим признакам (Potts, Fryer, 1979; Hebert et al., 1985; Weider, Lampert, 1985; Paris et al., 1988).

Существенные различия наблюдаются между популяциями дафний в больших прудах и мелких пересыхающих лужах. Когда мелкие, временные водоемы заполняются водой, молодые дафнии развиваются из оплодотворенных, покоящихся яиц. В таких, только что возникших популяциях, частоты аллелей полиморфных локусов хорошо соответствуют правилу Харди-Вайнберга, как это и должно быть у обычных двуполых животных, как это и бывает у большинства зверей и птиц. Однако, с началом партеногенетического размножения конкуренция между клональными линиями, состоящими из потомков разных самок, приводит к ис-

ключению клонов, обладающих меньшей жизнеспособностью или плодовитостью. В мелких водоемах, которые часто подвергаются пересыханию или промораживанию, межклональная конкуренция чаще прерывается половым размножением, которое после диапаузы восстанавливает широкий полиморфизм популяции, обеспечиваемый множеством случайных сочетаний генов, возникающих в результате скрещиваний.

В крупных же водоемах, где условия обитания более стабильны и партеногенез удерживается в течение более продолжительного времени, конкурентное исключение клонов заходит дальше, и электрофоретический анализ отчетливо показывает преимущественное выживание немногих высокогетерозиготных клонов. Такое явление можно считать неизбежным последствием останковки половой генетической рекомбинации¹ и, как было отмечено Янгом, “избыток гетерозигот оказывается общей чертой долго существующих популяций *Daphnia*” (Young, 1979).

16. Жуки-долгоносики. Прекращение рекомбинации на многие годы или века

Самым приметным и неоспоримым признаком прекращения нормальной половой рекомбинации признаков, наверное, можно считать отсутствие в популяции самцов. Давно известно, что некоторые виды представлены не только в музейных коллекциях, но и во многих природных местообитаниях одними самками. Эти, так называемые од-

¹ Здесь и далее под «рекомбинацией» я имею в виду совокупность всех тех процессов, которые приводят к образованию новых сочетаний генов (и локусов, и наполняющих их аллелей). Такое употребление термина мы встречаем в работах И.Б. Райкова (1975), В. Гранта (1980, 1984, 1991), А.Г. Сомова (1992). В отличие от них Darlington (1946), Айала (1980) и другие авторы используют его в более узком смысле — как синоним *кроссинговера*. В.В. Кушев (1971) разъясняет узкое и широкое понимание термина, но его книга посвящена в основном кроссинговеру.

нополюе (unisexual или all-female) формы, могут принадлежать к видам, которые в других частях своего ареала представлены обычными двуполовыми популяциями.

Еще Вандель, работавший с европейскими мокрицами, обратил внимание, что если двуполовая и партеногенетическая формы, относимые систематиками к одному или к двум близким видам, разобщены географически (а не составляя, как в случае с дафниями, фазы жизненного цикла), то партеногенетическая форма обычно распространена гораздо шире (Vandel, 1926, 1928, 1931, 1940). Позднее Суомалайнен собрал очень богатый материал, касающийся этого явления, относящийся к жукам долгоносикам. Он называет целый ряд видов семейства Curculionidae (*Otiorhynchus scaber*, *O. dubius*, *O. chrysocomus*, *O. salicis*, *O. sulcatus*, *Polydrusus mollis*, *Liophloeus tessulatus*), для которых известны партеногенетические (обычно полиплоидные) и двуполые расы. Двуполые почти во всех случаях имеют очень ограниченный ареал в горах центральной и южной Европы, а партеногенетические распространены широко (Suomalainen, 1969; Korotyaev, 1996).

Otiorhynchus scaber обитает в еловых лесах Европы. Это некрупный, примерно полсантиметра длиной, малоподвижный жук, неспособный к полету. Он достигает большой численности на благоприятных для него участках и может считаться не слишком опасным, но все же — вредителем леса. Диплоидные двуполые популяции живут в весьма ограниченной области в восточных Альпах, зачастую вместе с полиплоидными партеногенетическими расами. Триплоидная раса занимает центральную Европу, вместе с ней во многих местах встречается и тетраплоидная. Но она идет дальше на север, достигая в Скандинавии 64° северной широты (Jahn, 1941; Suomalainen et al., 1976).

С помощью электрофореза белков Суомалайнен и его соавторы исследовали полиморфизм двуполой популяции из Плеша (Plesch) в Австрии, а также огромного чис-

ла партеногенетических популяций. Ими изучены образцы из трех центрально-европейских триплоидных, четырех центрально-европейских тетраплоидных и 123 северо-европейских тетраплоидных популяций (Suomalainen, Saura, 1973; Saura et al., 1976 a).

Строго говоря, “клональная популяция”, не заслуживает названия популяции, поскольку не представляет собой “совокупности скрещивающихся особей”. И все же этот нестрогий термин довольно часто встречается в литературе. Под ним обычно имеют в виду группу клональных линий, происходящих каждая от одной особи. Они размножаются с помощью механизмов, не допускающих обмена генами, не черпают аллели из общего “котла” и, следовательно, не обладают общим генофондом. Систематики на основании морфологического сходства относят их к одному виду.

Каждая партеногенетическая популяция состоит из нескольких генотипически различных клонов. Например, в триплоидной популяции из Лунца (Lunz am See) в Австрии преобладают два клона, к которым принадлежит большинство особей. Но в ней присутствуют еще три редких клона. Причем различия между наиболее сходными клонами, выявляемые по электрофоретической подвижности белков, во всех случаях могут быть объяснены единственной мутацией. Они состоят в замене аллели в одном из полиморфных локусов.

Поскольку материал по тетраплоидным популяциям более обширен, в континентальной Европе и Скандинавии обнаружено 75 тетраплоидных клонов. Они гетерозиготны по трем локусам с одним и тем же (!) сочетанием аллелей (найжены только две особи, имеющие в одном локусе иное аллельное сочетание), гомозиготны по шести другим локусам, и имеют варьирующий набор аллелей в остальных 11 изученных полиморфных локусах (по этим 11 локусам, собственно, и идентифицируются клоны). Большинство клонов встречается более, чем в одной популяции, хотя вклад их далеко не

равный — три массовых клона охватывают половину всех собранных жуков.

Самую красивую картину географического разделения однополой партеногенетической и двуполой формы дает *Otiorhynchus dubius* (Рис. 1). Он обладает так называемым аркто-альпийским ареалом (Suomalainen, 1969), формирование которого обычно связывают с историей четвертичных оледенений. Согласно разным, но по существу очень близким гипотезам, аркто-альпийские (или, что то же, борео-монтанные) виды растений и мелких наземных беспозвоночных животных пережили последнее плейстоценовое оледенение в свободных ото льда местах в Скандинавии, либо, что кажется более вероятным, расселились на север после отступления ледника из рефугиумов центральной Европы (Holdhaus, Lindroth, 1939; Suomalainen et al., 1976). В пользу последнего предположения говорит современное

распространение *Otiorhynchus dubius*: тетраплоидные популяции этого вида, состоящие только из самок, населяют Скандинавию, Шотландию, Ирландию и Исландию, в то время как “обыкновенная” двуполовая раса отмечена только в горах центральной Европы.

О том же свидетельствует генотипический состав популяций других Curculionidae. Триплоидная раса *Otiorhynchus salicis* встречается в центральной Европе и Скандинавии. В ее составе зарегистрировано 16 клонов различных по электрофоретической подвижности белков. Малочисленные клоны встречаются либо в центральной Европе, либо только в Скандинавии, но два доминирующих клона, на долю которых приходится более половины всего исследованного материала, представлены и на континенте, и за датскими проливами. Конечно, обмен между фаунами мог идти в обоих

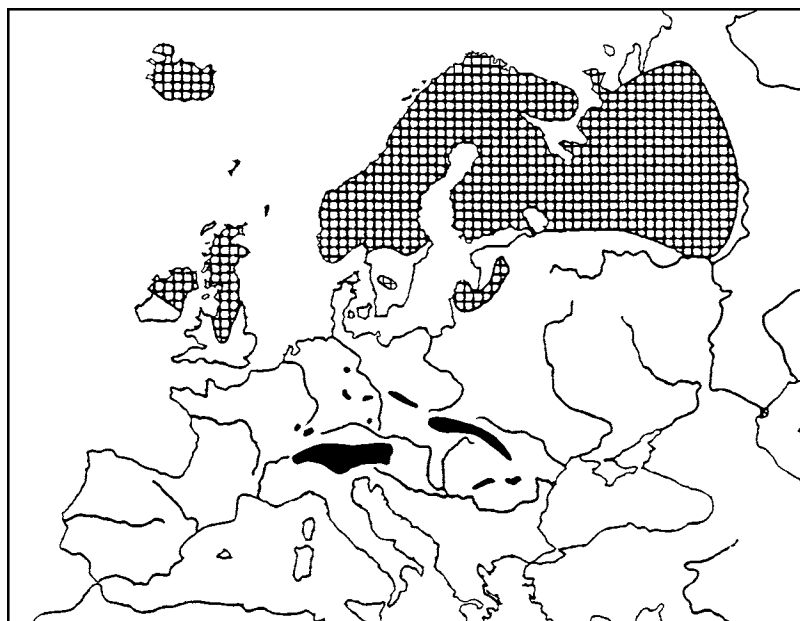


Рис. 1. Географическое распространение *Otiorhynchus dubius*. Ареал двуполой диплоидной расы (в центральной Европе) показан чёрным, область занятая партеногенетическими полиплоидными расами (в северной Европе) заштрихована (по: Holdhaus, Lindroth, 1939 из Suomalainen, 1948).

Fig. 1. Geographical distribution of *Otiorhynchus dubius*, weevil of the beetle family Curculionidae. Distribution range of bisexual diploid race (in the Central Europe) is shown by black. Area occupied by parthenogenetic polyploid races in the Northern Europe is shaded. (After Holdhaus, Lindroth, 1939 from Suomalainen, 1948).

направлениях, но обогащение центрально-европейских сообществ за счет элементов скандинавской фауны, опустошенной ледником, представляется менее вероятным.

