

УДК 575; 573; 591.4; 591.8; 598.112

ИССЛЕДОВАНИЯ ОДНОПОЛЫХ ВИДОВ РЕПТИЛИЙ ПРИ И.С. ДАРЕВСКОМ И ПОСЛЕ НЕГО

© 2024 г. Э. А. Галоян^{a, b,*}, И. И. Кропачев^{a, c}, В. Г. Петросян^a, Д. В. Дедух^d,
Ф. А. Осипов^a, М. С. Аракелян^e

^aИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

^bЗоологический музей МГУ, Большая Никитская ул., 2, Москва, 125009 Россия

^cТульский экзотариум, Октябрьская ул., 26, Тула, 300002 Россия

^dLaboratory on Non-Mendelian Evolution Institute of Animal Physiology
and Genetics CAS, Rumburská 89, Liběchov, 27721 Czech Republic

^eНаучно-исследовательский институт биологии Ереванского государственного университета,
Алека Манукяна ул., 1, Ереван, 0025 Армения

*e-mail: saxicola@mail.ru

Поступила в редакцию 10.08.2024 г.

После доработки 15.08.2024 г.

Принята к публикации 16.08.2024 г.

Размножение без самцов распространено среди разных типов животных, однако редко встречается у позвоночных. Открытие в середине прошлого столетия Ильей Сергеевичем Даревским облигатного партеногенеза, не требующего участия самцов для продолжения рода, сформировало новое направление в эволюционной биологии, а однополые виды скальных и хлыстохвостых ящериц, гекконов и сцинков стали объектами пристального внимания биологов. Первооткрыватели партеногенеза у позвоночных сильно продвинулись в этих исследованиях, однако новые методы, возникшие в последние годы, позволили приблизиться к решению вопросов, связанных с происхождением и эволюцией однополых позвоночных. В предлагаемом обзоре мы представили достижения и результаты по каждому направлению исследований, проводимых И.С. Даревским и его коллегами. Кроме того, мы изложили новые идеи и упомянули о последних открытиях в области исследования однополых видов рептилий, сделанных после ухода И.С. Даревского. В заключительной части работы мы обозначили круг задач, требующих своего решения в будущем.

Ключевые слова: Даревский, происхождение партеногенеза, рептилии, сетчатая эволюция

DOI: 10.31857/S0044513424120011, **EDN:** thfade

Несмотря на биологические издержки наличия самцов (Trivers, 1972; Wiley, 1998), половое размножение весьмаично для многоклеточных организмов, поскольку оно обеспечивает генетическое разнообразие потомства. Между тем, в некоторых филогенетических линиях независимо происходил частичный или полный отказ от самцов. Среди животных встречаются как спонтанно или периодически переходящие к размножению без самцов – факультативный и сезонный партеногенез соответственно (Гребельный, 2005), так и полностью исключившие самцов из репродуктивного цикла виды – облигатный партеногенез и гиногенез. Последний тип размножения предполагает, что развитие яйцеклетки индуцируется сперматозоидом, генетический материал которого, однако,

не сливается с ядром яйцеклетки. Истинный партеногенез, не требующий для размножения участия самцов, распространен у первичнородых (Fyon et al., 2023), обнаружен у иглокожих (Yamaguchi, Lucas, 1984), а среди позвоночных встречается исключительно у рептилий (Kearney et al., 2009; Stöck et al., 2021). В качестве примера сезонного партеногенеза можно привести дафний, циклопов и некоторых насекомых; гиногенез характерен для рыб и амфибий (Гребельный, 2005; Fyon et al., 2023). Факультативный партеногенез встречается в большинстве типов животных и отмечен во всех классах позвоночных, кроме млекопитающих (Lampert, 2009). Таким образом, современные рептилии выделяются среди других позвоночных способностью образовывать клональные линии с длительным

сроком существования (=партеногенетические виды). Благодаря этой особенности, у пресмыкающихся реализуются уникальные для позвоночных направления эволюции, исследуемые в рамках тем, обсуждаемых в предлагаемой работе.

Биологическое разнообразие и происхождение партеногенетических видов

В середине прошлого века Илья Сергеевич Даревский обратил внимание на отсутствие самцов в некоторых популяциях скальных ящериц из Армении. Это наблюдение привело его к мысли о партеногенезе и открыло новое направление в исследованиях наземных позвоночных (Даревский, 1957, 1958). В то время скальные ящерицы принадлежали к роду *Lacerta* в рамках полиморфного вида *Lacerta saxicola* (Банников и др., 1977). Однако вследствии стало понятно, что скальные ящерицы вместе с луговой (*L. praticolora*) и артвинской (*L. derjugini*) ящерицами образуют обособленную кладу, названную в честь Ильи Сергеевича “*Darevskia*” (Arribas, 1999). После открытия партеногенетических скальных ящериц исследователи обнаружили другие однополые виды, относящиеся к тейидам (Lowe, Wright, 1966), гекконам (Darevsky et al., 1984) и агамам (Darevsky, Kupriyanova, 1993; Hall, 1970). Несмотря на трудности морфологической идентификации однополых видов рептилий, И.С. Даревский описал шесть из семи известных партеногенетических видов¹ скальных ящериц, два из четырех известных партеногенетических видов агамовых ящериц рода *Leiolepis* и гекконов из рода *Hemidactylus* (табл. 1). Последними описанными партеногенетическими видами стали *Leiolamprus parthenos* в 2016 г. (Cristian et al., 2016) и *Aspidoscelis preopatae* (Barley et al., 2021). К настоящему времени известно, что среди более чем 7700 описанных видов ящериц (Uetz, 2024) менее 1% размножается партеногенетически (Dawley, 1989; Kearney et al., 2009; Stöck et al., 2021). Большинство однополых видов принадлежат подотряду Геккообразные (Gekkota), инфраотряду Сцинкообразные (Scincomorpha) и к группе Lacertoidea (Gymnophthalmidae, Lacertidae, Teiidae) (Adams et al., 2003; Avise, 2008; Kearney et al., 2009; Malysheva et al., 2007; Vrijenhoek, 1989).

После открытия однополых видов рептилий Илья Сергеевич высказал догадку об их гибридном происхождении (Даревский, 1962, 1967; Даревский и др., 1977). Эксперименты по трансплантации кожи от обоеполых родительских видов к дочерним партеногенетикам и обратно косвенно подтвердили

это предположение (Даревский, Даниелян, 1969, 1987; Cuellar, McKinney, 1976). Кроме того, И.С. Даревский показал, что партеногенетические скальные ящерицы сходны с предполагаемыми родительскими видами по окраске и по признакам фолидоза (Даревский, 1967). Исследования морфологии партеногенетических представителей из родов *Teius*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Heteronotia*, *Lepidodactylus* подтвердили сделанные Ильей Сергеевичем выводы о промежуточной морфологии партеногенетических видов гибридного происхождения (Darevsky et al., 1985; Cole et al., 1988, 2010; Taylor, 2015; Espeche et al., 2023). Использование метода геометрической морфометрии (Gabelaia et al., 2017; Espeche et al., 2023) для сравнительного анализа формы чешуй и пропорций различных частей тела у однополых и обоеполых видов в дальнейшем позволило лучше разобраться в наследовании признаков у гибридных особей и проследить связь морфологических особенностей со средой обитания (Barateli et al., 2024).

Гипотеза о гибридном происхождении однополых видов получила подкрепление благодаря применению аллозимных (Даревский, Аззел, 1973; Neaves, 1969) и цитогенетических методов исследования как на скальных, так и на хлыстохвостых ящерицах (Даревский и др., 2000; Lowe et al., 1970). Применение молекулярных методов реконструкции филогенетии позволили установить родство партеногенетических видов с обоеполыми предками (Fu et al., 2000; Grismer et al., 2014; Yanchukov et al., 2022) и исследовать филогенетические связи между близкими видами и однополыми таксонами в рамках гипотезы “сетчатого видеообразования” (Боркин, Даревский, 1980; Гребельный, 2005; Baker, 1959; Grant, 1971). Опыты по гибридизации родительских видов подтвердили реальность возникновения однополых гибридов в природе (Cole et al., 2010). Одновременно с работами, проводимыми со скальными ящерицами, американские коллеги обнаружили родительские виды для однополых видов из рода *Aspidoscelis* (табл. 1), а Холл (Hall, 1970) обратил внимание научного сообщества на триплоидных агам-бабочек (*Leiolepis*), благодаря чему Петерс (Peters, 1971), Бёме (Bohme, 1982) и позднее Даревский с Л.А. Куприяновой (Darevsky, Kupriyanova, 1993) описали новые партеногенетические виды из этого рода. К настоящему моменту практически для всех партеногенетических видов чешуйчатых рептилий показано гибридное происхождение (Dawley, Bogart, 1989; Stöck et al., 2021) (табл. 1). Существуют, однако, два исключения из рода *Lepidophyma*: *L. flavimaculatum* и *L. reticulatum*. Эти виды обладают низким внутривидовым генетическим разнообразием, свидетельствующим об их происхождении в результате спонтанного мутагенеза от общего обоеполого предка (Sinclair et al., 2010). Для некоторых однополых

¹ В строгом смысле группы особей, размножающиеся партеногенетически и обладающие сходным морфотипом и генотипом, нельзя называть видами, поскольку в таких популяциях отсутствует панмиксия.