Наконец, комплекс форм, объединяемых под видовым названием *Polydrusus mollis*, сохранил, по-видимому, все состояния, которые должны были пройти европейские жуки-долгоносики, прежде чем достигнуть современной дифференциации. Двупольные популяции *Polydrusus mollis* живут в южной Югославии и Албании, партеногенетические — как и у остальных обсуждавшихся видов, распространены в центральной и северной Европе. Но, в отличие от остальных долгоносиков, у этого жука диплоидные самки способны размножаться партеногенетически и создавать самостоятельные однополые популяции, освоившие большую часть ареала (Lokki et al., 1976). Значение этого факта справедливо подчеркнул Суомалайнен: “диплоидный партеногенетический *Polydrusus mollis* представляет собой состояние, подобное предполагаемым вымершим предкам многочисленных полиплоидных партеногенетических долгоносиков. Очень вероятно — писал он, — что партеногенез возник у диплоидной самки. Полиплоидия же развивалась позднее, в партеногенетической линии” (Suomalainen et al., 1976).

Обобщая уникальный, собранный им и его соавторами материал по полиморфизму жуков-долгоносиков, Суомалайнен (Suomalainen, 1976, с. 236) сделал следующие важные для нашей темы замечания.

а. В партеногенетических популяциях, несмотря на отсутствие обмена аллелями, сохраняется полиморфизм (во многих местных популяциях отмечено по несколько клонов, и десятки клонов на обширном ареале вида).

б. Определенные сочетания аллелей могут быть увязаны с локальными условиями.

в. Немногие преуспевающие клоны встречаются на огромной территории.

г. Двупольные диплоидные расы показывают реликтовое распространение.

Хотя Суомалайнен полагал, что обогащение клонального разнообразия в однопо-

лых популяциях может происходить за счет мутирования, все собранные им данные показывают, что партеногенетические клоны не содержат аллелей, которые отсутствовали бы в двупольных, обыкновенных, рекомбинирующих популяциях. Следовательно предком большинства партеногенетических линий у всех обсуждавшихся видов, скорее всего, была двуполовая раса. Она же, вероятно, и по сей день служит источником новых клонов.

Картину, очень похожую на ту, что описывает Суомалайнен, удалось наблюдать в меньшем географическом масштабе. На одном из арктических островов в Канаде в 179 мелких тундровых водоемах было выявлено 74 электрофоретически различимых тетраплоидных клонов дафний и один диплоидный клон. Только три тетраплоидных клонов были обильны и встречались во многих прудах, редкие клоны были ограничены лишь одной из частей острова (Weider, 1989). Таким образом, те же закономерности можно проследить и на дафниях, но распространение и полиморфизм долгоносиков, безусловно, более соблазнительны для исторической интерпретации.

1в. Бразильские ящерицы. Полный отказ от рекомбинации

Еще совсем недавно, на памяти наших учителей, партеногенез считался печальным делом низших — беспозвоночных животных. Однако уже в довоенные годы способность к однополному размножению начали признавать за некоторыми, естественно, низшими позвоночными. Сначала стали известны состоящие только из самок популяции американской субтропической живородящей рыбки *Poecilia formosa*, размножающиеся при участии самцов близкородственных видов (Hubbs, Hubbs, 1932). Потом были найдены однополо-женские популяции нашего серебряного карася *Carassius auratus gibelio*, размножающиеся вместе с другими карповыми рыбами, молоки которых стимулируют карасиную икру к развитию (Берг,

1947; Головинская, Ромашов, 1947). Это явление получило название *гиногенеза* (см. посвященную гиногенезу главу Н.Б. Черфас в книге В.С. Кирпичникова, 1987). Теперь гиногенез описан и у саламандр (Uzzell, 1963, 1964; MacGregor, Uzzell, 1964; Боркин, Даревский, 1980). Наконец, в пятидесятые–семидесятые годы, благодаря работам И.С. Даревского и В.Н. Куликовой, Маслина, Куэльяра (Даревский, 1958; Darevsky, Kulikowa, 1961; Maslin, 1962, 1968, 1971; Cuellar, 1971), были получены первые, разрозненные сведения о партеногенезе у рептилий. К настоящему времени наиболее изученным среди них объектом оказались американские тропические ящерицы рода *Cnemidophorus* (Teiidae).

Богатейший материал по полиморфизму белков, кариологической изменчивости, митохондриальной ДНК *Cnemidophorus lemniscatus* и близких к нему видов был обобщен Сайтом, Вайсом и их соавторами (Sites et al., 1990; Vyas et al., 1990). Он был использован для доказательства гибридного происхождения партеногенетических рас *Cnemidophorus*. Мы упомянем только небольшую часть собранных этими исследователями фактов.

Вид *Cnemidophorus lemniscatus* — или, как полагает ряд исследователей (Sites et al., 1990), комплекс близких, но самостоятельных видов — распространен в Центральной и Южной Америке до Амазонского бассейна (Vanzolini, 1970; Peccinini, 1971; Hoogmoed, 1973; Serena, 1984, 1985). В северной Бразилии он представлен партеногенетическими и обычными, двуполыми популяциями. И те, и другие принадлежат к нескольким кариоморфам (“cytotypes”), которые отличаются по числу либо морфологии хромосом.

Двуполые популяции включают две расы, обозначенные как **D** и **E**. Обе они имеют диплоидное число хромосом ($2x = 50$), но различаются по их строению (периферическая инверсия в самой крупной хромосомной паре; Peccinini-Seale, Frota-Pessoa, 1974). В амазонских партеногенетических популяциях этими авторами обна-

ружены три хромосомные расы, обозначенные как **A**, **B** и **C**. Все они диплоидны (расы **A** и **B** имеют $2x = 48$, раса **C** — $2x = 50$ хромосом) и гетерозиготны по той же периферической инверсии, которая позволяет различать двуполые расы **D** и **E**. Кроме того, **A** и **B** различаются по числу гетероморфных хромосомных пар (их две у расы **A** и только одна пара у расы **B**).

Кариотипы популяций в изученных местообитаниях не изменились в течение двадцати лет (Sites et al., 1990). Севернее, в Суринаме, *C. lemniscatus* представлен партеногенетическими триплоидами и двуполыми диплоидами (Serena, 1984, 1985). Двуполые суринамские популяции имеют тот же кариотип, что и хромосомная раса **D** из амазонского бассейна в Бразилии, в то время как триплоиды имеют 75 хромосом. Гетерозиготность по нескольким локусам наводит на мысль, что триплоиды появились путем гибридизации между диплоидной двуполой популяцией расы **D** и диплоидной партеногенетической формой, подобной амазонской расе **C** (Dessauer, Cole, 1989; подробнее это мнение будет обсуждаться ниже на примере амазонских рас). Ни одна из диплоидных или триплоидных партеногенетических форм, насколько известно, не встречается совместно с двуполыми популяциями (Peccinini-Seale, 1989).

Самое важное наблюдение, которое особо подчеркнуто исследователями белкового полиморфизма *Cnemidophorus lemniscatus*, состоит в том, что амазонские партеногенетические расы “гетерозиготны по большинству локусов (8 из 11), в которых двуполые расы **D** и **E** фиксированы (“или почти фиксированы”) по разным аллелям. Это означает, что в гомологичных хромосомах партеногенетических ящериц каждый из восьми обсуждаемых генов представлен двумя разными аллелями (см. Табл. 1, раса **B**), в то время как у двуполых рас обе копии каждого из этих генов представлены одной аллелью. Причем аллели, которые несут двуполые расы, таковы, что высоко гетерозиготное состояние, свойственное расе **B**, как

Таблица 1. Набор аллелей партеногенетической и двух обычных (предковых) рас амазонской ящерицы *Cnemidophorus lemniscatus* (по данным Sites et al., 1990).

Table 1. Set of alleles in a parthenogenetic and two usual (ancestral for it) races of Amazonian lizard *Cnemidophorus lemniscatus* (Base on data by Sites et al., 1990).

	<i>S-Aat-a</i>	<i>Ada-A</i>	<i>Cat-1^b</i>	<i>Icdh-2^c</i>	<i>S-Me-A</i>	<i>Pep(lla)^f</i>	<i>Pep(lgg)^g</i>	<i>Pep(pat)</i>	<i>Est-1</i>	<i>Iddh-A</i>	<i>Pgm-2</i>
Раса «В»(2х=48) (партеногенетическая)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	●
	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	●
Раса «D»(2х=50)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
Раса «E»(2х=50)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●

Примечание. Белыми кружками показаны аллели, присутствующие в гомозиготном состоянии у двуполой расы «D», черными кружками — у двуполой расы «E». Видно, что партеногенетическая раса («В») в большинстве локусов несет гетерозиготное сочетание этих аллелей, следовательно, может интерпретироваться как гибрид.

Annotation: white circles show alleles, which are present as homozygous in bisexual race «D»; black circles show homozygous alleles of bisexual race «E». It is seen that parthenogenetic race («В») has a heterozygous allele combination in nearly all these loci; consequently, it could be interpreted as a hybrid.

раз может быть получено при гибридизации **D** и **E**.

Более того, сходство в строении митохондриальной ДНК показывает, что из всех изученных форм предком партеногенетических рас по женской линии могла быть самка именно расы **D**. С другой стороны, различия в нуклеотидных последовательностях митохондриальной ДНК, накопившиеся с течением времени между географически изолированными популяциями расы **D**, и отсутствие такой изменчивости у партеногенетических рас указывают на недавнее происхождение партеногенетиков (Vyas et al., 1990).

Высокая разрешающая способность современных методов изучения полиморфизма создает и известные препятствия для простой, точнее, для упрощенной, интерпретации происхождения форм. Так, в трех полиморфных локусах, по которым расы **D** и **E** различаются, однополые расы имеют аллель, свойственную только расе **D** (*Est-1*, *Iddh-A*) либо расе **E** (*Pgm-2*). Эти признаки не согласуются с гипотезой гибридизации, но все же могут быть объяснены (Site et al., 1990) одним из следующих событий:

[1] либо аллели одного из родителей были утрачены вследствие мутации;

[2] либо возникшие первоначально партеногенетические формы не были вполне идентичны существующим в настоящее время популяциям рас **D** и **E**;

[3] либо геномам однополых партеногенетических линий все же свойственна ограниченная рекомбинация.

Итак, тропические ящерицы рода *Cnemidophorus* подобно европейским жукам-долгоносикам представляют собой группу таксономически близких и действительно связанных тесным родством форм, включающую как однополые партеногенетические расы, так и обычные популяции, размножающиеся половым путем. Механизмом репродуктивной изоляции двуполых ящериц могут служить цитологически заметные различия хромосом. Эти различия не допускают совместного размножения разных кариоморф, но не препятствуют партеногенетическому размножению гибрида. В отличие от долгоносиков все выделенные исследователями расы ящериц имеют собственный ареал, не накладывающийся на ареал других родственных линий. Клональное разнообразие здесь гораздо меньше. Но считать расу единым генетически однородным клоном и в этом случае, вероятно,

нельзя². Особой целью своей публикации Сайт с соавторами назвал доказательство видовой самостоятельности двуполых рас. Его заключение было таково: “хромосомные расы *D* и *E*, весьма вероятно, представляют собой генетически изолированные подразделения, и им должен быть дан статус самостоятельных видов” (Site et al., 1990).

Отсутствие самцов гарантирует изоляцию между партеногенетическими расами *Snemidophorus lemniscatus*. Редкие возвратные скрещивания с самцами “предковых” линий, если и случаются, не могут существенно повлиять на генотипический состав двуполых популяций, поскольку набор аллелей в них, несомненно, гораздо богаче, чем у партеногенетиков. Зато такие скрещивания способны привести к появлению новых клонов. Но высокая однородность партеногенетических популяций показывает, что у ящериц, в отличие от долгоносиков, пополнение набора клонов идет очень вяло.

По-видимому, мы вправе рассматривать партеногенетические формы *Snemidophorus* как хороший пример необратимой остановки рекомбинации. Судьба таких нерекombинирующих клональных видов предрешена их свойствами, прежде всего, крайне низким полиморфизмом и неспособностью создавать (даже на основе того набора мутаций, которые они могли бы накопить за время своего существования) новые сочетания признаков.

1г. Общие свойства клональных форм, их отличие от обычных двуполых видов

Генотипическое разнообразие, безусловно, зависит от способа размножения. При половом размножении, сопровождающем

² В табл. А (приложение 2) к статье Сайта и др. (Site et al., 1990) указано, что диплоидные партеногенетические расы “В” и “С” *Snemidophorus lemniscatus* имеют в некоторых локусах не две, а три аллели, либо при наличии двух аллелей демонстрируют частоты отличные от 1 и 0.5, характеризующие не чистую гомозиготу или гетерозиготу, а смесь генотипов.

ся полноценной генетической рекомбинацией, популяция полиморфна, каждая особь обладает индивидуальным сочетанием признаков. Однако, переход к партеногенезу или иному размножению без рекомбинации неизбежно пресекает появление новых сочетаний генов и связанных с ними признаков. С течением времени число клонов и набор аллелей неизбежно сокращаются: сохраняются только самые жизнеспособные в сложившихся условиях или быстрее других размножающиеся клоны. Сокращение генотипического разнообразия клональных популяций обычно относят на счет конкуренции клонов. Именно так были истолкованы рассмотренные в первой главе сезонные изменения популяций дафнии. Но его можно объяснить и иными причинами.

Возникновение нового клона в результате мутации — явление, конечно, редкое. Зато более обычна в небольших популяциях случайная, то есть неселективная, совершающаяся даже без участия отбора, утрата редких генотипов. Поэтому клональные популяции могут только хранить или малопомалу терять (но не обогащать!) возникшее прежде генотипическое разнообразие. При рассмотрении панмиктических популяций обычных двуполых видов подобное явление получило название “случайного генетического дрейфа” (Wright, 1931), более понятно именуемого генетико-автоматическими процессами (Ромашов, 1931; Дубинин, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932).

Давление отбора может сильно ускорить снижение генотипического разнообразия, тогда “менделевская популяция” быстро превратится в смесь немногих клонов, в предельном случае — в один наиболее приспособленный к локальным условиям клон. Полиморфизм такой популяции мал, а уровень гетерозиготности, обычно, высок (Young, 1979; Suomalainen, Saura, 1973; Saura et al., 1976a; Суомалайнен и др., 1977; Даревский, 1986; Suomalainen et al., 1987; Wetherington et al., 1987; Sites et al., 1990).

В силу своей строгой дискретности клональные формы проявляют некоторые свой-

ства видов. Каждая из них морфологически однородна внутри себя и репродуктивно изолирована от остальных форм. Многие годы, а может быть и века, они сохраняют свой ареал, до тех пор пока неизменна среда обитания. Но их право на жизнь еще не проверено геологическим временем. Главное же их отличие от хороших, полиморфных, “майровских” видов (Майр, 1968, 1974; Mayr, 1988; Mayr, Ashlock, 1991) состоит в том, что они константны и, как следствие, эфемерны.

Неоднократно предпринимались попытки оценить возраст той или иной клональной формы, то есть определить, как давно она утратила способность к скрещиваниям внутри себя и с ближайшими двуполыми родственниками. Чаще всего такие оценки опираются на “косвенные” данные, к примеру, на сложившиеся, не всегда бесспорные, представления об истории региона. Например, распространение долгоносиков на север Европы, в Скандинавию, связывают с отступлением ледников. Значит, существующие там ныне партеногенетические клоны не должны быть старше нескольких тысяч лет. Согласно другой гипотезе, они пережили последнее плейстоценовое оледенение в свободных ото льда рефугиумах в самой Скандинавии, тогда их возраст может достигать нескольких десятков тысяч лет (Holdhaus, Lindroth, 1939; Suomalainen, 1969, 1976).

Другой вариант опосредованной оценки возраста клональных форм применен к вьетнамской ящерице *Leiolepis guntherpetersi* (Uromastycinae). Этот однополо-женский вид отличается от систематически близких к нему и соседствующих с ним ящериц своей триплоидностью. По мнению описавших его авторов (Darevsky, Kupriyanova, 1993) он появился в результате межвидовой гибридизации, и не должен считаться автополиплоидом. Это подтверждается небольшими, но все же заметными отличиями в строении трех самых крупных гомологичных хромосом (одна из них имеет вторичную перетяжку, которая отсутствует на осталь-

ных двух хромосомах, предположительно доставшихся от другого предкового вида). Сейчас *Leiolepis guntherpetersi* представлен на побережье центрального и, возможно, южного Вьетнама, двумя или тремя материковыми популяциями. Кроме того, он обитает на небольшом островке (Cu Lao Cham в провинции Danang), отделенном от материка двадцатикилометровым проливом. Если принять, что кариологически идентичные триплоидные формы не возникали здесь несколько раз, то вид, обитающий по обе стороны от пролива, должен быть старше, чем пролив, возраст которого оценивается в 10–12 тысяч лет. Но это ограничивает, конечно, только минимальный возраст вида, максимальный его возраст может быть гораздо больше.

Иной и, быть может, более надежный подход к оценке древности клональных форм обещают молекулярно-генетические и иммунологические методы, которые опираются на генетическое сходство самих животных. Считается, что количество мутаций, независимо накопленных двумя родственными формами, пропорционально времени, прошедшему с момента, когда между ними возникла репродуктивная изоляция. Ящерицы особенно соблазнительны для изучения новыми методами. Дело в том, что среди них весьма распространено гибридное видообразование. Известно более 40 диплоидных и триплоидных видов ящериц, размножающихся партеногенетически, и “для большинства из них определенно показано происхождение путем естественной гибридизации” (Darevsky, Kupriyanova, 1993; см. также Darevsky et al., 1985; Dessauer, Cole, 1989; Moritz et al., 1989). Установлено, в результате скрещивания каких двух ныне живущих видов произошел третий — гибридный вид. Предки партеногенетических форм во всех этих случаях стали известны благодаря изучению хромосом (их числа и формы) и полиморфизма белков. К тому же анализ митохондриальной ДНК позволяет узнать, самка какого из двух родительских видов участвовала в скрещивании и пере-

дала свою митохондриальную ДНК первому гибриднему поколению. Богатые материалы по этой теме собраны и обобщены И.С. Даревским (1995).

Приживление кусочков кожи, перенесенных от одной ящерицы к другой, говорит о близости или полной идентичности генотипа тестируемых особей. Методом кожных трансплантатов было обнаружено, что некоторые однополые виды — *Cnemidophorus velox*, *C. neomexicanus* (Teiidae), *Lacerta unisexualis* (Lacertidae) — представляют собой отдельные клоны или совокупности немногих клонов, берущих начало от одной или нескольких самок-прародительниц (Cuellar, 1976, 1977; Даревский, Даниелян, 1979). Эти эксперименты, а также анализ митохондриальной ДНК подтверждают предположение о недавнем происхождении партеногенетических видов. Но разные авторы сообщают все же разные цифры. По мнению Денсмора с соавторами (Densmore et al., 1989a, 1989b; Moritz et al., 1989) партеногенетические представители рода *Cnemidophorus* появились не ранее плейстоцена (т. е. могут иметь возраст до 1,2 млн. лет). О постплейстоценовом возрасте *Gymnophthalmus underwoody* (Teiidae) сообщают Дессо и Коль (Dessauer, Cole, 1989), о постледниковом возрасте пяти кавказских партеногенетических видов *Lacerta* (Lacertidae) — Мориц (Moritz et al., 1992).

Мориц описал разнообразие митохондриальной ДНК, взятой из разных, в том числе из удаленных друг от друга популяций широко распространенного в пустынях Австралии геккона *Heteronotia binoei* (Gekkonidae, Moritz, 1991). Он отмечает, что общая однородность митохондриальной ДНК у партеногенетиков не согласуется с мнением Стэнли (Stanley, 1979) о том, что скорость вымирания двуполых и партеногенетических форм примерно одинакова. Если сравнить партеногенетические формы с их двуполыми родственниками, то оказывается, что наблюдаемая у партеногенетиков во всей обширной области их распространения изменчивость митохондриальной ДНК

сравнима с изменчивостью всего лишь локальных популяций двуполых гекконов. Если же сравнить и двуполые, и партеногенетические популяций, разделенные равными расстояниями, то партеногенетические различаются между собой на порядок слабее. Отсюда следует, что партеногенетики вымирают, конечно, куда быстрее. Они возникают, осваивают обширные области и исчезают, не успев накопить в разных частях ареала большого числа независимых мутаций.

В более ранней работе Мориц с соавторами (Moritz et al., 1989), ссылаясь на собственные исследования и публикации предшественников (Parker, Selender, 1976, 1984), выражает крайнюю точку зрения на молодость клональных форм. На основе аллозимного анализа и других весьма обоснованных соображений он утверждает, что возраст нескольких видов рода *Cnemidophorus* исчисляется “не более, чем тысячами или даже несколькими сотнями лет.”

Не только возраст, но и генотипический состав отличает клональные формы от майровских “биологических видов”. Как уже говорилось, наблюдения показывают, что в большинстве случаев сохранившиеся, победившие в конкуренции клоны оказываются высоко гетерозиготными. Но в этом ли их главное отличие? По всей видимости, нельзя безоговорочно утверждать, что их преимущества определяются именно гетерозисом (Wetherington et al., 1987). Гомозиготные аллели также могут кодировать благоприятные свойства. Поэтому правильнее, осторожнее, будет признать, что высокая гетерозиготность — особенность, коррелирующая с приспособленностью клонов, но не всегда вызывающая ее. Возможно, что многочисленные гетерозиготные локусы определяют черты строения, не имеющие большого селективного значения, а их гетерозиготность — всего лишь побочное последствие гибридизации, позволившей совместить в преуспевающих клонах полезные признаки.