Таблица 1. Список известных к настоящему времени облигатных партеногенетических видов чешуйчатых рептилий с указанием региона распространения и пloidийности

Семейство	Вид	Регион	Плоидность/ число хромосом	Материнский вид	Оптовский вид	Ссылка
Agamidae	<i>Leiolopis triploidea</i> Peters, 1971	Южный Таиланд, Малайзия	$3n =$ 18M + 33m	<i>2n</i> гибрд <i>L. guttata</i> x <i>L. reevesii</i>	<i>L. belliana?</i>	Darevskiy, Kupriyanova, 1993
	<i>Leiolopis boehmei</i> Darevsky & Kupriyanova, 1993	Южный Таиланд	$2n =$ 12M + 22m	<i>L. guttata</i>	<i>L. reevesii</i>	Darevskiy, Kupriyanova, 1993
	<i>Leiolopis guentherpetersi</i> Darevsky & Kupriyanova, 1993	Центральный Вьетнам	$3n =$ 18M + 33m	<i>2n</i> гибрд <i>L. guttata</i> x <i>L. reevesii</i>	<i>L. guttata</i>	Darevskiy, Kupriyanova, 1993; Galoyan et al., in print
	<i>Leiolopis ngorongorae</i> (Grismier & Grismier, 2010)	Южный Вьетнам	$2n =$ 12M + 22m	<i>L. guttata</i>	<i>L. reevesii</i>	Grismier, Grismier, 2010
Gymnophthalmidae	<i>Gymnophthalmus underwoodi</i> Grant, 1958	Южная Америка	$2n =$ 44	<i>G. cryptus?</i>	<i>G. speciosus</i>	Brunes et al., 2019; Cole et al., 1993
	<i>Loxopholis</i> (= <i>Leposoma</i>) <i>percarinatum</i> (Müller, 1923)	Гавана, Суринам, Французская Гвиана, Бразилия, Венесуэла, Колумбия	$2n =$ 20M + 24m	<i>L. guianense</i>	<i>L. ferrei</i>	Brunes et al., 2019; Laguna et al., 2010
			$3n =$ 30M + 36m	<i>L. percarinatum</i>	<i>Loxopholis</i> sp.	
			$2n =$ 2n	<i>D. mixta</i>	<i>D. valentini</i>	Fu et al., 2000; Murphy et al., 2000
Lacertidae	<i>Darevskia armeniaca</i> (Méhely, 1909)	Армения, Грузия	$2n =$ 38	<i>D. mixta</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Darevskia bendimahiensis</i> (Schmidtler, Eiselt, Darevsky, 1994)	Турция, Ван		<i>D. raddei</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Darevskia dahli</i> (Darevsky, 1957)	Армения, Грузия		<i>D. mixta</i>	<i>D. portschinskii</i>	
	<i>Darevskia rostombekowi</i> (Darevsky, 1957)	Армения		<i>D. raddei</i>	<i>D. portschinskii</i>	
Teiidae	<i>Darevskia unisexualis</i> (Darevsky, 1966)	Армения		<i>D. raddei</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Darevskia sapphirina</i> (Schmidtler, Eiselt & Darevsky, 1994)	Турция, Ван		<i>D. raddei</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Darevskia uzzelli</i> (Darevsky & Danielyan, 1977)	Восточная Турция		<i>D. raddei</i>	<i>D. valentini</i>	
	<i>Liolaemus parthenos</i> Abdala, Baldo, Juárez & Espinoza, 2016	Аргентина (Мендоза)	$3n =$ 19M + 30m	<i>L. laurenti</i>	<i>Liolaemus</i> sp.	Cristian et al., 2016
Tropiduridae	<i>Aspidoscelis uniparens</i> (Wright & Lowe, 1965)	США, Мексика	$3n =$ 69	<i>2n</i> гибрд <i>A. ornatus</i> x <i>A. burri</i>	<i>A. inornatus</i>	Cuellar, 1971; Woolley et al., 2004
	<i>Aspidoscelis tesselatus</i> (Say, 1822)	США, Мексика	$2n =$ 26M + 20m; 26M + 21m	<i>A. tigris</i> <i>marmoratus</i>	<i>A. gularis scalaris</i>	Lowe et al., 1970; Neaves, Gerald, 1968, 1969; Parker, Selander, 1976; Pennock, 1965; Taylor et al., 2001; Barley et al., 2022
			$3n =$ 69	<i>A. tesselatus</i>	<i>A. sexlineatus</i>	

Таблица 1. Продолжение

Семейство	Вид	Перион	Плоидность/ число хромосом	Материнский вид	Отцовский вид	Ссылка
Tiliidae	<i>Aspidoscelis laredoensis</i> (McKinney, Kay & Anderson, 1973)	Юг США, северная Мексика	2n = 26M + 20m	<i>A. gularis</i>	<i>A. sexlineatus</i>	Barley et al., 2022a; Cole et al., 2020; Dessauer, Cole, 1989
	<i>Aspidoscelis cozumela</i> (Gadow, 1906)	Мексика	2n = 28M+22m	<i>A. angusticeps</i>	<i>A. deppei</i>	Barley et al., 2022; Martínez Morán et al., 2000
	<i>Aspidoscelis velox</i> (Springer, 1928)	Юго-западные штаты США	3n = 39M+30m 3n = 40M+30m 3n = 68 (38M+30m) 3n = 37M+30m	<i>A. burri</i>	<i>A. inornatus</i> <i>arizonae</i>	Barley et al., 2021; Cole et al., 2019
	<i>Aspidoscelis neomexicanus</i> (Lowe & Zweifel, 1952)	Южные штаты США	2n = 24M + 22m	<i>A. tigris</i> <i>marmoratus</i>	<i>A. inornatus</i>	Cole et al., 1988, 2010; Pennock, 1965
	<i>Aspidoscelis exsanguis</i> (Lowe, 1956)	Южные штаты США, юг Мексики	3n = 70	<i>A. preoptatae</i>	<i>A. gularis scalaris</i>	Good, Wright, 1984; Moritz et al., 1989; Pennock, 1965; Barley et al., 2022
	<i>Aspidoscelis preoptatae</i> Barley et al., 2021	Мексика, Сонора	2n = 26M+21m 3n = 69	<i>A. arizonae</i> <i>A. preoptatae</i>	<i>A. burri</i> <i>stictogrammus</i> <i>arizonae</i> <i>A. inornatus</i>	Barley et al., 2021, 2022, Carvalho et al., 2015
	<i>Aspidoscelis opatae</i> (Wright, 1967)	Юг США, Мексика, Сонора	3n = 41M+30m; 40M+29m	2n гибрида <i>A. inornatus</i> x <i>A. burri</i>	<i>A. burri</i>	Lowe et al., 1970; Cole, Dessauer, 1995
	<i>Aspidoscelis sonoreae</i> (Lowe & Wright, 1964)	США	3n = 70	<i>A. tesselatus</i>	<i>A. sexlineatus</i> <i>viridis</i>	Taylor et al., 2015
	<i>Aspidoscelis neotesselatus</i> (Walker, Cordes & Taylor, 1997)	Мексика	2n = 28M + 22m	<i>A. angusticeps</i>	<i>A. deppei</i>	Martínez Morán et al., 2012
	<i>Aspidoscelis rodecki</i> (McCoy, Maslin, 1962)	Мексика, Юкатан	2n = 27M+20m	<i>A. angusticeps</i>	<i>A. deppei</i>	Martínez Morán et al., 2000
	<i>Aspidoscelis sp. G</i>		2n	<i>A. motaguae</i>	<i>A. guttatus</i>	Barley et al., 2022
	<i>Aspidoscelis neavesi</i> Cole et al., 2014	Искусственный вид, в природе не встречается	4n = 52M+40m	<i>A. exsanguis</i>	<i>A. inornatus</i>	Cole et al., 2014; Lutes et al., 2011
	<i>Aspidoscelis priscillae</i> Cole et al., 2017			<i>A. uniparentis</i>	<i>A. inornatus</i>	Cole et al., 2017
	<i>Aspidoscelis townsendiae</i> Cole et al., 2023			<i>A. exsanguis</i>	<i>A. gularis</i>	Cole et al., 2023

Таблица 1. Окончание

Семейство	Вид	Регион	Площадность/ число хромосом	Материнский вид	Отцовский вид	Ссылка
	<i>Cnemidophorus cryptus</i> Cole and Dessauer, 1993	Тропики Южной Америки, острова Карибского моря	$2n =$ 26M+24m	обоеполые <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> <i>D</i> – раса	<i>C. grammivagus</i>	Cole, Dessauer, 1993
	<i>Cnemidophorus pseudolemniscatus</i> Cole, Dessauer, 1993	Север Южной Америки	$3n =$ 39M+36m	<i>C. cryptus</i>	<i>C. lemniscatus</i>	Cole, Dessauer, 1993
	<i>Teuus squiensis</i> Avila, Martori, 1991	Аргентина	$2n? 3n?$ (n = 36M + 18m?)	<i>T. teyou*</i>	<i>T. oculatus*</i>	Espeche et al., 2023; Hernando, 1994
Xantusiidae	<i>Lepidophyma flavimaculatum</i> Duméril, 1851	Коста Рика, Панама	$2n = 18M +$ + 20m; $3n =$ = 27M + 30m	<i>Lepidophyma</i> <i>liperzi</i>	—	Bezy, 1972; Sinclair et al., 2010
	<i>Lepidophyma reticulatum</i> Taylor, 1955	Коста Рика, Панама	$2n =$ 18M + 20m	<i>Lepidophyma</i> <i>liperzi</i>		
Scincidae	<i>Menetia greyii</i> Gray, 1845	Австралия	$3n = 45$	<i>2n Menetia greyii</i> SAR раса	<i>2n Menetia greyii</i> SAN, SAS или SAR раса	Adams et al., 2003
Gekkonidae	<i>Hemidactylus garnotii</i> (Dumeril, Bibron, 1866)	Южная, Юго-Восточная Азия, Полинезия, Новая Кaledония, Борнео, Ява, США, Южная Америка	$2n = 38$?	<i>H. karenorum</i>	Darevsky et al., 1984; Ota et al., 1993, 1996; McManan, Zug, 2007
	<i>H. vietnamensis</i> Darevsky, Kupriyanova, Roshin, 1984	Вьетнам	$3n = 63$?	?	?
	<i>Hemidactylus stejnegeri</i> Ota, Hikida 1989	Тайвань, Китай, Филиппины, Вьетнам	$3n = 60$	<i>H. bowringii*</i>	<i>H. frenatus*</i>	Darevsky et al., 1984
	<i>Hemidactylus tytus</i> Bleeker, 1860	Южная, Ю-В Азия, Индонезия, Океания	$3n = 56$?	?	Ota et al., 1989, 1993
	<i>Hererotheria bineei</i> (Gray, 1845) (обоеполые расы CA6 и SM6)	Австралия	$3n = 60/63$	<i>2n</i> гибриды расы <i>H. bineei</i> CA6/SM6*	<i>2n</i> раса <i>H. bineei</i> SM6 или CA6	Dedukh et al., 2022; Moritz, 1983, 1984
	<i>Lepidodactylus lugubris</i> (syn <i>Gehyra variegata</i>) (Duméril & Bibron, 1836)	Юго-Восточная Азия, Южная Азия, Австралия, Океания	Pаса A: $2n = 44$	<i>Lepidodactylus</i> sp.	<i>L. pantai</i>	Cuellar, Kluge, 1972; Karin et al., 2021; Radtkey et al., 1995; Trifonov et al., 2015;
			Pаса B: $3n = 66$	<i>L. moestus?</i> sp.	<i>Lepidodactylus</i> sp.	Volobuev et al., 1993
	<i>Nactus pelagicus</i> (arnouxi) (Girard, 1858)	Океания, ПНГ	$2n = 35, 28$	обоеполые <i>Nactus pelagicus</i>	?	Moritz, 1987
Tropididae	<i>Indotyphlops braminus</i> (Daudin, 1803)	Тропики Старого и Нового Света	$3n =$ 21M+21m	<i>Indotyphlops</i> sp., предком которого был <i>I. pannaceus</i>	?	Matsubara et al., 2019; Siddharthan et al., 2023

Примечания. В скобках рядом с площадностью указано число хромосом в гаплоидном наборе. Если известны макро (M) и микрохромосомы (m), то они указаны в виде суммы. В случае гибридного происхождения представлены предполагаемые материнский и отцовский виды. У триплоидных видов материнским предком был однополый вид или линия. ? – данные отсутствуют или сомнительны. * Предковые обоеполые виды известны, но какой из них отцовский, а какой материнский – не установлено.