2. Девственное развитие в природе и лаборатории

2а. Отчего бывают так немощны партеногенетические клоны, полученные в эксперименте от обычных двуполовых видов?

“Оплодотворение не является непереносимым условием развития яйца. Случайный [или “нерегулярный” — occasional] партеногенез был отмечен у всех видов, которые были исследованы в этом отношении” (Uvarov, 1966, p. 319). Такое заключение основателя Лондонского центра по изучению саранчи Б.П. Уварова (Uvarov, 1966) относится к многочисленным видам кузнечиков и саранчи (Orthoptera, Acridae). В том же смысле несколько ранее высказывался виднейший авторитет в области изучения мейоза Уайт: “почти у всех изученных двуполовых видов [насекомых] небольшая доля яиц откладывается девственными самками” (White, 1964). Правда, судьба неоплодотворенных кладок может быть совсем различной. Чаще всего наблюдаются лишь первые стадии дробления, или дело доходит только до появления немногих, погибающих затем личинок.

Выращенная в лабораторных условиях партеногенетическая молодежь иногда имеет обычное, диплоидное, иногда гаплоидное число хромосом. У кузнечика *Melanoplus differentialis* согласно Кингу и Слайферу мейоз идет нормально, и развитие эмбрионов, как и следовало предполагать, начинается с гаплоидного состояния (King, Slifer, 1934); то же наблюдается и у многих других Acridae. Восстановление диплоидности происходит позднее, причем на разных стадиях. Показано, что у странствующей саранчи *Locusta migratoria* оно в одних органах начинается раньше, в других — позднее, поэтому в одних частях тела обнаруживаются гаплоидные, в других диплоидные, триплоидные или анеуплоидные клетки. Их образование можно объяснить эндодубликаци-

ей, то есть удвоением хромосом без деления ядра, или объединением уже образовавшихся ядер. Наличие триплоидных клеток говорит в пользу слияния ядер (Bergerard, Seugé, 1959). Если оно начинается лишь после нескольких гаплоидных дроблений, то возможно и даже вероятно, что оно захватит не все ядра. Не удивительно, что возникший таким путем мозаицизм, неодинаковое число хромосом в разных органах, ведет к уродствам и гибели зародышей (Verdier, 1960).

Все же о немногих видах, а среди них виды, известные массовым размножением и опустошительными миграциями, Уваров сообщает, что из неоплодотворенных кладок удавалось воспитать взрослых насекомых, которые были способны вновь откладывать неоплодотворенные яйца (King, Slifer, 1934; Husain, Mathur, 1946; Norris, 1954; Bergerard, Seugé, 1959). У пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* партеногенетическое размножение бывает настолько успешным, что Гамильтон смог поддерживать культуру в течение шести поколений, правда, весь приплод в его опытах состоял только из самок. Процент успешно развивающихся яиц и плодовитость были при этом заметно понижены, но после спаривания партеногенетических самок с самцами из двуполой линии жизнеспособность молодежи восстанавливалась (Hamilton, 1955).

Справедливость требует отметить, что в немногих случаях экспериментаторам все же удавалось получить при искусственном партеногенезе вполне здоровое потомство. Здесь уместно вспомнить работы, выполненные на тутовом шелкопряде (Tichomirow, 1886, Tichomirow, 1902; Тихомиров, 1903; Кольцов, 1932; Астауров, 1936, 1968; Astaurov, 1969; Струнников, 1987). Но успехи в этой области стали понятны только после внимательного изучения мейоза.

2б. Половой процесс и размножение

В жизненном цикле высших животных, прежде всего, хорошо знакомых, домашних,

размножение обязательно протекает при участии мужских и женских особей. Общение с собакой, кошкой, мышкой, курицей или канарейкой с ранних лет формирует наши представления о животном мире, о продолжении рода, о смене поколений. Первоначальные детские впечатления, по-видимому, служат главной, если не единственной, причиной тому, что большинство натуралистов уже в зрелом возрасте, не задумываясь, считают так называемое “половое размножение” основным способом репродукции. И под этим знакомым названием смешивают два независимых явления. Тем временем, прямой связи между половым процессом и размножением, конечно, нет: клетки бактерий и инфузорий способны конъюгировать, обмениваясь наследственной информацией, но их деление, совпадающее у одноклеточных с размножением особей, может очень долго идти и без конъюгации.

Связь полового процесса с размножением ограничивается лишь тем, что половой процесс непременно, а размножение преимущественно проходят через одноклеточную фазу. Причем, если для половой реорганизации одноклеточная стадия действительно нужна по сути самого процесса (иначе клетки многоклеточного организма будут не идентичны между собой), то для размножения она представляет собой лишь одно из решений, самое экономичное, осуществляемое минимальной частицей тела — клеткой, и обеспечивающее высокую плодовитость.

В развитой форме, как он встречается у высших организмов, половой процесс включает два взаимосвязанных, но разных этапа — редукционное деление, то есть расхождение двух гаплоидных хромосомных наборов, и оплодотворение, то есть слияние двух гаплоидных ядер, восстанавливающее диплоидность. Оба эти события не просто обозначают переход от диплоидной части жизненного цикла к гаплоидной и обратно, они участвуют в рекомбинации — в создании *новых сочетаний генов*.

2в. Мейоз у обычных двуполовых видов

Первое, школьное ознакомление с мейозом оставляет у большинства учащихся странное впечатление. Мейоз воспринимается как что-то непонятое, необъясненное. Прежде всего, он обычно включает два клеточные деления, разъединяющие дипло- и гаплофазу. Почему именно два, ведь для перехода из диплоидного в гаплоидное состояние достаточно одного деления? Вопрос этот остается без убедительного ответа. Кроме того, при формировании яйца завершение мейотических делений для чего-то отодвинуто на очень позднюю стадию.

Подавляющее большинство не студентов, а уже зрелых исследователей, не занимающихся непосредственно изучением оогенеза, полагают, что в акте оплодотворения участвуют “зрелые” и, стало быть, гаплоидные женские гаметы. Но это неверно. У подавляющего большинства животных мейоз завершается лишь после активации яйца спермием, то есть оплодотворение — слияние гамет — происходит раньше, чем заканчивается мейоз.

Богатый материал по этому вопросу рассмотрен в работе С.Г. Васецкого (1977)³. Как сообщает этот автор, у некоторых нематод (*Brachycoelium*), кольчатых червей (*Dinophilus* и *Histriobdella*), онихофор (*Peripatopsis*) спермий проникает в ооцит еще до завершения периода большого роста, на стадии диплотены в начале мейоза. Ядро спермия лежит в цитоплазме, ожидая, пока ооцит достигнет дефинитивных размеров. Только в конце второго мейотического деления оно преобразуется в мужской пронуклеус.

Несколько позже, на стадии диакинеза профазы мейоза оплодотворяются яйцеклетки некоторых губок, дициемид (*Dicyema*, *Dicyemida*, *Mesozoa*), аскарид из круглых червей (*Ascaris*), кольчатых (*Nereis*) и других червей (*Urechis*, *Thalassema*, *Echiurida*), моллюсков (*Ilyanassa*, *Ostrea*, *Spisula*) и щетинкочелюстных (*Sagitta*). Как ни стран-

³ Дополнено по Черфас, 1987 и Sakairi, Shirai, 1989.

но, к ним нужно добавить собаку, лисицу и лошадь. Отсюда мы видим, что ясной связи между филогенетическим положением животного и стадией зрелости яйца, на которой происходит оплодотворение, не существует.

В метафазе первого мейотического деления останавливают дальнейшее развитие и ожидают оплодотворения яйцеклетки нескольких видов асцидий (*Halocynthia*, *Ciona*), немертин (*Cerebratulus*), кольчатых червей (*Chaetopterus*), моллюсков (*Dentalium*, *Mytilus*) и очень многих насекомых.

На следующей стадии, в анафазе первого деления, тормозится мейоз у кольчатого червя — полихеты *Ophyotrocha*.

В метафазе второй останавливается мейоз у рыб — карпа, камбалы — и почти всех других изученных в этом отношении хордовых животных. До анафазы второй доходит мейоз у летучих мышей (*Sideron*). И только у некоторых кишечнорастных и иглокожих (морских ежей) мейоз доходит до конца: зрелое яйцо выметывается и оплодотворяется на стадии сформировавшегося женского пронуклеуса.

Итак, когда яйцо уже готово принять спермий, его ядро обычно еще не способно к слиянию с мужским пронуклеусом. Получающееся в результате первого мейотического деления первое полярное тельце почему-то не удаляется сразу из клетки. Как правило, оно делится одновременно со вторым делением мейоза, так что на поверхности вполне сформировавшегося яйца располагаются три полярных тельца. Два — дочерних от деления первого полярного тельца, и одно — от второго деления мейоза. Эти, как их часто называют, “абортивные продукты мейоза” несут полноценный наследственный материал и способны заменить женский либо мужской пронуклеус.

Складывается впечатление, что мейоз представляет собой громоздкую, неотшлифованную заготовку. Его кариологические механизмы гораздо сложнее того, что необходимо для превращения соматической клетки в гамету, пригодную к оплодотворению. У самых разных, и “высших”, и “низ-

ших” эукариотических организмов, в конструкции мейоза уже заложены многообразные возможности, не реализующиеся при нормальном развитии. Но небольшое отклонение от обыкновенного течения мейоза приводит к кардинальным изменениям его результатов. И они могут варьировать в широких пределах — от свободного комбинирования в потомстве наследственных признаков отца, матери и отдаленных предков до полной генетической идентичности всего потомства, которое остается сходным с материнским организмом.

2г. Мейоз при партеногенезе

У обычных животных и растений, размножающихся половым путем и имеющих множественные хромосомы, при нормальном течении мейоза происходят два, на первый взгляд, несвязанных явления — *сегрегация* хромосом и *кроссинговер*. Случайное расхождение гомологов каждой пары (иными словами, независимое распределение бабушкиных и дедушкиных хромосом, существовавших в течение одного поколения в клетках матери, и расстающихся вновь при распределении наследственного материала между внучатами) получило название свободной сегрегации. Кроссинговер представляет собой обмен участками между гомологичными хромосомами и ведет к смешению в одной хромосоме бабушкиных и дедушкиных генов.