видов, таких как *Teius suquensis*, существует предположение о гибридном происхождении, однако до сих пор это не доказано (Avila, Martori, 1991; Espeche et al., 2023).

Современные исследователи сходятся в том, что основная причина перехода гибридов к партеногенетическому размножению заключается в трудностях образования бивалентов между гомологичными хромосомами от разных видов (Janko et al., 2018; Marta et al., 2023; Stöck et al., 2021). Чтобы это произошло, гибридизирующие виды должны дивергировать достаточно сильно, поскольку в случае близкого родства между ними происходит интроверсия генов через fertильных гибридолов (Barley et al., 2022). Партеногенез позволяет гибридам преодолевать стерильность даже в случае увеличения пloidности при повторной гибридизации. Достоверно известно о существовании диплоидно-триплоидных комплексов (табл. 1) партеногенетических видов гекконов (Trifonov et al., 2015), хлыстохвостых ящериц (Wright, Lowe, 1976), агам-бабочек (Darevsky, Kupriyanova, 1993; Grismer et al., 2014) и ночных ящериц (Sinclair et al., 2010). Наличие триплоидных линий свидетельствует о более сложной картине их возникновения в природе и демонстрирует возможность повторной гибридизации диплоидной партеногенетической формы с самцами обоеполого вида (Даниелян и др., 2018; Danielyan et al., 2008; Grismer, Grismer, 2010). Наиболее распространенная гипотеза предполагает, что однополые триплоидные линии возникают при слиянии диплоидной яйцеклетки партеногенетической самки с гаплоидным сперматозоидом самца родительского или другого близкого вида (Cole, 1979; Darevsky et al., 1985; Wright, Lowe, 1976). Согласно менее распространенной версии, диплоидная яйцеклетка спонтанно возникает у самки обоеполого вида, после чего происходит оплодотворение гаплоидным сперматозоидом другого вида (Avise, 2008). Первая версия возникновения полиплоидных видов рептилий наиболее вероятна, поскольку известно, что гибридизация триплоидных рыб (*Cobitis*, *Squalius*) и амфибий (*Ambystoma*, *Pelophylax*) с диплоидными самцами приводит к появлению тетраплоидных особей, формирующихся диплоидно-триплоидно-тетраплоидные комплексы (Васильев, Васильева 1982; Alves et al., 2001; Bogart et al., 2007; Janko et al., 2007; Vasil'ev et al., 2003). В середине прошлого века Астауров предположил, что потомки партеногенетических видов способны обойти затруднения в мейозе благодаря увеличению числа гомологичных хромосом, возникающему в результате последовательных возвратных скрещиваний с близкими обоеполыми видами (Астауров, 1969). Однако у рептилий ничего подобного до сих пор обнаружено не было, а полученные в результате искусственной гибридизации

тетраплоидные самки *A. neavesi* и *A. priscilae* продолжают размножаться без участия самцов (Cole et al., 2014, 2017). Однополые триплоидные виды плохо отличаются от родительских видов по внешнему виду, однако показано, что геккон *H. binoei* и хлыстохвостая ящерица *A. neotesselatus* морфологически ближе к тому родительскому виду, чей генотип представлен двумя наборами хромосом, чем к виду, от которого достался один геном (Cole et al., 2020; Kearney, Shine, 2004; Moritz, 1984; Taylor et al., 2015). Показано также, что вклад материнского вида в облик потомка может быть значительнее, чем вклад отцовского. Например, Коул с соавторами (Cole et al., 2014) пишут, что полученные ими в ходе искусственной гибридизации тетраплоидные особи *A. neavesi* больше похожи на материнский триплоидный однополый вид *A. exsanguis*, чем на отцовский вид *A. inornatus*, хотя один набор хромосом этого обоеполого вида представлен в геноме *A. exsanguis*.

Открытие новых однополых видов происходит случайно, а исследователи так и не научились предсказывать их наличие в тех или иных филогенетических линиях. Полиплоидные формы всегда считались перспективными кандидатами в партеногенетики (Hall, 1970). Однако показано, что среди полиплоидных рептилий не все размножаются без самцов (Lamborot, Vasquez, 1998). Вероятно, партеногенетические виды имеет смысл искать в местах вторично-го перекрывания ареалов, где разные представители одного рода гибридизируют друг с другом и образуют сингамеон (Lotsy, 1925). Наличие потока генов между видами и филогенетическими линиями более высокого ранга показано для анолисов (Wogan et al., 2023) и для близких к скальным ящерицам стенных ящериц *Podarcis* (Capula, 1993, 2002; Pinho et al., 2009). Возможно, именно в этих или в других многовидовых комплексах существует вероятность открыть новые однополые виды. Между тем не любые гибридные гены способны дать начало партеногенетическому виду, и даже среди скальных ящериц лишь небольшая часть гибридолов приобрела возможность однополого размножения (Freitas et al., 2022). В тех таксонах, где однополых видов (таких как агама-бабочки, скальные и хлыстохвостые ящерицы) несколько, материнские виды происходят из одной филогенетической клады, а отцовские виды – из другой (Barley et al., 2019; Fu et al., 2000; Grismer et al., 2014).

Генетическое разнообразие и время существования партеногенетических видов

Однополое размножение подразумевает клонирование особей, между которыми существуют лишь незначительные генетические различия. Этому способствуют коньюгация между дуплицированными перед мейозом парами хромосом

и отсутствие рекомбинации между гомеологами (Lutes et al., 2010; Dedukh et al., 2022). Если между хромосомами, доставшимися гибриду от разных видов, и происходит кроссинговер, он возникает в первых поколениях гибридной линии, т.е. на ранних этапах стабилизации генома и преодоления “геномного шока” (Arakelyan et al., 2023; Spangenberg et al., 2020). Определенные возможности геномной эволюции клonalных линий выражаются в тенденции к слиянию хромосом. Редукция числа хромосом доказана для *D. rostombekowi* и некоторых популяций *D. unisexualis* (Darevsky et al., 1978; Spangenberg et al., 2020a; 2021), а хлыстохвостые ящерицы *A. maslini*, вероятно, возникли в результате робертсоновских транслокаций в геноме *A. cozumela* (Manriquez-Morán et al., 2000). Возможно, транслокация хромосом способна оказать влияние на регуляцию работы генов в однополых организмах и изменить их морфофизиологические особенности.

Результаты микросателлитного генотипирования *D. unisexualis* (Vergun et al., 2020) и *D. rostombekowi* (Osipov et al., 2021) демонстрируют слабое внутривидовое генетическое разнообразие и свидетельствуют об однократной гибридизации предков обоих видов. Наличие в генотипах однополых видов *D. armeniaca*, *H. binoei* (Moritz, 1984), *A. laredoensis* и *A. cozumela* разнообразных аллельных вариантов унаследованных от разных особей родительских видов, напротив,,, предполагает несколько независимых гибридизаций (Barley et al., 2022a; Girnyk et al., 2018; Moritz, 1984). Австралийские gekконы *H. binoei* и сцинки *M. greyii* представляют собой полиморфные виды, каждый из которых включает как диплоидные популяции состоящие из самцов с самками, так и популяции, состоящие из триплоидных партеногенетических самок, образовавшихся в результате гибридизации разных обеополых линий (Adams et al., 2003; Moritz, 1983, 1984). Разделение на моноклональные и поликлональные виды до некоторой степени условно. По мнению Wright (1993), клональные линии, возникшие от одних и тех же родителей в результате разных актов гибридизации, необходимо считать разными видами. Например, *D. raddei* (*sensu lato*) и *D. valentini* приняли участие в формировании четырех описанных клональных видов: *D. bendimahensis*, *D. sapphirina*, *D. izzeli* и *D. unisexualis* (Erdolu et al., 2023). Между тем такие широкоареальные виды, как *N. pelagicus*, *A. velox*, обладают не только генетической изменчивостью, но и разным числом хромосом, отчего их можно отнести к разным однополым видам (Cole et al., 2019; Moritz, 1987). Подобные примеры наглядно демонстрируют, что межвидовая гибридизация нередко приводит к многократному появлению и существованию одинаковых морфотипов с несколькими генотипами. Скорее всего, однополые виды

возникали многократно, а снижение их генетического разнообразия происходило в результате вымирания части генотипов (Kearney et al., 2009). Это может объяснять, почему более древние однополые виды обладают меньшей генетической вариабельностью в сравнении с молодыми таксонами.

Высокая гомозиготность по микросателлитным локусам была обнаружена у некоторых однополых видов скальных ящериц (Tarkhnishvili et al., 2010, 2017). Постепенная потеря гетерозиготности, наблюдавшаяся у клонально передающихся геномов, связана с конверсией генов между гомеологами. Это приводит к “переписыванию” аллелей одного родительского вида на аллели другого (Dukić et al., 2019). Описанная конверсия генов может происходить в ходе reparации двуцепочечных разрывов во время митотических делений зародышевых клеток или во время кроссинговера между гомеологичными хромосомами, доставшимися партеновидам от разных родителей в мейозе (Mandegar, Otto, 2007; Dukić et al., 2019).

Потеря гетерозиготности и накопление мутационного груза (Lynch et al., 1993; Parker, Selander, 1976) в клонально передаваемом геноме должны приводить к обеднению генетического репертуара и снижению морфофизиологической приспособленности клональных линий (Muller, 1932). Между тем рекомбинации гомеологов могут притормозить действие Храповика Мёллера. Показано, что в некоторых ооцитах скальных ящериц гомеологичные хромосомы действительно формируют биваленты и рекомбинируют между собой (Kupriyanova, 1994; Spangenberg et al., 2020). Формирование бивалентов и даже тривалентов во время мейоза показано также у триплоидных гибридных самцов скальных ящериц и в некоторых ооцитах у триплоидных самок gekkonов *Lepidodactylus* (Dedukh et al., 2022; Spangenberg et al., 2017). Однако на данный момент неизвестно, формируют ли такие ооциты гаметы и способны ли гибридные самцы к оплодотворению клональных самок. Интересно, что снижение жизнеспособности клональных линий показано далеко не всегда, как, например, для долгоживущих однополых рыб из рода *Cobitis* (Kočí et al., 2020).

Природное разнообразие генотипов некоторых однополых видов объясняется не только многократным происхождением. Спонтанно возникающие в однополых линиях самцы (Даревский, Даниелян, 1969), а также самцы, возникающие в результате гибридизации между партеногенетическими самками и самцами родительских видов, способны создавать генетическое разнообразие партеногенетических видов, если они фертильны (Tarkhnishvili et al., 2020).

Большинство исследователей согласно, что возрастающий из поколения в поколение

мутационный груз (Maynard Smith, 1978) приводит партеногенетические линии к скорому вымиранию, отчего их возраст всегда меньше возраста близких обоеполых видов и исчисляется тысячами лет (Moritz, 1991; Moreira et al., 2021). Однако применение метода молекулярных часов позволило выдвинуть смелое предположение о сотнях тысяч или даже о миллионах лет существования некоторых видов скальных ящериц (Freitas et al., 2016; Yanchukov et al., 2022). В действительности определить возраст партеногенетиков, если они действительно встраиваются в сингамеон с родительскими видами, весьма затруднительно.

Важную роль в происхождении партеногенеза в разных группах отводят климатическим изменениям в позднем плейстоцене, когда из-за смещения ледников или аридизации климата появились зоны вторичного перекрывания ареалов между близкими обоеполыми видами (Даревский и др., 2000; Moritz et al., 1992; Kearney, 2005). Происхождение некоторых партеногенетических видов связывают с миграциями людей. Вероятно, предки однополых гекконов *H. typus* расширили ареал после развития морского транспорта, что позволило им гибридизировать с близкими видами того же рода (Zug, 2010). Однако это не точно (Deso et al., 2020). Кратковременный успех и высокая конкурентоспособность однополых видов возможны благодаря быстрым темпам размножения и молниеносной колонизации пространства (Fujita et al., 2020; Tarkhnishvili et al., 2010, 2017). Отчасти их распространение обеспечивается клональным разнообразием, определяемым множественным происхождением (Parker, Selander, 1976), а отчасти это связано с тем, что в гибридных животных совмещаются два разных генома, обеспечивающих эффект гетерозиса (Даревский и др., 2000; Billy, 1990).

Экология и распространение однополых видов рептилий

Согласно концепции географического партеногенеза (Даревский и др., 2000; Kearney, 2005), партеногенетики занимают субоптимальные для близких двуполых видов местообитания, включая антропогенные ландшафты (Cacciali et al., 2016). Подобно “сорнякам”, клональные виды быстро увеличивают численность и распространяются за пределы пригодных для родителей местообитаний (Wright, Lowe, 1968), что возможно благодаря наличию гибридного генома (Billy, 1990). Тем не менее однополые виды нередко встречаются вместе с родителями и другими обоеполыми видами ящериц того же рода (Даревский, 1967; Cuellar, 1979).

Оценка фундаментальной и реализованной экологических ниш однополых и обоеполых видов необходима для понимания эволюционных

процессов, происходящих в меняющихся условиях окружающей среды. Для однополых видов кавказских скальных ящериц *Darevskia* (Осипов и др., 2023; Freitas et al., 2016; Osipov et al., 2021; Petrosyan et al., 2019, 2020, 2020a; Tarkhnishvili et al., 2010), гекконов *H. binoei* (Kearney et al., 2003; Strasburg et al., 2007), тейид (Alvarez et al., 2017) и саламандр (Greenwald et al., 2016) были получены модели потенциального географического распространения (SDM) и продемонстрирована дифференциация экологических ниш (ENM) однополых и обоеполых видов. Несмотря на различия в реализуемых параметрах биоклиматических переменных между однополыми и обоеполыми видами, существует немало зон вторичного перекрывания их ареалов (Petrosyan et al., 2020), а гипотеза использования нарушенных местообитаний, непригодных для родительских видов, не подтверждается для всех партеногенетиков (Cosentino et al., 2019). Вероятно, экологическая пластичность некоторых однополых видов объясняется их генетическим разнообразием, возникшим благодаря многократной гибридизации близких обоеполых родительских видов, о чем говорилось ранее. Скальная ящерица Ростомбекова, возникшая в результате однократной гибридизации (Osipov et al., 2021), хорошо вписывается в рамки гипотезы географического партеногенеза, поскольку ширина ее экологической ниши меньше, чем у родительских видов (Осипов и др., 2023). Между тем аналогичные исследования однополого вида *D. dahli* выявили более широкую экологическую нишу, нежели у материнского вида *D. mixta* (Petrosyan et al., 2020a), что может быть следствием наличия у этого вида нескольких клональных линий, как это показано для некоторых хлыстовохвостых ящериц (Parker et al., 1989).

Принято считать, что низкое генетическое разнообразие клональных видов не позволяет им приспособливаться к меняющимся условиям среды. Согласно одной из трактовок гипотезы “Красной королевы” (Van Valen, 1973), однополые линии не способны адаптироваться к паразитам с той же скоростью, с которой это делают обоеполые родственники (Fujita et al., 2020). Эта гипотеза была подтверждена при сравнении числа эктопаразитов на однополых и обоеполых линиях австралийских гекконов *H. binoei* (Moritz et al., 1991), однако в другой работе была продемонстрирована низкая зараженность эритроцитов гемогрегаринами у однополых видов скальных ящериц по сравнению с таковой у существующих с ними самок обоеполых родственников (Arakelyan et al., 2019).

Гибридизация между однополыми и обоеполыми видами

Перекрывание ареалов партеногенетических и обоеполых видов приводит к скрещиванию самцов с самками однополых видов и образованию гибридных особей с повышенной полиднотностью. Впервые стерильных триплоидных самок и триплоидных самцов скальных ящериц с зачаточными женскими половыми органами обнаружили И.С. Даревский и Ф.Д. Даниелян (Даревский, Даниелян, 1969; Даревский и др., 1973). В центральной Армении около села Кучак эти исследователи нашли место, где два однополых вида – *D. unisexualis* и *D. armeniaca* – существуют с общим для них родительским видом *D. valentini* (Danelyan et al., 2008). В “лучшие времена” доля гибридных самцов и самок в этом поселении достигала трети от всех особей (Abrahamyan et al., 2014) и именно здесь был пойман единственный известный для скальных ящериц тетраплоидный гибрид. Параллельно с Даревским исследования однополых видов развивали коллеги, обнаружившие триплоидных и тетраплоидных гибридов между различными комбинациями однополых и обоеполых видов *Aspidoscelis* (Cole, 1979; Lowe et al., 1970; Neaves, 1971; Taylor et al., 2001) и гекконов *H. binoei* (Moritz, 1984).

Гибриды между однополыми и обоеполыми видами обладают чертами обоих родителей, однако больше напоминают партеногенетическую материнскую особь (Даревский и др., 1973; Taylor et al., 2001); нередко гибриды отличаются крупными размерами тела и промежуточным типом окраски (Даревский, Куликова, 1962; Cole et al., 2020; Lowe et al., 1970; Galoyan et al., in print), однако достоверно отличить гибридных самок от своих родителей на основании внешних признаков возможно не всегда, поэтому исследователи применяют микросателлитный анализ (Гирнык и др., 2018; Korchagin et al., 2007), оценку размеров эритроцитов (Walker et al., 1991), определение количества ДНК в ядре по методу Фёльгена (Darevskii, Kuprianova, 1982) и проточную ДНК-цитометрию (MacCulloch et al., 1996).

Обнаруженные в природе триплоидные гибридные самки скальных ящериц оказались стерильны (Даревский и др., 1973; Danelyan et al., 2008), а самки, образовавшиеся при скрещивании между однополым видом *A. laredoensis* и родительским обоеполым видом *A. gularis*, не только жизнеспособны, но и приносят здоровое партеногенетическое потомство (Cole et al., 2020). Повышение полиднотности у самок хлыстохвостых ящериц при гибридизации с обоеполыми видами не приводит к снижению fertильности у особей женского пола (Cole et al., 2010, 2017), как это происходит у скальных ящериц. При сперматогенезе у триплоидных самцов формируются не только биваленты,

но и триваленты, а половые клетки образуются в меньшем, чем у самцов обоеполых видов, количестве (Spangenberg et al., 2017; Taylor et al., 2001). Обнаруженный недавно во Вьетнаме тетраплоидный самец, происходящий от гибридизации триплоидной партеногенетической агамы-бабочки *L. guentherpetersi* и самца *L. guttata*, не имел сперматозоидов. Тем не менее предшественники половых клеток начинали делиться мейотически, а хромосомы образовывали синаптонемные комплексы (Galoyan et al., 2024). В том случае, когда сперматозоиды у гибридных самцов обнаружить удается, их морфологическое строение отличается от нормального, поскольку многие из них обладают двумя или тремя жгутиками и искривленными головками (Spangenberg et al., 2017), поэтому весьма вероятно, что самцы аллополиплоидных гибридных особей стерильны (Dedukh et al., 2020; Spangenberg et al., 2020). Тем не менее наличие тетраплоидного самца скальной ящерицы из Кучака (Danelyan et al., 2008) и строение семенников у других гибридов свидетельствуют о способности некоторых триплоидных самцов к оплодотворению самок (Даниелян и др., 2018). Если это действительно так, то гипотеза Б.Л. Астаурова (1969) о восстановлении кратного числа наборов хромосом и переходе от партеногенеза к обоеполому размножению через гибридизацию с обоеполыми видами может быть верна для рептилий.

Цитогенетические механизмы восстановления полиднотности и дробления у однополых видов

Механизм восстановления полиднотности гамет у однополых видов ящериц интересовал исследователей с самого открытия у них явления партеногенеза. Сперва возникло предположение о постмейотическом слиянии яйцеклетки с одним из полярных телец (Даревский, Куликова, 1962). Как стало понятно позднее, этот механизм действительно реализуется в случае факультативного партеногенеза у змей (Schuett et al., 1997) и ящериц (Ho et al., 2024), однако не в случае облигатного партеногенеза у видов гибридного происхождения. Следующий шаг в выяснении механизмов восстановления полиднотности у рептилий сделал Cuellar (1971). Он изготовил препараты гистологических срезов ядер половых клеток на стадии оогенеза у триплоидных самок *A. uniparens* и обнаружил в них в два раза больше бивалентов, чем число хромосом в соматических клетках. На основании полученных результатов была предложена гипотеза премейотического удвоения (эндорепликации) хромосом в ядрах клеток зародышевой линии. Удвоение количества ДНК в ядре перед мейозом может быть достигнуто двумя различными способами: повторением раундов репликации либо нерасхождением хроматид в митозе, предшествующем мейозу (премейотический эндомитоз)

(Orr-Weaver, 2015; Rotelli et al., 2019). К настоящему времени непонятно, какой из двух механизмов осуществляется у клonalных позвоночных. Несмотря на продолжительное время изучения хлыстохвостых ящериц, повторить анализ ядер ооцитов и подтвердить наличие премейотической эндорепликации у диплоидного партеногенетического вида *A. tesselatus* и у созданного искусственно тетраплоидного вида *A. priscilae* удалось после появления современных методов конфокальной микроскопии (Cole et al., 2017; Lutes et al., 2010).

Анализ пахитены и диплотены у диплоидных и триплоидных гекконов *L. lugubris*, *H. bienoei* и *H. typus* показал наличие премейотической эндорепликации у меньшей (2–15%) части зародышевых клеток (Dedukh et al., 2022). Вероятно, большинство зародышевых клеток с исходной пloidностью не способны пройти мейотические чекпойнты и преодолеть пахитену у однополых видов, отчего эти клетки гибнут в результате апоптоза (Newton et al., 2016; Dedukh et al., 2022).