Помещенный ниже краткий обзор мейоза у партеногенетически размножающихся животных основывается главным образом на работе С.Г. Васецкого (1977), он отчасти дополнен по сводкам Uzzell (1970), Suomalainen et al., (1976), В.С. Кирпичникова (1987), Dawley (1989) и несколькими статьям, посвященным отдельным видам. Среди авторов, подробно рассматривавших цитогенетические механизмы клонирования, нужно, кроме того, назвать С.Е. Мясоедова (1935), Beatty (1957), Narbel-Hofstetter (1964), Н.Н. Воронцова (1966); И.И. Соколова (1966), White (1964, 1973, 1980),

И.И. Кикнадзе и Л.В. Высоцкую (1975), В.И. Семенова (1975), Zaffagnini (1979).

Мейоз подготавливает в гамете гаплоидный набор хромосом, содержащий по одной единственной копии каждого гена. Отказавшись от оплодотворения партеногенетические организмы должны как-то восстановить соматическое число хромосом. Конечно, легче всего это сделать, заменив мейоз обычными митотическими делениями.

1. Этот первый, самый простой вариант созревания яйца, так называемый “амейотический оогенез”, действительно найден при цитологическом исследовании у некоторых клонов *Daphnia pulex* (Schrader, 1926, цит. по Васецкому, 1977) и у моллюска *Campelema rufum* (Gastropoda, Viviparidae) (Mattox, 1937, цит. по Васецкому, 1977).

В оогенезе других партеногенетических организмов хотя бы частично сохранена картина мейотических делений. Но как мы видели на примере долгоносиков и ящериц, в природных популяциях потомство, произведенное партеногенетическим путем, обычно имеет тот же генотип, что и материнская особь. Приплод диплоидных самок остается диплоидным, полиплоидных — сохраняет полиплоидное число хромосом. Следовательно, сегрегация у партеногенетиков устранена, и в яйцо попадает полный, нередуцированный набор хромосом, свойственный соматическим клеткам. Достигается это разными путями.

2. Надежный способ сохранения в яйце соматического набора хромосом состоит в том, что число хромосом удваивается, чаще всего в ходе последнего оогониального деления или уже в ооците, непосредственно перед началом мейоза. В случае такой премейотической дупликации наблюдается картина нормального мейоза с двумя делениями и отделением двух полярных телец. Однако, при обоих делениях расходятся сестринские хроматиды, а до редукции (то есть до расхождения гомологов, полученных от разных предков) дело так и не доходит. В результате образуется зрелое яйцо с исходным (диплоидным или полиплоидным) набором хромосом.

Такой механизм созревания встречается у турбеллярий *Polycelis nigra* (Plathelminthes, Turbellaria, Tricladida, Planariidae) (Lepori, 1950) и *Bothrioplana semperi* (Turbellaria, Proseriata, Bothriplanidae) (Reisinger, 1940), земляных червей (Oligochaeta, Lumbricidae) (Muldal, 1952; Omodeo, 1952), прямокрылых насекомых — палочников *Carausius morosus* и *Sipyloiea sipylus* (Phasmatodea, Bacillidae) (Pijnacker, 1966; 1967) и у кузнечиков *Warramaba (=Moraba) virgo* (Orthoptera, Eumastacidae) (White, 1966; White et al., 1977; Denis et al., 1981; White, Contreras, 1981, 1982), ящериц рода *Cnemidophorus* (Teiidae) — подробно исследован *C. uniparens* (Cuellar, 1971).

Премейотическая дупликация характерна не только для партеногенетических, но и других однополых форм⁴. Примером тому могут служить гиногенетическая триплоидная раса жука *Ptinus* (Coleoptera, Ptinidae) (Sanderson, 1960), гиногенетические и гибридогенетические живородящие рыбки семейства Poeciliidae — *Poecilia (=Mollienesia) formosa* (Kallman, 1962; Schultz, Kallman, 1968; Rasch et al., 1982; Monaco et al., 1984) и *Poeciliopsis* (Schultz, 1967; Cimino, 1972 a, 1972 b), среди которых имеются диплоидные и триплоидные расы. Гиногенез с премейотическим удвоением хромосом известен и у хвостатых амфибий — *Ambystoma jeffersonianum* (Ambystomatidae) (MacGregor, Uzzell, 1964; Cuellar, 1974).

3. Другой способ устранения редукции числа хромосом состоит в подавлении первого деления мейоза. Первое деление мейоза может оставаться незавершенным или полностью выпадать. Расходящиеся или уже разошедшиеся гомологичные хромосомы могут вновь объединяться в единое ядро, которое переходит ко второму мейотичес-

⁴ О гиногенезе, гибридогенезе, апомиксисе и других способах размножения, к которым прибегают клонирующиеся животные и растения, чтобы сохранить в женском пронуклеусе яйцеклетки или в генеративном ядре зародышевого мешка соматический, диплоидный или полиплоидный набор хромосом, см. ниже, в разделе, посвященном механизмам остановки рекомбинации.

кому делению. В некоторых случаях анафазное веретено первого деления удлиняется и распадается на два, которые затем сливаются, образуя веретено второго деления. Существование такого механизма показано у дафнии *Daphnia middendorffiana* (Zaffagnini, Sabelli, 1972; Zaffagnini, 1987), у мокрицы *Trichoniscus elizabethae* (Crustacea, Isopoda, Trichoniscidae) (Vandel, 1934), у наездника *Nemeritis canescens* (паразитические Hymenoptera, Ichneumonidae) (Speicher, 1937), у жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) (Suomalainen, 1940 a, 1948), у *Luffia lapidella*, *Solenobia lichenella* и некоторых других бабочек (Lepidoptera, Psychidae) (Narbel-Hofstetter, 1964). Похожая картина наблюдается у триплоидных гиногенетических рас серебряного караса *Carasius auratus gibelio* (Черфас, 1966а, б, 1987).

4. После успешного окончания первого деления мейоза, возможно расстройство второго деления. Расходящиеся или разошедшиеся сестринские хроматиды вновь объединяются, не образуя второго полярного тельца, и в ядре сохраняется исходное число хромосом. Такой механизм развития был описан для мокрицы *Porcellio (Nagara) modesta* (Crustacea, Isopoda, Oniscidae) (Hill, 1948) и обитателя в соленых континентальных водоемах рачка *Artemia salina* (Crustacea, Branchiopoda, Artemiidae) (Barigozzi, 1944) и, как ни странно, для птиц — для обыкновенной американской индейки *Meleagris gallopavo* (Olsen, 1974).

5. В ряде случаев был отмечен еще один механизм восстановления исходного числа хромосом: сливаются гаплоидные ядра, образовавшиеся в результате мейотических делений. При его осуществлении может происходить слияние ядра яйцеклетки (женского пронуклеуса) со вторым полярным ядром, оба они — продукты второго деления мейоза. Именно такой механизм восстановления диплоидности был показан для нескольких видов насекомых, в их числе щетинохвостки *Heliothrips haemorrhoidalis* (Thysanoptera, Terebrantia, Thripidae) (Bournier, 1956), пилильщики *Pristiphora pallipes*

и *Diprion polytomum* (Hymenoptera, Tenthredinidae) (Comrie, 1938; Smith, 1941), щитовки *Lecanium hesperidum* и *Saisettia hemisphaerica* (Homoptera, Coccidae) (Suomalainen, 1940b), мухи *Lonchoptera dubia* (Diptera, Lonchopteridae) (Stalker, 1956a, 1956b).

Реже наблюдается слияние ядра яйцеклетки с одним из потомков первого полярного ядра. Такое явление описано у партеногенетической формы дрозофилы — *Drosophila mangabeirai* (Murphy, Carson, 1959).

Наконец, у бабочки *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera, Psychidae) женский пронуклеус яйца вовсе не участвует в развитии. Оно обеспечивается диплоидным ядром, возникающим при слиянии двух гаплоидных полярных ядер, образующихся в результате первого и второго делений мейоза (Seiler, Schäffer, 1960; Васецкий, 1977).

6. Подобно саранче и кузнечикам, лабораторные линии дрозофил иногда показывают способность к слиянию ядер дробления. Яйцо после двух нормальных мейотических делений вступает в развитие с ядром, содержащим гаплоидный набор хромосом. Первое и второе деления дробления происходят обычным образом. Но после второго деления четыре совершенно идентичных генетически, гаплоидных ядра сливаются попарно, восстанавливая диплоидность (Carson, 1967; Carson et al., 1969). Карсону удалось вывести партеногенетическую линию *Drosophila mercatorum*, в которой более 6% яиц развивались без оплодотворения и давали фертильных, несмотря на их полную гомозиготность самок.

Ознакомившись с разнообразием картин мейоза, наблюдающихся при партеногенезе у весьма разнообразных, филогенетически далеких друг от друга видов, посмотрим, насколько благоприятны результаты описанных преобразований ядра для партеногенетического потомства. Среди упоминавшихся выше животных, мейоз которых достаточно подробно исследован цитогенетиками, прежде всего, привлекают внимание, конечно, птицы.

Порода белых маленьких Белтсвилских индеек показывает отчетливую предрасположенность к партеногенезу. Хотя при нормальном спаривании индюшата обычным образом наследуют признаки отца и матери, более 40% неоплодотворенных инкубированных яиц претерпевает развитие, по крайней мере, до стадии клеточной пластинки, которую можно без всякой оптики заметить в разбитом яйце. В немногих случаях из неоплодотворенных яиц удалось вырастить взрослых плодовых птиц. Это редкое или просто мало известное свойство индеек стало предметом нескольких публикаций (Olsen, Marsden, 1953; Poole, Olsen, 1957; Poole, 1959; Olsen, 1960, 1965, 1966, 1974; Healey et al., 1962; Poole et al., 1963; Астауров, Демин, 1972; Buss, 1989).

Важно отметить, что при развитии неоплодотворенного яйца индейки птенец не оказывается гаплоидным. В отсутствие спермии мейоз не идет до конца, второе полярное тельце не выделяется и в ядре сохраняется исходное, соматическое, диплоидное число хромосом (вариант 4; подробнее см. Астауров, Демин, 1972; Olsen, 1974). Тот факт, что в оплодотворенном яйце хромосомы сегрегируют нормально, в опытах Олсена подтверждается наследованием признаков окраски оперения. Белые маленькие Белтсвилские индейки были скрещены с гомозиготными темно окрашенными “бронзовыми” индюками. От полученных таким образом гибридных, гетерозиготных, “бронзовых” индеек были собраны неоплодотворенные яйца. Развившиеся из них партеногенетически 33 молодые птицы составили две почти равные группы: 17 “бронзовых” и 16 белых (учитывались как вылупившиеся из яиц птенцы, так и крупные эмбрионы, видимо, уже одетые пером и годные для подсчета расщепления). Все они оказались мужского пола.

На этом основании полагают, что первое деление мейоза прошло нормально. Оно различило половые хромосомы, в результате чего в яйце ни разу не сохранилось женское, гетерозиготное сочетание половых хромосом, и только второе деление было нарушено.

Как известно, самки у птиц — пол гетерогаметный. Они имеют пару гетероморфных хромосом (WZ), а самцы — две одинаковые половые хромосомы (ZZ). Разошедшиеся после первого деления мейоза (оно у птиц, как и у большинства животных, редукционное) гаплоидные ядра, несут только по одной половой хромосоме. Дальнейшее формирование яйца при нарушении второго деления мейоза может идти двумя путями. Если с первым направительным тельцем удаляется W -хромосома, то в яйце остается и удваивается мужская хромосома, определяющая кариотип самца — ZZ . Если же в первое направительное тельце отойдет мужская хромосома, то в яйце оказывается летальное сочетание хромосом — WW . Такое яйцо развиваться не будет.

“Бронзовые” индюшата наследовали внешнюю гибридную аллель темной окраски, а белые — исконную, принадлежащую Белтсвилской породе аллель, с которой связано отсутствие пигмента. Затем было проведено анализирующее скрещивание. По достижении зрелости четверо партеногенетических индюков были спарены вновь с чистопородными Белтсвилскими индейками: белый индюк дал только белое потомство (66 птенцов), два “бронзовых” — только “бронзовое” (233 птенца), третий “бронзовый” самец оказался гетерозиготным — он принес и белых (59), и “бронзовых” (78) индюшат.

Подобно птицам, у змей и ящериц хромосомный набор самки включает W и Z хромосому. У многочисленных видов, размножающихся в естественных условиях партеногенетически, обе они исправно передаются от матери к дочери в ряду однополых поколений. Однако, в единственном до сих пор достоверном (подтвержденном анализом ДНК) случае партеногенетического размножения, который отмечен у двуполого вида австралийской водяной змеи *Acrochordus arafurae* (Acrochordidae), появившийся в Брукфилдском зоопарке (США) потомок оказался самцом (Dubach et al., 1997). Надо полагать, и здесь, как в случае с

индюшатами, причиной тому был ненарушенный мейоз, свойственный двуполому виду.

Для нас здесь более всего интересно то, что позднее протекание делений созревания в оогенезе птиц, змей и большинства других животных оставляет возможность, когда нет нормального оплодотворения яйца спермием, восстановить диплоидность в уже отложенном яйце иным путем, например, с использованием полярного ядра. Разумеется, для длительного, устойчивого клонирования во многих поколениях такой механизм не пригоден. Он допускает расщепление признаков и потому не сохраняет свойств клона.

Еще худшие результаты в природных условиях дало бы партеногенетическое размножение совершенно гомозиготных линий *Drosophila mercatorum* (вариант б). Тем не менее, среди прочих объектов, детально исследованных цитогенетиками, мы встречаем процветающих долгоносиков, однополых ящериц и представителей многих других групп, в том числе *Drosophila mangabeirai* (вариант 5), все особи которой диплоидны и притом гетерозиготны по трем хромосомным инверсиям. В чем же их отличие от случайных чад партеногенеза?

Беда в том, что при “случайном” или, как его ещё называют, “акцидентальном” партеногенезе у обычного двуполого вида неоплодотворенное яйцо проходит нормальный мейоз, включающий кроссинговер и редукцию, и дает начало гаплоидному, слабому зародышу. Иногда продукты ненарушенного мейоза, объединяясь в тех или иных сочетаниях, восстанавливают диплоидность. Но последствия этой, аварийной реставрации ядра всегда плохи или летальны, ведь слияние направительных ядер подобно самооплодотворению, которое ведет, как известно, к пониженной жизнеспособности. В другом случае — при простом нерасхождении гомологичных хромосом (то есть выпадении первого, редукционного деления) — организм должен, казалось бы, сохранить материнский набор хромосом. Но исправный кроссинговер смешивает участки сес-

тринских и несестринских хроматид (Васецкий, 1977, с. 152), поэтому второе деление мейоза и последующее слияние направительных телец также могут приводить к гомозиготизации вредных рецессивных аллелей.

Иными словами, отказавшись от оплодотворения и редукции, то есть чередуясь в жизненном цикле смешения и расхождения гаплоидных наборов, партеногенетические организмы должны пресечь еще одно проявление рекомбинации — кроссинговер. Там, где это вполне удалось, партеногенетические линии способны к полноценному клонированию. Если же рудименты мейоза показывают себя не только в цитологических картинах, но и в виде пусть сильно ослабленной рекомбинации, клонирование бесперспективно; клоны не стабильны, они изменяются, и их конкуренция не приведет к сохранению самых жизнеспособных сочетаний аллелей.

Литература

- Айала Ф. Дж. 1980. Механизмы эволюции // Журнал Всесоюзного химического общества им. Д.И. Менделеева. Т.25. № 3. С.277–294.
- Астауров Б.Л. 1936. Новые данные по искусственному партеногенезу у тутового шелкопряда // Доклады АН СССР. Т.2. № 7. С.277–280, 283–286.
- Астауров Б.Л. 1968. Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль. М.: Наука. 102 с.
- Астауров Б. Л., Демин Ю. С. 1972. Партеногенез у птиц // Онтогенез. Т.3. № 2. С.123–143.
- Берг Л.С. 1947. Об “однополем” размножении у карасей // Вестник ЛГУ. № 7. С.55–59.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. Т.41. № 4. С.485–506.
- Васецкий С.Г. 1977. Мейотические деления // Современные проблемы оогенеза. М.: Наука. С.145–173.
- Воронцов Н.Н., 1966. Эволюция кариотипа // Руководство по цитологии. М.–Л.: Наука. Т.2. С.359–483.
- Головинская К.А., Ромашов Д.Д. 1947. Исследование по гиногенезу у серебряного караса // Труды Всероссийского НИИ прудового рыбного хозяйства. М. Т.4. С.73–113.
- Грант В. 1980. Эволюция организмов. М.: Мир. 407 с.
- Грант В. 1984. Видообразование у растений. М.: Мир. 528 с.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М.: Мир. 488 с.
- Даревский И.С. 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann // Доклады АН СССР. Т.122.

- №4. С.730–732.
- Даревский И.С. 1986. Видообразование путем гибридизации у животных // Зыкова Л.Ю., Панов Е.Н. (ред.). Методы исследования в экологии и этологии. Пушино. С.34–75.
- Даревский И.С. 1995. Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся // Журнал общей биологии. Т.56. № 3. С.310–316.
- Даревский И.С., Даниелян Ф.Д. 1979. Изучение степени генетической однородности однополых вида скальной ящерицы (*Lacerta unisexualis* Darevsky) методом приживления кожного трансплантата // Труды Зоологического института АН СССР. Т.89. С.65–70.
- Дубинин Н.П. 1931. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журнал экспериментальной биологии. Т.7. Вып.5–6. С.463–479.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д. 1932. Генетическое строение вида и его эволюция. I. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Биологический журнал Т.1. Вып.5–6. С.52–95.
- Кикнадзе И.И., Высоцкая Л.В. 1975. Микроскопическая морфология мейоза и его модификаций // Хвостова В.В., Богданов Ю.Ф. (ред.). Цитология и генетика мейоза. М.: Наука. С.15–41.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб (2-е изд.). Л.: Наука. 520 с.
- Кольцов Н.К. 1932. Искусственный партеногенез у шелковичного червя // Проблемы животноводства. № 4. С.55–64.
- Кушев В.В. 1971. Механизмы генетической рекомбинации. Л.: Наука. 247 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Мясоедов С.В. 1935. Явления размножения и пола в органическом мире. Томск: Изд. книжн. кооператива "Сибирская научная мысль". 499 с.
- Райков И.Б. 1975. Проблема происхождения и эволюции мейоза // Хвостова В.В., Богданов Ю.Ф. (ред.). Цитология и генетика мейоза. М.: Наука. С.344–371.
- Ромашов Д.Д. 1931. Об условиях "равновесия" в популяции // Журнал экспериментальной биологии. Серия А. Т.7. Вып.4. С.442–454.
- Семенов В.И. 1975. Мейоз у автотиплоидов // Хвостова В.В., Богданов Ю.Ф. (ред.). Цитология и генетика мейоза. М.: Наука. С.263–291.
- Соколов И.И. 1966. Цитологические основы полового размножения многоклеточных животных // Руководство по цитологии. М.–Л.: Наука. Т. 2. С.391–460.
- Струнников В.А. 1987. Генетические методы селекции и регуляции пола у тутового шелкопряда. М.: Агропромиздат. 326 с.
- Суомалайнен Е., Саура А., Локки Ю. 1977. Полиморфизм генов и эволюция партеногенетических насекомых // Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука. С.7–20.
- Тихомиров А.А. 1903. Искусственный партеногенез у шелковичного червя // Известия Комитета шелководства Московского общества сельского хозяйства. Т.1. Вып.10.
- Черфас Н.Б. 1966а. Естественная триплоидия у самок однополых форм серебряного караса (*Carassius auratus gibelio* B.) // Генетика. Т.2. №5. С.16–24.
- Черфас Н.Б. 1966б. Анализ мейоза у однополых и двухполых форм серебряного караса // Труды Всесоюзного НИИ прудового рыбного хозяйства. Т.14. С.63–82.
- Черфас Н.Б. 1987. Гиногенез у рыб // В.С. Кирпичников. Генетика и селекция рыб (2-е изд.). Л.: Наука. С.309–335.
- Astaurov B. L. 1969. Experimental polyploidy in animals // Annual Review of Genetics. Vol.3. P.99–126.
- Barigozzi C. 1944. I fenomeni cromosomici delle cellule germinali in *Artemia salina* Leach // Chromosoma. Bd.2. S.549–575.
- Beatty R.A. 1957. Parthenogenesis and polyploidy in mammalian development. Cambridge Monographs in Experimental Biology. No.7. Cambridge University Press. 132 p.
- Bergerard J., Seugé J. 1959. La parthénogénèse accidentelle chez *Locusta migratoria* L. // Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. T.43. Fasc.1. P.18–37.
- Bournier A. 1956. Contribution à l'étude de la parthénogénèse des Thysanoptères et de sa cytologie // Archives de Zoologie Experimentale et Générale. T.93. P.219–317.
- Buss E.G. 1989. Genetics of turkeys: origin and development // World's Poultry Science Journal Vol.45. P.28–52.
- Carson H.L. 1967. Selection for parthenogenesis in *Drosophila mercatorum* // Genetics. Vol.55. P.157–171.
- Carson H.L., Wei I.V., Niederkorn J.A. 1969. Isogenicity in parthenogenetic strains of *Drosophila mercatorum* // Genetics. Vol.63. P.619–628.
- Cimino M.C. 1972a. Egg-production, polyploidization and evolution in a diploid all-female fish of the genus *Poeciliopsis* // Evolution. Vol.26. No.2. P.294–306.
- Cimino M.C. 1972b. Meiosis in triploid all-female fish (*Poeciliopsis*, Poeciliidae) // Science. Vol.175. P.1484–1485.
- Comrie L.C. 1938. Biological and cytological observations on tenthredinid parthenogenesis // Nature. Vol.142. P.877–878.
- Cuellar O. 1971. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* // Journal of Morphology. Vol.133. P.139–166.
- Cuellar O. 1974. The origin of parthenogenesis in vertebrates: the cytogenetic factors // American Naturalist. Vol.108. P.625–648.
- Cuellar O. 1976. Interclonal histocompatibility in a parthenogenetic lizard: Evidence of genetic homogeneity // Science. Vol.193. P.150–153.
- Cuellar O. 1977. Genetic homogeneity and speciation in the parthenogenetic lizards *Cnemidophorus velox* and *C. neomexicanus*: Evidence from intraspecific histocompatibility // Evolution. Vol.31. P.24–31.
- Darevsky I.S. 1992. Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles // Alder K. (ed.). Herpetology: Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles. Proceedings of the First World Congress of Herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford (Ohio). P.21–39.