В недавнем прошлом исследователи вернулись к вопросу о механизмах восстановления пloidности у однополых скальных ящериц. Было показано, что в гонадах встречаются не только диплоидные, но и тетраплоидные предшественники яйцеклеток, свидетельствующие о премейотическом удвоении генетического материала (Dedukh et al., 2024a; Spangenberg et al., 2024). Полностью исключать возможность ооцитов сливаться с полярными тельцами исключать нельзя (Куприянова и др., 2021; Spangenberg et al., 2020, 2024), однако, вероятнее всего, большинство мейотических клеток с оригинальной пloidностью клеток, как и у хлыстохвостых ящериц и гекконов (Dedukh et al., 2022), уходят в апоптоз (Dedukh et al., 2024a). Примейотическая эндорепликация независимо и многократно возникала у рыб, амфибий и рептилий (Dedukh et al., 2020, 2024; Itono et al., 2006; Kuroda et al., 2018; Macgregor, Uzzell, 1964; Shimizu et al., 2000), поэтому, вероятно, это основной цитогенетический механизм, позволяющий однополым видам производить потомство.

Восстановление пloidности – хотя и важная, но не единственная задача, решение которой способствует пониманию механизмов партеногенетического размножения. До сих пор непонятно, почему яйцеклетки у однополых самок начинают дробиться без оплодотворения? Известно, что ооциты “зависают” в организме самки до момента оплодотворения на стадии метафазы II деления мейоза. Слияние половых клеток открывает кальциевые каналы и запускает убиквитин-зависимую деградацию белковой структуры Emi2 (early meiotic inhibitor 2), ингибирующей комплекс стимуляции анафазы или циклосому (APC/C) до момента

оплодотворения (Ohe et al., 2010; Jia et al., 2015). Фуджита и Мориц (Fujita, Moritz, 2009) предположили, что несогласованность работы двух разных геномов в партеногенетических организмах приводит к невозможности образования связи между Emi2 и APC/C, отчего циклосома не блокируетя, а яйцеклетка развивается без участия сперматозоида. Косвенно эта гипотеза подтверждается на экспериментах с генетически модифицированными по гену Emi2 мышами, у которых часть яйцеклеток начинает дробиться без оплодотворения (Gopinathan et al., 2017), хотя не развивается далее, видимо, из-за генетического ареста (Fujita, Moritz, 2009). Если эта гипотеза верна, то промежуток времени, в который самка однополого вида может быть оплодотворена, весьма непродолжителен. Низкая вероятность оплодотворения ооцитов самок однополых видов объясняет малую долю или полное отсутствие гибридов между партеногенетическими и обоеполыми видами в местах их сосуществования (Даниелян и др., 2018; Galoyan et al., 2024). Непонятен также механизм формирования центриолей в ооците у партеногенетиков. Центриоли необходимы для первого деления зиготы и поставляются сперматозоидом во время оплодотворения (Ross, Normark, 2015). Каким образом центриоли возникают в неоплодотворенных яйцеклетках – остается загадкой.

Самцы партеногенетических видов

В своих работах И.С. Даревский и Ф.Д. Даниелян упоминали о редких диплоидных самцах партеногенетических скальных ящериц *D. armeniaca* и *D. dahli* (Даревский и др., 1977; Darevskii, Kupriyanova, 1982). По их данным, такие самцы обладают выраженным гемипенисами и отличаются от самок более крупной головой и яркой окраской тела. Помимо мужских половых органов, у них могут быть выражены женские гонады, а зрелые сперматозоиды в одних случаях редки (Darevsky et al., 1978), а в других – многочисленны (Darevskii, Kupriyanova, 1982). Наличие гетероморфной пары хромосом у диплоидных самцов однополых видов свидетельствует о том, что их генотип совпадает с таковым у самок (Darevskii, Kupriyanova, 1982). У птиц самцы с генотипом самки появляются при недостатке ароматазы, отвечающей за преобразование тестостерона в эстрадиол, или при повышенном уровне антимюллера гормона (АМГ), синтезируемого клетками Сертоли семенников (Тагиров, 2013). Близкие механизмы формирования редких самцов возможны и у ящериц. Если самцы партеногенетических видов ящериц регулярно возникают в природе, они способны обеспечить генетическое разнообразие партеногенетических линий (Даниелян, 1987), как это происходит у партеногенетических палочников (Freitas et al.,

2023). Редкие самцы и гермафродиты с развитыми семенниками появляются и у траурных гекконов *L. lugubris* (Saint Girons, Ineich, 1992). Однако несмотря на наличие подвижных сперматозоидов, такие особи, вероятно, стерильны, поскольку в суспензии половых клеток преобладают аномальные сперматозоиды с двумя или тремя жгутиками и деформированными ядрами (Röll, Düring, 2008). Самцы также встречаются у полупалых гекконов *H. stejnegeri* из северного Вьетнама и Тайваня. Они напоминают самок по фолидозу и окраске, однако обладают крупными бедренными порами и развитыми гемипенисами, а в полости тела у таких самцов хорошо различимы семенники с придатками, в которых содержатся многочисленные сперматогонии. Сперматиды при этом редки или отсутствуют вовсе (Ota et al., 1993). У других партеногенетических видов самцов обнаружено не было.

Пространственно-этологическая структура популяций однополых видов и их отношения с обоеполыми видами

Изучая скальных ящериц, И. С. Даревский и другие исследователи обратили внимание на высокую плотность населения однополых видов (Даревский, 1967), достигающую сотен особей на гектар (Галоян, 2010; Даниелян, 1971; Galoyan et al., 2019). Даревский объяснил свои наблюдения удвоенными темпами размножения однополых видов вследствие отсутствия у них самцов (Даниелян, 1971; Даревский и др., 2000). Известно, что плотность населения животных лимитирует размещение и обилие пищевых ресурсов, распределение пригодных стаций, а также обилие хищников и паразитов (Шилов, 2003; Krebs, 1978). Помимо внешних факторов среды, плотность населения определяется наличием территориальных и иерархических отношений, лимитирующих доступ некоторых особей к ресурсам (Krebs, 2002), благодаря чему плотность населения остается ниже той, при которой емкость среды может быть исчерпана (Stamps, 1977; Wynne-Edwards, 1962).

Исследуя синтопическое поселение *D. dahli* и *D. portschinskii* в Грузии, А. Г. Трофимов (1981) предположил, что высокая плотность населения однополого вида определяется низкой внутривидовой агрессией. Это предположение в дальнейшем удалось подтвердить для армянской скальной ящерицы (*D. armeniaca*), у которой отсутствие территориальности и внутривидовой агрессии приводит к значительному перекрыванию индивидуальных участков многих особей (Galoyan, 2013). Между тем у самок обоеполого вида *D. brauneri*, обитающих в сходных условиях, выражено территориальное поведение, направленное на ограничение доступа конспецифичных особей своего

пола к территориальным самцам (Целлариус и др., 2017). Относительно низкая в сравнении с самками обоеполого вида агрессивность партеногенетических самок показана и для хлыстохвостых ящериц (Bracken, 1978; Leuck, 1985).

Предположение о быстром росте численности и о слабой агрессивности самок однополых видов не объясняет, почему такие виды как *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis* и *D. rostombekowi* редки в природе и никогда не образуют многочисленных скоплений как *D. armeniaca* или *D. unisexualis* (Даревский, 1967). Для однополых хлыстохвостых ящериц показано, что в сезон размножения овулировавшие самки имитируют копуляцию с другими особями своего пола (Crews, Young, 1991), отчего синхронизируются циклы размножения разных особей. Эффективность описанного поведения должна быть наиболее высока в популяциях с высокой плотностью населения, однако у других однополых ящериц исследователи ничего подобного не наблюдали. Таким образом, хотя мы способны объяснить, почему некоторые однополые виды достигают быстрого численного преимущества над своими обоеполыми родственниками, мы не понимаем, почему все партеногенетики не раскрывают свой потенциал.

Существование родительских видов – важное условие возникновения партеногенетиков в прошлом. Перекрывание ареалов и сходство экологических ниш близких видов приводит к их встречам и совместному использованию пространства (Galoyan et al., 2019a; Kropachev et al., 2023). Однако наблюдения за двумя обоеполыми видами скальных ящериц *D. portschinskii* и *D. raddei*, в результате гибридизации которых появился вид *D. rostombekowi* (Murphy et al., 2000), показали наличие поведенческой изоляции: самцы и самки предпочитают социальные и сексуальные взаимодействия с гетероспецификами взаимодействиям с конспецификами (Galoyan et al., 2019a), а как следствие – у особей обоих видов отсутствуют генетические следы гибридизации (Galoyan et al., 2020). Таким образом, мы плохо понимаем, в каких условиях взаимодействие особей разных видов в природе привело к гибридизации, давшей начало однополым линиям ящериц.

Самки обоеполых видов регулярно взаимодействуют с самцами своего вида: вместе нагреваются на солнце, вступают в физические контакты, спариваются, демонстрируют подчинение или агрессию (Целлариус, Целлариус, 2005). Поведение самок однополых видов по отношению к самцам не отличается от такового у самок обоеполого вида (Галоян, 2013), поэтому партеногенетики интегрируются в пространственно-этологическую структуру популяции близких обоеполых видов и конкурируют с самками обоеполых ящериц

за социальное и сексуальное внимание самцов (Galoyan et al., 2024). Перетягивание сексуального внимания самцов партеногенетическими самками может быть одним из ключевых механизмов вытеснения родительского вида, поскольку самцы растратчивают репродуктивное усилие на ложного партнера, от которого образуется стерильный гибрид или не выходит потомства вовсе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Благодаря открытию партеногенетического размножения у рептилий, Илья Сергеевич Даревский инициировал развитие нового направления в области эволюционной биологии. Вместе с другими исследователями он долгие годы всесторонне изучал механизмы и последствия партеногенеза. Илье Сергеевичу посчастливилось принять участие в описании более десятка однополых видов ящериц из разных семейств и частей Света, позволивших ему высказать актуальные гипотезы, благодаря которым однополые ящерицы и сейчас остаются одним из самых захватывающих объектов биологических исследований. Некоторые из поставленных им задач удалось разрешить за последние полтора десятилетия благодаря стремительно развивающимся методам генетики и клеточной биологии, однако на ряд вопросов нам еще только предстоит ответить в будущем:

От чего зависит появление партеногенеза в природе и почему однополые виды возникают в одних филогенетических линиях, а в других – нет?

Почему в одних группах партеногенез способствует повышению пloidности при скрещивании с обеополыми видами, а в других все ограничивается диплоидными однополыми видами?

Могут ли однополые рептилии или их гибридные потомки переходить к половому размножению?

Существует ли поток генов между однополыми линиями и родительскими видами и есть ли возможность у партеногенетических видов избежать мутационного груза и влияния эффекта храповика Мёллера?

Каким образом партеногенетические виды существуют с близкими обеополыми видами и насколько сильна конкуренция между ними?

Можно ли предсказать возможность существования партеногенетических видов в регионе, основываясь на знаниях об экологии, истории и биологическом разнообразии видов?

Как давно возникли клональные линии в разных семействах рептилий?

Каковы особенности механизма восстановления пloidности и каковы молекулярные механизмы развития яйцеклеток у однополых самок без оплодотворения?

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ 22-14-00227.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе были использованы данные из источников, приведенных в разделе “Список литературы”.

КОНФЛИКТЫ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликтов интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л.*, 1969. Экспериментальная полипloidия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полипloidии у бисексуальных животных // Генетика. Т. 5. № 7. С. 129–149.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.*, 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Прогресс. 414 с.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С.*, 1980. Сетчатое (гибридо-генное) видеообразование у позвоночных // Журнал Общей Биологии. Т. 41. № 4. С. 485–506.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д.*, 1982. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Доклады АН СССР. Т. 266. № 1. С. 250–252.
- Галоян Э.А.*, 2010. Распределение партеногенетических скальных ящериц *Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis* в северной Армении и сравнение с бисексуальными видами // Зоологический журнал. Т. 89. № 4. С. 470–474.
- Галоян Э.А.*, 2013. Межвидовые и внутривидовые интерсексуальные взаимоотношения у скальных ящериц рода *Darevskia* // Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран. Зоологический институт РАН. СПб. С. 61–66.
- Гребельный С.Д.*, 2005. Много ли на свете клональных видов. Часть 1. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов // Журнал зоологии беспозвоночных. Т. 2. № 1. С. 79–102.
- Даниелян Ф.Д.*, 1970. Нарушения эмбрионального развития и появление уродств у скальных ящериц Армении // Зоологический журнал. Т. 49. № 7. С. 1064–1068.
- Даниелян Ф.Д.*, 1971. Сравнительное изучение численности и миграций партеногенетических и бисексуальных скальных ящериц в Армянской ССР // Зоологический журнал. Т. 10. Вып. 1. С. 145–147.

- Даниелян Ф.Д.*, 1987. Изучение смешанной популяции трех партеногенетических видов скальных ящериц (*Lacerta saxicola* complex) в Армении // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 158. С. 77–83.
- Даниелян Ф.Д., Аракелян М.С., Спангенберг В.Е.*, 2018. Изучение гибридных триплоидных самцов скальных ящериц рода *Darevskia* в симпатрической популяции Армении // Биологический журнал Армении. Т. 2. № 70. С. 64–71.
- Даревский И.С.*, 1957. Систематика и экология скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann, распространенных в Армении // Зоологический сборник Академии наук Армянской ССР. Т. 10. С. 27–58.
- Даревский И.С.*, 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann), распространенных в Армении // Доклады АН СССР. Т. 122. № 4. С. 730–732.
- Даревский И.С.*, 1962. О происхождении и биологической роли естественного партеногенеза в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Evermann) // Зоологический журнал. Т. 18. № 3. С. 397–408.
- Даревский И.С., Куликова В.Н.*, 1962. Систематические признаки и некоторые особенности оогенеза гибридов между обоеполой и партеногенетической формами скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann // Цитология. № 42. С. 160–170.
- Даревский И.С.*, 1967. Скальные ящерицы Кавказа: Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*. Зоологический институт. Ленинград: Наука. Ленингр. отд. 214 с.
- Даревский И.С., Даниелян Ф.Д.*, 1969. Диплоидные и триплоидные особи в потомстве партеногенетических самок скальной ящерицы, естественно спаривавшихся с самцами близких бисексуальных видов // Доклады АН СССР. Т. 184. № 3. С. 727–730.
- Даревский И.С., Аззелл Т.М.*, 1973. Биохимические доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов скальных ящериц рода *Lacerta*. В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1972 года, 12–14 марта 1973 г. Тезисы докладов. Ленинград: Наука, Ленинградское отделение. С. 8–9.
- Даревский И.С., Аззелл Т.М., Куприянова Л.А., Даниелян Ф.Д.*, 1973. Гибридные триплоидные самцы в симпатрических популяциях партеногенетических и обоеполых видов скальных ящериц рода *Lacerta* L. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. № 781. С. 48–58.
- Даревский И.С., Куприянова Л.А., Бакрадзе М.А.*, 1977. Остаточная бисексуальность у партеногенетических видов скальных ящериц // Журнал общей биологии. Т. 38. № 5. С. 772–780.
- Даревский И.С., Гречко В.В., Куприянова Л.А.*, 2000. Ящерицы, размножающиеся без самцов // Природа. № 9. С. 131–133.
- Куприянова Л.А., Сафонова Л.Д., Сычева В.Б., Даниелян Ф.Д., Петросян В.Г.*, 2021. Оogenез (профаза I мейоза) и митотические хромосомы партеногенетического вида *Darevskia armeniaca* (Семейство Lacertidae) // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 141–148.
- Осипов Ф.А., Бобров В.В., Дергунова Н.Н., Аракелян М.С., Петросян В.Г.*, 2023. Анализ ширины экологических ниш партеногенетических ящериц рода *Darevskia* (Lacertidae, Reptilia) с различными сценариями формирования клональных линий в популяциях // Современная герпетология. Т. 23. № 3/4. С. 108–112.
- Тагиров М.Т.*, 2013. Механизмы контроля и детерминации пола у птиц // Biotechnologia Acta. Т. 6. № 1. С. 62–72.
- Трофимов А.Г.*, 1981. Пространственная структура популяций некоторых партеногенетических и двуполых скальных ящериц Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. Киев. 170 с.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю.*, 2005. Использования пространства и социальные отношения у скальной ящерицы – *Lacerta saxicola* (Reptilia, Sauria) // Современная Герпетология. Т. 3/4. С. 99–110.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., Галоян Э.А.*, 2017. Социальные отношения между самцами и самками у скальной ящерицы (Lacertidae). 3. Конкуренция самок и её роль в формировании интерсексуальных дружественных взаимоотношений // Зоологический журнал. Т. 96. № 4. С. 439–448.
- Шилов А.И.*, 2003. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Abrahamyan M.R., Petrosyan R.K., Galoyan E.A., Danielyan F.D., Arakelyan M.S.*, 2014. Seasonal and daily activities of two syntopic parthenogenetic lizards of genus *Darevskia* // Chemistry and Biology. № 2. P. 39–42.
- Adams M., Foster R., Hutchinson M.N., Hutchinson R.G., Donnellan S.C.*, 2003. The Australian scincid lizard *Menettia greyii*: a new instance of widespread vertebrate parthenogenesis // Evolution. V. 57. № 11. P. 2619–2627.
- Alvarez G., Salas E.A.L., Harings N.M., Boykin K.G.*, 2017. Projections of future suitable bioclimatic conditions of parthenogenetic whiptails // Climate. V. 5. № 2. P. 34.
- Alves M., Coelho M., Collares-Pereira M.*, 2001. Evolution in action through hybridisation and polyploidy in an Iberian freshwater fish: a genetic review // Genetica. V. 111. P. 375–385.
- Arakelyan M., Harutyunyan T., Aghayan S.A., Carretero M.A.*, 2019. Infection of parthenogenetic lizards by blood parasites does not support the “Red Queen hypothesis” but reveals the costs of sex // Zoology (Jena). № 136. P. 125709.

- Arakelyan M., Spangenberg V., Petrosyan V., Ryskov A., Kolumets O., Galoyan E.*, 2023. Evolution of parthenogenetic reproduction in Caucasian rock lizards: A review // Current Zoology. V. 69, Issue 2. P. 128–135.
- Arribas O.J.*, 1999. Phylogeny and relationships of the mountain lizards of Europe and Near East (*Archaeolacerta* Mertens, 1921, *Sensu Lato*) and their relationships among the Eurasian lacertid radiation // Russian Journal of Herpetology. V. 6. № 1. P. 1–22.
- Avila L.J., Martori R.A.*, 1991. A unisexual species of *Teius* Merrem 1820 (Sauria Teiidae) from central Argentina // Tropical Zoology. V. 4. № 2. P. 193–201.
- Avise J.C.*, 2008. Clonality: The Genetics, Ecology, and Evolution of Sexual Abstinence in Vertebrate Animals. N.Y.: Oxford University Press. 250 p.
- Baker H.G.*, 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants // Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology. V. 24. P. 177–191.
- Barateli N., Gabelaia M., Iankoshvili G., Tarkhnishvili D.*, 2024. Head shape divergence between parthenogenetic and their paternal bisexual rock lizards in sympatry // Zoologischer Anzeiger. V. 311. P. 62–68.
- Barley A.J., Nieto-Montes de Oca A., Reeder T.W., Manríquez-Morán N.L., Arenas Monroy J.C., Hernández-Gallegos O., Thomson R.C.*, 2019. Complex patterns of hybridization and introgression across evolutionary timescales in Mexican whiptail lizards (*Aspidoscelis*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 132. P. 284–295.
- Barley A.J., Reeder T.W., Nieto-Montes de Oca A., Cole C.J., Thomson R.C.*, 2021. A new diploid parthenogenetic whiptail lizard from Sonora, Mexico, is the “Missing link” in the evolutionary transition to polyploidy // American Naturalist. V. 198. № 2. P. 295–309.
- Barley A.J., Nieto-Montes de Oca A., Manríquez-Morán N.L., Thomson R.C.*, 2022. The evolutionary network of whiptail lizards reveals predictable outcomes of hybridization // Science. V. 377. № 6607. P. 773–777.
- Barley A.J., Cordes J.E., Walker J.M., Thomson R.C.*, 2022a. Genetic diversity and the origins of parthenogenesis in the teiid lizard *Aspidoscelis laredensis* // Molecular Ecology. V. 31 № 1. P. 266–278.
- Bezy R.L.*, 1972. Karyotypic variation and evolution of the lizards in the family Xantusiidae // Contributions in Science. V. 227. P. 1–29.
- Billy A.J.*, 1990. Why do parthenogenetic lizards hybridize with sympatric bisexual relatives? // Evolutionary Theory. V. 9. P. 225–238.
- Bogart J.P., Bi K., Fu J., Noble D.W., Niedzwiecki J.*, 2007. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes // Genome. V. 50. № 2. P. 119–136.
- Bohme W.*, 1982. Über Schmetterlingsagamen, *Leioplepis b. belliana* (Gray 1827) der Malayischen Halbinsel und ihre parthenogenetischen Linien (Sauria: Uromastycidae) // Zoologische Jahrbücher. V. 109 (2). P. 157–169.
- Bracken M.F.*, 1978. The relation of rank to physiological state in *Cnemidophorus sexlineatus* dominate hierarchy // Herpetologica V. 34. № 2. P. 185–191.
- Brunes T.O., da Silva A.J., Marques-Souza S., Rodrigues M.T., Pellegrino K.C.M.*, 2019. Not always young: The first vertebrate ancient origin of true parthenogenesis found in an Amazon leaf litter lizard with evidence of mitochondrial haplotypes surfing on the wave of a range expansion // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 135. P. 105–122.
- Cacciali P., Morando M., Köhler G., Avila L.*, 2016. On the distribution of the genus *Teius* Merrem, 1820 (Reptilia: Squamata: Teiidae) // Zootaxa. V. 4136. № 3. P. 491–514.
- Capula M.*, 1993. Natural hybridization in *Podarcis sicula* and *P. wagleriana* (Reptilia: Lacertidae) // Biochemical Systematics and Ecology. V. 21. P. 373–380.
- Capula M.*, 2002. Genetic evidence of natural hybridization between *Podarcis sicula* and *Podarcis tiliguerta* (Reptilia: Lacertidae) // Amphibia-Reptilia. V. 23. P. 313–321.
- Carvalho N.D.M., Arias F.J., da Silva F.A., Schneider C.H., Gross M.C.*, 2015. Cytogenetic analyses of five amazon lizard species of the subfamilies Teiinae and Tupinambinae and review of karyotyped diversity the family Teiidae // Comparative Cytogenetics. V. 9. № 4. P. 625–644.
- Cole C.J.*, 1979. Chromosome inheritance in parthenogenetic lizards and evolution of allopolyploidy in reptiles // Journal of Heredity. V. 70. P. 95–102.
- Cole C.J., Dessauer H.C., Barrowclough G.F.*, 1988. Hybrid origin of a unisexual species of whiptail lizard, *Cnemidophorus neomexicanus*, in western North America: New evidence and a review // American Museum Novitates. V. 2905. P. 1–38.
- Cole C.J., Dessauer H.C., Markezich A.L.*, 1993. Missing link found: The second ancestor of *Gymnophthalmus underwoodi* (Squamata: Teiidae), a South American unisexual lizard of hybrid origin // American Museum Novitates. V. 3055. P. 1–13.
- Cole C.J., Dessauer H.C.*, 1993. Unisexual and bisexual whiptail lizards of the *Cnemidophorus lemniscatus* complex (Squamata: Teiidae) of the Guiana Region, South America, with descriptions of new species // American Museum Novitates. V. 3081. P. 1–30.
- Cole C.J., Dessauer H.C.*, 1995. Unisexual lizards (genus *Cnemidophorus*) of the Madrean Archipelago. In L.F. DeBano, P.F. Pfolliott, A. Ortego-Rubio, G.J. Gottfried, R.H. Hamre, and C.B. Edminster (technical coordinators), Biodiversity and management of the Madrean Archipelago: the sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico: 267–273. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment

- Station, Ft. Collins, CO, General Technical Report RM-GTR-264.
- Cole C.J., Hardy L.M., Dessauer H.C., Taylor H.L., Townsend C.R.*, 2010. Laboratory hybridization among North American whiptail lizards, including *Aspidoscelis inornata arizonae* × *A. tigris marmorata* (Squamata: Teiidae), ancestors of unisexual clones in nature // American Museum Novitates. V. 3698. P. 1–44.
- Cole C.J., Taylor H.L., Baumann D.P., Baumann P.*, 2014. “Neaves’ whiptail lizard: The first known tetraploid parthenogenetic tetraploid (Reptilia: Squamata: Teiidae) // Breviora. V. 539. № 1. 1–20.
- Cole C.J., Taylor H.L., Neaves W.B., Baumann D.P., Newton A., et al.*, 2017. The second known tetraploid species of parthenogenetic tetraploid (Reptilia: Squamata: Teiidae): Description, reproduction, comparisons with ancestral taxa, and origins of multiple clones // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. V. 161. № 8. P. 285–321.
- Cole C.J., Cordes J.E., Walker J.M.*, 2019. Karyotypes of the North American parthenogenetic whiptail lizard *Aspidoscelis velox*, and return of *Aspidoscelis innotatus* to the synonymy of *A. velox* (Reptilia: Squamata: Teiidae) // American Museum Novitates. V. 3936. P. 1–8.
- Cole C.J., Dessauer H.C., Paulissen M.A., Walker J.M.*, 2020. Hybridization between whiptail lizards in Texas: *Aspidoscelis laredoensis* and *A. gularis*, with notes on reproduction of a hybrid // American Museum Novitates. V. 3947. P. 1–13.
- Cole C.J., Baumann D.P., Taylor H.L., Bobon N., Ho D.V., et al.*, 2023. Reticulate phylogeny: A new tetraploid parthenogenetic whiptail lizard derived from hybridization among four bisexual ancestral species of *Aspidoscelis* (Reptilia: Squamata: Teiidae) // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. V. 163. № 7. P. 247–275.
- Cosentino B.J., Schooley R.L., Bestelmeyer B.T., et al.*, 2019. Does habitat disturbance promote geographical parthenogenesis in whiptail lizards? // Evolutionary Ecology. V. 33. P. 839–853.
- Crews D., Young L.J.*, 1991. Pseudocopulation in nature in a unisexual whiptail lizard // Animal Behaviour. V. 42. № 3. P. 512–514.
- Cristián A.S., Baldo D., Juárez R.A., Espinoza R.E.*, 2016. The first parthenogenetic pleurodont iguanian: A new all-female *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from Western Argentina // Copeia. V. 104. № 2. P. 487–497.
- Cuellar O.*, 1971. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* // Journal of Morphology. V. 133. № 2. P. 139–165.
- Cuellar O., Kluge A.G.*, 1972. Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris* // Journal of Genetics. V. 61. P. 14–26.
- Cuellar O., McKinney C.O.*, 1976. Natural hybridization between parthenogenetic and bisexual lizards: detection of uniparental source of skin grafting // Journal of Experimental Zoology. V. 196. № 3. P. 341–350.
- Cuellar O.*, 1979. On the ecology of coexistence in parthenogenetic and bisexual lizards of the genus *Cnemidophorus* // American Zoologist. V. 19. № 3. P. 773–786.
- Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I.*, 2008. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia // Amphibia-Reptilia. V. 29. P. 487–504.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Bakradze M.A.*, 1978. Occasional males and intersexes in parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (genus *Lacerta*) // Copeia. V. 2. P. 201–207.
- Darevskii I.S., Kupriyanova L.A.*, 1982. Rare males in parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely // Verh. Hung. V. 21. P. 69–75.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Roshchin V.V.*, 1984. A new all-female triploid species of gecko and karyological data on the bisexual *Hemidactylus frenatus* from Vietnam // Journal of Herpetology. V. 18. № 3. P. 277.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Uzell T.*, 1985. Parthenogenesis in reptiles. In: Dawley R.M., Bogart J.P., eds. Evolution and ecology of unisexual vertebrates. New York: The New York State Museum. V. 466. P. 411–526.
- 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. V. 6. № 1–2. P. 3–20.
- Dawley R.M., Bogart J.C.*, 1989. Evolution and ecology of unisexual vertebrates, New York: New York State Museum. № 466. 302 p.
- Dedukh D., Majtánová Z., Marta A., Pšenička M., Kotusz J., et al.*, 2020. Parthenogenesis as a solution to hybrid sterility: The mechanistic basis of meiotic distortions in clonal and sterile hybrids // Genetics. V. 215. № 4. P. 975–987.
- Dedukh D., Altmanová M., Klíma J., Kratochvíl L.*, 2022. Premeiotic endoreplication is essential for obligate parthenogenesis in geckos // Development. V. 149. № 7. P. dev200345.
- Dedukh D., Marta A., Myung R.Y., et al.*, 2024. A cyclical switch of gametogenic pathways in hybrids depends on the ploidy level // Communication Biology. V. 7. P. 424.
- Dedukh D., Altmanová M., Petrosyan R., Arakelyan M., Galoyan E., Kratochvíl L.*, 2024a. Premeiotic endoreplication is the mechanism of obligate parthenogenesis in rock lizards of the genus *Darevskia* // Biology Letters. V. 20. № 9. P. 20240182.
- Dessauer H.C., Cole C.J.*, 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. In: Dawley R.M., and Bogart J.P., eds. Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates. New York: The New York State Museum. V. 466. P. 49–71.