- Darevsky I.S., Kulikova V.N. 1961. Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der Kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann) // Zoologische Jahrbücher. (Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere). Bd.89. S.119–176.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A. 1993. Two new all-female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam (Squamata: Sauria: Uromastycinae) // Herpetozoa. Bd.6. H.1/2. S.3–20.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Uzzell T. 1985. Parthenogenesis in Reptiles // Gans C., Billet F. (eds.). Biology of the Reptilia. Vol.15 (Development, B). New York: John Wiley. P.412–526.
- Dawley R.M. 1989. An introduction to unisexual vertebrates // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds.). Evolution and ecology of unisexual vertebrates (Bulletin 466. New York State Museum.) Albany, New York. P.1–18.
- Denis E.S., Peacock W.J., White M.J.D., Appels R., Contreras N. 1981. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual relatives. VII. Evidence from repeated DNA sequences for dual origin of *W. virgo* // Chromosoma. Bd.82. S.453–469.
- Densmore L.D., Moritz C., Wright J.W., Brown W.M. 1989a. Mitochondrial DNA analyses and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). IV. Nine *sexlineatus*-group unisexuals // Evolution. Vol.43. P.969–983.
- Densmore L.D., Wright J.W., Brown W.M. 1989b. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). II. *C. neomexicanus* and *C. tessellatus* complex // Evolution. Vol.43. P.943–957.
- Dessauer H.C., Cole C.J. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds.). Evolution and ecology of unisexual vertebrates. (Bulletin 466. New York State Museum.) Albany, New York. P.49–71.
- Dubach J., Sajewicz A., Pawley R. 1997. Parthenogenesis in the Arafuran filesnake (*Acrochordus arafurae*) // Herpetological Natural History. Vol.5. No.1. P.11–18.
- Hamilton A.G. 1955. Parthenogenesis in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) and its possible effect on the maintenance of the species // Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A). Vol.30. P.103–114.
- Healey W.V., Russel P.S., Poole H.K., Olsen M.W. 1962. A skin-grafting analysis of fowl parthenogenesis: evidence for a new type of genetic histocompatibility // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol.99. P.698–705.
- Hebert P.D.N. 1987. Genetics of *Daphnia* // Peters R.H., de Bernardi R. (eds.). *Daphnia*. Memore dell'Istituto Italiano di Idrobiologia. T.45. P.439–460.
- Hebert P.D.N., Ferrari D.C., Crease T.J. 1985. Heterosis in *Daphnia*: A reassessment // American Naturalist. Vol.119. P.427–434.
- Hebert P.D.N., Ward R.D. 1972. Inheritance during parthenogenesis in *Daphnia magna* // Genetics. Vol.71. P.639–642.
- Hill R. 1948. Parthenogenesis bei *Nagara modesta* Dollf. (Isopoda) // Chromosoma. Bd.3. S.232–256.
- Holdhaus K., Lindroth C.P. 1939. Die europäischen Coleopteren mit boreoalpiner Verbreitung // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Bd.50. S.123–293.
- Hoogmoed M.S. 1973. Notes on the herpetofauna of Surinam. P. 262–273 // IV: The lizards and amphisbaenians of Surinam. The Hague: Junk. 420 p.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C. 1932. Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hybrid origin // Science. Vol.76. P.628–630.
- Husain M.A., Mathur C.B. 1946. Studies on *Schistocerca gregaria* Forsk. XIII. Sexual life // Indian Journal of Entomology. Vol.7 (for 1945). P.89–101.
- Jahn E. 1941. Über Parthenogenese bei forstschädlichen *Otiorrhynchus*-Arten in den während der Eiszeit vergletscherten Gebieten der Ostalpen // Zeitschrift für angewandte Entomologie. Bd.28. S.366–372.
- Kallman K.D. 1962. Population genetics of the gynogenetic teleost, *Mollienesia formosa* // Evolution. Vol.16. No.4. P.497–504.
- King R.L., Slifer E.H. 1934. Insect development. VIII. Maturation and early development of unfertilized grasshopper eggs // Journal of Morphology. Vol.56. P.603–619.
- Korotyaev B.A. 1996. Use of data on distribution of bisexual and parthenogenetic forms of weevils for faunogenetic reconstructions (Coleoptera, Curculionidae) // Verhandlungen des 14. Internationalen Symposiums über Entomofaunistik in Mitteleuropa (SIEEC). München. S.264–271.
- Lepori N.G. 1950. Ciclo cromosomico con poliploidia, dinodenesi ed endomitosi in popolazioni Italiane di *Polycelis nigra* Ehrenberg // Caryologia. T.2. P.301–324.
- Lokki J., Saura A., Lankinen P., Suomalainen E. 1976. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. VI. Diploid and triploid *Polydrosus mollis* (Coleoptera: Curculionidae) // Hereditas. Bd.82. S.209–216.
- MacGregor H.C., Uzzell Th.M. (Jr.) 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* // Science. Vol.143. P.1043–1045.
- Maslin T.P. 1962. All-female species of the lizard genus *Cnemidophorus*, Teiidae // Science. Vol.135. P.212–213.
- Maslin T.P. 1968. Taxonomic problems in parthenogenetic vertebrates // Systematic Zoology. Vol.17. P.219–231.
- Maslin T.P. 1971. Parthenogenesis in reptiles // American Zoologist. Vol.11. P.361–380.
- Mayr E. 1988. Toward a new philosophy of biology. Observations of an evolutionist. Cambridge & London: Harvard University Press. 564 p.
- Mayr E., Ashlock P.D. 1991. The species category // Principles of Systematic Zoology. New York. P.23–38.
- Monaco P.J., Rasch E.M., Balsano J.S. 1984. Apomictic reproduction in the amazon molly, *Poecilia formosa*, and its triploid hybrids // Turner B. J. (ed.). Evolutionary Genetics of Fishes. New York: Plenum Press. P.311–328.
- Moritz C. 1991. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): evidence for recent and localized origins of widespread clones // Genetics. Vol.129. No.1. P.211–219.
- Moritz C., Brown W.M., Densmore L.D., Wright J. W.,

- Vyas D., Donnellan S., Adams M., Baverstock P. 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae) // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds.). Evolution and ecology of unisexual vertebrates. (Bulletin 466. New York State Museum.) Albany, New York. P.87–112.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I., Kupriyanova L., Danielyan F. 1992. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // Genetics. Vol.87. P.53–62.
- Muldal S. 1952. The chromosomes of the earthworm. I. The evolution of polyploidy // Heredity. Vol.6. P.55–76.
- Murdy W.H., Carson H.L. 1959. Parthenogenesis in *Drosophila mangabeirai* Malog // American Naturalist. Vol.93. P.355–363.
- Narbel-Hofstetter M. 1964. Les altérations de la méiose chez les animaux parthénogénétiques // Protoplasmatologia. T.6. No.2. P.1–163.
- Norris M.J. 1954. Sexual maturation in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) with special reference to the effects of grouping // Anti-Locust Bulletin. No.18. 44 p.
- Olsen M.W. 1960. Nine year summary of parthenogenesis in turkeys // Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. Vol.105. No.4. P.279–281.
- Olsen M.W. 1965. Twelve year summary of selection for parthenogenesis in Beltsville Small White turkeys // British Poultry Science. Vol.6. No.1. P.1–6.
- Olsen M.W. 1966. Segregation and replication of chromosomes in turkey parthenogenesis // Nature. Vol.212. P.113–114.
- Olsen M.W. 1974. Frequency and cytological aspects of diploid parthenogenesis in turkey eggs // Theoretical and Applied Genetics. Vol.44. P.216–221.
- Olsen M.W., Marsden S.J. 1953. Embryonic development in turkey eggs laid 60–244 day following removal of males // Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. Vol.82. P.638–641.
- Omodeo P. 1952. Cariologia dei Lumbricidae // Caryologia. T.4. P.173–275.
- Paris G.M., Rossi V., Gorbi G., Bachiorri A. 1988. Valutazione preliminare di differenze ecologiche in cloni geneticamente diversi di *Daphnia magna* (Crustacea, Cladocera) // Bollettino zoologico italiano. Vol.55 (suppl.). P.79.
- Parker E.D., Selender R.K. 1976. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tessellatus* // Genetics. Vol.84. P.791–805.
- Parker E.D., Selender R.K. 1984. Low clonal diversity in parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus* (Saura: Teiidae) // Herpetologica. Vol.40. P.245–252.
- Peccinini D. 1971. Chromosome variation in populations of *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazon Valley (Sauria, Teiidae) // Ciência e Cultura. Vol.23. P.133–136.
- Peccinini-Seale D. 1989. Genetic studies on the bisexual and unisexual populations of Amazonian *Cnemidophorus* // Dawley R.M., Bogart J.P. (eds.). Evolution and ecology of unisexual vertebrates. (Bulletin 466. New York State Museum.) Albany, New York. P.241–251.
- Pijnacker L.P. 1966. The maturation divisions of the parthenogenetic stick insect *Carausius morosus* Br. (Orthoptera, Phasmidae) // Chromosoma. Bd.19. S.99–112.
- Pijnacker L.P. 1967. Oogenesis in the parthenogenetic stick insect *Sipyloiea sipylus* Westwood (Orthoptera, Phasmidae) // Genetics. Vol.38. P.504–515.
- Poole H.K. 1959. The mitotic chromosomes of parthenogenetic and normal turkeys // Journal of Heredity. Vol.50. P.150–154.
- Poole H.K., Healey W.V., Russel P.S., Olsen M.W. 1963. Evidence of heterozygosity in parthenogenetic turkey from homograft responses // Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. Vol.113. No.3. P.503–505.
- Poole H.K., Olsen M.W. 1957. The sex of parthenogenetic turkey embryos // Journal of Heredity. Vol.48. P.217–218.
- Potts W.T.W., Fryer G. 1979. The effects of pH and salt content on sodium balance in *Daphnia magna* and *Acantholeberis curvirostris* (Crustacea: Cladocera) // Journal of Comparative Physiology. Vol.129. P.289–294.
- Rasch E.M., Monaco P.J., Balsano J.S. 1982. Cytophotometric and autoradiographic evidence for functional apomixis in a gynogenetic fish *Poecilia formosa* and its related triploid unisexuals // Histochemistry. Vol.73. No.4. P.515–533.
- Reisinger E. 1940. Die zytologischen Grundlage der parthenogenetischen Dioogonie // Chromosoma. Bd.1. S.531–553.
- Sakairi K., Shirai H. 1989. Spontaneous maturation in oocytes of the ascidian, *Halocynthia roretzi* // Zoological Science. Vol.6. No.6. P.1165.
- Sanderson A.R. 1960. The cytology of a diploid bisexual spider beetle *Ptinus clavipes* Panzer and its triploid gynogenetic form *mobilis* Moor // Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. (Serie B — Biology). Vol.67. P.333–350.
- Saura A., Lokki J., Lankinen P., Suomalainen E. 1976. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. III. Tetraploid *Otiorrhynchus scaber* (Coleoptera: Curculionidae) // Hereditas. Bd.82. S.79–100.
- Schultz R.J. 1967. Gynogenesis and triploidy in the viviparous fish *Poeciliopsis* // Nature. Vol.157. P.1564–1567.
- Schultz R.J., Kallman K.D. 1968. Triploid hybrids between the all-female teleost *Poecilia formosa* and *Poecilia sphenops* // Nature. Vol.219. P.280–282.
- Seiler J., Schäffer K. 1960. Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera, Psychidae). II. Analyse der diploid parthenogenetischen *S. triquetrella*. Verhalten, Aufzuchtresultate und Zytologie // Chromosoma. Bd.11. S.29–102.
- Serena M. 1984. Distribution and habitats of parthenogenetic and sexual *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) in Surinam // Copeia. No.3. P.713–719.
- Serena M. 1985. Zoogeography and parthenogenetic whiptail lizards (*Cnemidophorus lemniscatus*) in the Guianas: Evidence from skin grafts, karyotypes, and erythrocyte areas // Journal of Biogeography. Vol.12. P.49–58.
- Sites J.W. (Jr.), Peccinini-Seale D.M., Moritz C., Wright J.W., Brown W.M. 1990. The evolution history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus*

- (Sauria: Teiidae). I. Evidence for a hybrid origin // *Evolution*. Vol.44. P.906–921.
- Smith S.G. 1941. A new form of spruce sawfly identified by means of its cytology and parthenogenesis // *Scientific Agriculture*. Vol.21. P.244–305.
- Speicher B.R. 1937. Oogenesis in a thelytokous wasp *Nemeritis canescens* // *Journal of Morphology*. Vol.61. P.453–471.
- Stalker H.D. 1956a. A case of polyploidy in Diptera // *Proceedings of the National Academy of Sciences, Washington*. Vol.42. P.194–199.
- Stalker H.D. 1956b. On the evolution of parthenogenesis in Lonchoptera (Diptera) // *Evolution*. Vol.10. P.345–359.
- Stanley S.M. 1979. *Macroevolution, pattern and process*. San Francisco: Freeman.
- Suomalainen E. 1940a. Polyploidy in parthenogenetic Curculionidae // *Hereditas*. Bd.26. S.51–64.
- Suomalainen E. 1940b. Beiträge zur Zytologie der parthenogenetischen Insekten. II. *Lecanium hemisphaericum* // *Annalen academiae scientiarum fennicae*. (Serie A.) Vol.57. P.1–30.
- Suomalainen E. 1948. Parthenogenesis and polyploidy in the weevils, Curculionidae // *Annales Entomologicae Fennicae*. Suppl. Vol.14. P.206–212.
- Suomalainen E. 1969. Evolution in parthenogenetic Curculionidae // Dobzhansky T., Hecht M., Steere W. (eds.). *Evolutionary Biology*. Vol.3. P.261–296.
- Suomalainen E., Saura A. 1973. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I Polyploid Curculionidae // *Genetics*. Vol.74. P.489–508.
- Suomalainen E., Saura A., Lokki J. 1976. Evolution of parthenogenetic insects // Hecht M., Steere W., Wallace B. (eds.). *Evolutionary Biology*. New York & London. Vol.9. P.209–257.
- Tichomiroff A.A. 1886. Die künstliche Parthenogenese bei Insekten // *Archiv für Anatomie und Physiologie, physiologische Abteilung*. Supplementär Bd. S.35–36.
- Tichomirov A. 1902. Eigentümlichkeiten der Entwicklung bei künstlicher Parthenogenese // *Zoologischer Anzeiger*. Bd.25 (671). S.386–391.
- Uvarov B.P. 1966. *Grasshoppers and Locusts. A handbook of general acridology*. Vol.1. Cambridge: Cambridge University Press. 481 p.
- Uzzell Th.M. (Jr.) 1970. Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates // *American Naturalist*. Vol.104. No.938. P.433–445.
- Uzzell Th.M. (Jr.) 1963. Natural triploidy in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* // *Science*. Vol.139. P.113–115.
- Uzzell Th.M. (Jr.) 1964. Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex (Amphibia, Caudata) // *Copeia*. No.2. P.257–300.
- Vandel A. 1926. Triploïdie et parthénogénèse chez l'Isopode, *Trichoniscus (Spiloniscus) provisorius* Racovitza. // *Comptes rendus hebdomadaires des sciences de l'Académie des sciences*. Paris. (Série D.) T.183. P.158–160.
- Vandel A. 1928. La parthénogénèse géographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la parthénogénèse naturelle // *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*. T.62. P.164–281.
- Vandel A. 1931. La Parthénogénèse. Paris. 122 p.
- Vandel A. 1934. La parthénogénèse géographique. II. Les mâles triploïdes d'origine parthénogénétique de *Trichoniscus (Spiloniscus) elizabethae* Herold // *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*. T.68. P.419–463.
- Vandel A. 1940. La parthénogénèse géographique. IV. Polyploïdie et distribution géographique // *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*. T.74. P.94–100.
- Vanzolini P.E. 1970. Unisexual *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amasonas valley: a preliminary note (Sauria, Teiidae) // *Papéis Avulsos de Zoologia*. Vol.23. P.63–68.
- Verdier M. 1960. Sur la transmission du caractère diapause dans une rase du cricuet migrateur // 11th International Congress of Entomology. Vienna (August, 1960). Vienna. P.644–647.
- Vyas D.K., Moritz C., Peccinini-Seale D.M., Wright J.W., Brown W.M. 1990. The evolution history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae). II Maternal origin and age inferred from mitochondrial DNA analyses // *Evolution*. Vol.44. P.922–932.
- Weider L.J., Lampert W. 1985. Differential response of *Daphnia* genotypes to oxygen stress: Respiration rates, hemoglobin content and low-oxygen tolerance // *Oecologia* (Berlin). Vol.65. P.487–491.
- Wetherington J.D., Kotora K.E., Vrijenhoek R. C. 1987. A test of the spontaneous heterosis hypothesis for unisexual vertebrates // *Evolution*. Vol.41. P.721–731.
- White M.J.D. 1964. Cytogenetic mechanisms in insect reproduction // *Insect reproduction. Symposia of Royal Entomological Society of London*. No.2. P.1–12.
- White M.J.D. 1966. Further studies on the cytology and distribution of the Australian parthenogenetic grasshopper, *Moraba virgo* // *Revue suisse de Zoologie*. Vol.73. P.383–398.
- White M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution* (3rd edition). London: Cambridge University Press. 961 p.
- White M.J.D. 1980. The genetic system of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* // Ashburner M., Hewitt G.M. (eds.). *Insect cytogenetics: Tenth symposium of the Royal Entomological Society of London*. Oxford: Blackwell. P.119–131.
- White M.J.D., Contreras N., Cheney J., Webb G.C. 1977. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba* (formerly *Moraba*) *virgo* and its bisexual relatives. II. Hybridization studies // *Chromosoma*. Bd.61. S.127–148.
- White M.J.D., Contreras N. 1981. Chromosome architecture of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual ancestors // *Chromosome Today*. Vol.7. P.165–175.
- White M.J.D., Contreras N. 1982. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual relatives // *Cytogenetics and Cell Genetics*. Vol.34. P.168–177.
- Wright S. 1931. Evolution of mendelian populations // *Genetics*. Vol.16. No.1. P.97–159.
- Yakovlev V.N., Slynko Y.V. 1997. Gametic segregation of genomes in hybrids of *Rutilus rutilus* x *Abramis brama* and *R. rutilus* x *A. ballerus* (Cyprinidae) //

- Book of Abstracts IX International Congress of European Ichthyologists "Fish by diversity", Napoli-Triest, Italy. P.86-87.
- Young J.P.W. 1979. Enzyme polymorphism and cyclic parthenogenesis in *Daphnia magna*. 1. Selection and clonal diversity // Genetics. Vol.92. P.953-970.
- Zaffagnini F. 1979. Caratteristiche citologiche ed origine della partenogenesi animale diploide. I. Considerazioni cariologiche // Lincei-Rendiconti. Vol.66. Fasc.4. P.283-289.
- Zaffagnini F. 1987. Reproduction in *Daphnia* // Peters R. H., de Bernardi R. (eds.). *Daphnia*. Memore dell'Istituto Italiano di Idrobiologia. T.45. P.245-284.
- Zaffagnini F., Sabelli B. 1972. Karyological observations on the maturation of the summer and winter eggs of *Daphnia pulex* and *Daphnia middendorffiana* // Chromosoma. Bd.36. S.193-203.