- Deso G., Probst J.-M., Dubos N.*, 2020. The widespread Indo-Pacific slender gecko *Hemiphyllodactylus typus*: a single species across the Oceans? // Bulletin Phaethon. V. 51. P. 38–41.
- Dukić M., Berner D., Haag C.R., Ebert D.*, 2019. How clonal are clones? A quest for loss of heterozygosity during asexual reproduction in *Daphnia magna* // Journal of Evolutionary Biology. V. 32. № 6. P. 619–628.
- Erdolu M., Şahin M.K., Somel M., Yanchukov A.*, 2023. Single hybrid population but multiple parental individuals at the origin of parthenogenetic rock lizards *Darevskia sapphirina* and *D. bendimahiensis* Schmidtler, & Eiselt Darevsky (1994) endemic to the area of Lake Van in East Turkey // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 189. P. 107925.
- Espeche B.A., Brigada A.M., Rivera P.C.*, 2023. Morphometric variability in lizards of the genus *Teius*: A comparative study of species with different reproductive modes // Journal of Herpetology. V. 57. № 2. P. 238–245.
- Freitas S., Rocha S., Campos J.C., Ahmadzadeh F., Corti C., et al.*, 2016. Parthenogenesis through the Ice Ages: A biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 102. P. 117–127.
- Freitas S., Westram A.M., Schwander T., Arakelyan M., Ilgaz Ç., et al.*, 2022. Parthenogenesis in *Darevskia* lizards: A rare outcome of common hybridization, not a common outcome of rare hybridization // Evolution. V. 76. № 5. P. 899–914.
- Freitas S., Parker D.J., Labédan M., Dumas Z., Schwander T.*, 2023. Evidence for cryptic sex in parthenogenetic stick insects of the genus *Timema* // Proceedings of Biological Sciences. V. 290. P. 20230404.
- Fu J., McCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S.*, 2000. Clonal variation in the Caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin // Amphibia-Reptilia. V. 21. P. 83–89.
- Fujita M.K., Moritz C.*, 2009. Origin and evolution of parthenogenetic genomes in lizards: current state and future directions // Cytogenetic and Genome Research. V. 127. № 2–4. P. 261–272.
- Fujita M.K., Singhal S., Brunes T.O., Maldonado J.A.*, 2020. Evolutionary dynamics and consequences of parthenogenesis in vertebrates // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 51. P. 191–214.
- Fyon F., Berbel-Filho W.M., Schlupp I., Wild G., Úbeda F.*, 2023. Why do hybrids turn down sex? // Evolution. V. 77. № 10. P. 2186–2199.
- Gabelaia M., Adriaens D., Tarkhnishvili D.*, 2017. Phylogenetic signals in scale shape in Caucasian rock lizards (*Darevskia* species) // Zoologisher Anzeiger. V. 268. P. 32–40.
- Galoyan E.A.*, 2013. Joint space use in a parthenogenetic Armenian rock lizard (*Darevskia armeniaca*) suggests weak competition among monoclonal females // Journal of Herpetology. V. 47. № 1. P. 97–104.
- Galoyan E., Bolshakova A., Abrahamyan M., Petrosyan R., Komarova V., et al.*, 2019. Natural history of Valentin's rock lizard (*Darevskia valentini*) in Armenia // Zoological Research. V. 40. № 4. P. 277–292.
- Galoyan E.A., Tsellarius E.Y., Arakelyan M.S.*, 2019a. Friend-or-foe? Behavioural evidence suggests inter-specific discrimination leading to low probability of hybridization in two coexisting rock lizard species (Lacertidae, *Darevskia*). Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 73. P. 46.
- Galoyan E., Moskalenko V., Gabelaia M., Tarkhnishvili D., Spangenverg V.E., Chamkina A., Arakelyan M.*, 2020. Syntopy of two species of rock lizards (*Darevskia raddei* and *Darevskia portschinskii*) may not lead to hybridization between them // Zoologisher Anzeiger. V. 288. P. 43–52.
- Galoyan E.A., Sopilko N.G., Kovalyeva A.V., Nikolaev O.D., Iryshkov E.S., et al.*, 2024. Love bites: Males of lizards prefer to mate with conspecifics, but do not disdain parthenogens // Biological Journal of the Linnean Society. blae057.
- Galoyan E.A., Nazarov R.A., Altmanová M., Matveevsky S., Kropachev I. et al.* Natural repeated backcrosses lead to triploidy and tetraploidy in parthenogenetic butterfly lizards (*Leiolepis*: Agamidae) // Scientific Reports. In print.
- Girnyk A.E., Vergun A.A., Semenova S.K., Guljaev A.S., Arakelyan M.S., Danielyan F.D., et al.*, 2018. Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* // BMC Genomics. V. 19. № 1. P. 979.
- Good D.A., Wright J.W.*, 1984. Allozymes and the hybrid origin of the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus ex-sanguis* // Experientia. V. 40. P. 1012–1014.
- Gopinathan L., Szmyd R., Low D., Diril M.K., Chang H.Y., Coppola V., Liu K., et al.*, 2017. Emi2 is essential for mouse spermatogenesis // Cell Reproduction. V. 20. № 3. P. 697–708.
- Grant V.*, 1971. Plant Speciation. 1st edition. New York: Columbia University Press. 435 p.
- Greenwald K.R., Robert D., Denton R.D., Gibbs L.H.*, 2016. Niche partitioning among sexual and unisexual *Ambystoma salamanders* // Ecosphere. V. 7. № 11. e01579.
- Grismer J.L., Grismer L.L.*, 2010. Who's your mommy? Identifying maternal ancestors of asexual species of *Leiolepis* Cuvier, 1829 and the description of a new endemic species of asexual *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Southern Vietnam // Zootaxa. V. 2433. P. 47–61.
- Grismer J.L., Bauer A.M., Grismer L.L., Thirakhupt K., Aowphol A., Oaks J.R., et al.*, 2014. Multiple origins of parthenogenesis, and a revised species phylogeny for the Southeast Asian butterfly lizards, *Leiolepis* // Biological Journal of the Linnean Society. V. 113. № 4. P. 1080–1093.

- Hall W.P., 1970. Three probable cases of parthenogenesis in lizards (Agamidae, Chameleonidae, Gekkonidae) // *Experientia*. V. 26. № 11. P. 1271–1273.
- Hernando A.B., 1994. Cariotipo y región organizadora del núcleo en *Teius teyou* (Daudin, 1802) (Squamata: teiidae) // *Cuadernos de Herpetología*. V. 8. № 1. P. 87–89.
- Ho D.V., Tormey D., Odell A., Newton A.A., Schnittker R.R., Baumann D.P., et al., 2024. Post-meiotic mechanism of facultative parthenogenesis in gonochoristic whiptail lizard species // *Elife*. V. 7. № 13. P. e97035.
- Itono M., Morishima K., Fujimoto T., Bando E., Yamaha E., Arai K., 2006. Premeiotic endomitosis produces diploid eggs in the natural clone loach, *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) // *Journal of Experimental Zoology and Comparative Experimental Biology*. V. 305. № 6. P. 513–523.
- Janko K., Bohlen J., Lamatsch D., Flajšhans M., Eppen J.T., Ráb P., et al., 2007. The gynogenetic reproduction of diploid and triploid hybrid spined loaches (*Cobitis*: Teleostei), and their ability to establish successful clonal lineages – on the evolution of polyploidy in asexual vertebrates // *Genetica*. V. 131. P. 185–194.
- Janko K., Pačes J., Wilkinson-Herbots H., Costa R.J., Roslein J., Drozd P., et al., 2018. Hybrid asexuality as a primary postzygotic barrier between nascent species: On the interconnection between asexuality, hybridization and speciation // *Molecular Ecology*. V. 27. № 1. P. 248–263.
- Jia J.L., Han Y.H., Kim H.C., Ahn M., Kwon J.W., Luo Y., et al., 2015. Structural basis for recognition of Emi2 by Polo-like kinase 1 and development of peptidomimetics blocking oocyte maturation and fertilization // *Scientific Reports*. V. 3. № 5. P. 14626.
- Karin B.R., Oliver P.M., Stubbs A.L., Arifin U., Iskandar D.T., Arida E., et al., 2021. Who's your daddy? On the identity and distribution of the paternal hybrid ancestor of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris* (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) // *Zootaxa*. V. 4999. № 1. P. 87–100.
- Kearney M., Moussalli A., Strasburg J., Lindenmayer D., Moritz C., 2003. Geographic parthenogenesis in the Australian arid zone: I. A climatic analysis of the *Heteronotia binoei* complex (Gekkonidae) // *Evolutionary Ecology Research*. V. 5. № 7. P. 953–976.
- Kearney M., Shine R., 2004. Morphological and physiological correlates of hybrid parthenogenesis // *American Naturalist*. V. 164. № 6. P. 803–813.
- Kearney M., 2005. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 20. № 9. P. 495–502.
- Kearney M., Fujita M.K., Ridenour J., 2009. Lost sex in reptiles: Constraints and correlations. In *I. Schön, K. Martens, P. van Dijk* Eds. *Lost sex: The evolutionary biology of parthenogenesis*. New York: Springer Scientific. P. 447–474.
- Kočí J., Röslein J., Pačes J., Kotusz J., Halačka K., Koščo J., et al., 2020. No evidence for accumulation of deleterious mutations and fitness degradation in clonal fish hybrids: Abandoning sex without regrets // *Molecular Ecology*. V. 29. № 16. P. 3038–3055.
- Korchagin V.I., Badaeva T.N., Tokarskaya O.N., Martirosyan I.A., Darevsky I.S., Ryskov A.P., 2007. Molecular characterization of allelic variants of (GATA)n microsatellite loci in parthenogenetic lizards *Darevskia unisexualis* (Lacertidae) // *Gene*. V. 392. № 1–2. P. 126–133.
- Krebs C.J., 1978. *Ecology. The experimental analyses of distribution and abundance/ Second edition*. New York: Harper and Row Publishers. 653 p.
- Krebs C.J., 2002. Beyond population regulation and limitation // *Wildlife Research*. V. 29. P. 1–10.
- Kropachev I., Tarkhnishvili D., Murtskhvaladze M., Galoyan E., 2023. Living apart together: Morphological, spatial, and genetic differentiation of three sympatric rock lizard species (Lacertidae: *Darevskia*) of the Caucasus // *Zoologischer Anzeiger*. V. 303. P. 71–79.
- Kupriyanova L., 1994. Structure, localization and stability of chromosome in karyotype evolution in lizards of the Lacertidae family // *Russian Journal of Herpetology*. V. 1. P. 1–12.
- Kuroda M., Fujimoto T., Murakami M., Yamaha E., Arai K., 2018. Clonal reproduction assured by sister chromosome pairing in dojo loach, a teleost fish // *Chromosome Research*. V. 26. P. 243–253.
- Laguna M.M., Rodrigues M.T., dos Santos R.M.L., Yonenaga-Yassuda Y., Ávila-Pires T.C.S., et al., 2010. Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the bisexual *Leposoma ferrei* from the Lower Rio Negro, Amazonian Brazil // *Journal of Herpetology*. V. 44. № 1. P. 153–157.
- Lamborot M., Vasquez M., 1998. A triploid lizard (*Liolemus gravenhorsti*) from Chile // *Journal of Herpetology*. V. 32. P. 617–620.
- Lampert K.P., 2009. Facultative parthenogenesis in vertebrates: reproductive error or chance? // *Sexual Development*. V. 2. № 6. P. 290–301.
- Leuck B.E., 1985. Comparative social behavior of bisexual and unisexual whiptail lizards (*Cnemidophorus*) // *Journal of Herpetology*. V. 19. № 4. P. 492–506.
- Lotsy J.P., 1925. Species or linneon // *Genetica*. V. 7. P. 487–506.
- Lowe C.H., Wright J.W., 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus*, whiptail lizards, in western North America // *Journal of Arizona Academy of Science*. V. 4. P. 81–87.
- Lowe C.J., Wright J.W., Cole C.J., Bezy R.L., 1970. Natural hybridization between the Teiid lizards *Cnemidophorus sonorae* (parthenogenetic) and *Cnemidophorus tigris* (bisexual) // *Systematic Biology*. V. 19. № 2. P. 114–127.

- Lutes A.A., Neaves W.B., Baumann D.P., Wiegraebe W., Baumann P., 2010. Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards // Nature. V. 464. № 7286. P. 283–286.
- Lutes A.A., Baumann D.P., Neaves W.B., Baumann P., 2011. Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 108. № 24. P. 9910–9915.
- Lynch M., Bürger R., Butcher D., Gabriel W., 1993. The mutational meltdown in asexual populations // Journal of Heredity. V. 84. P. 339–344.
- Macgregor H.C., Uzzell T.M., 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* // Science. V. 143. P. 1043–1045.
- MacCulloch R.D., Upton D.E., Murphy R.W., 1996. Trends in nuclear DNA content among amphibians and reptiles // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. V. 113. № 3. P. 601–605.
- Malysheva D.N., Tokarskaya O.N., Petrosyan V.G., Danielyan F.D., Darevsky I.S., Ryskov A.P., 2007. Genomic variation in parthenogenetic lizard *Darevskia armeniaca*: evidence from DNA fingerprinting data // Journal of Heredity. V. 98. № 2. P. 173–178.
- Mandegar M.A., Otto S.P., 2007. Mitotic recombination counteracts the benefits of genetic segregation // Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences. V. 274. P. 1301–1307.
- Manríquez Morán N.L., Villagrán Santa Cruz M., Méndez de la Cruz F.R., 2000. Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela* // Journal of Herpetology. V. 34. P. 634–637.
- Manríquez Morán N.L., Norma L., Méndez de la Cruz F.R., 2012. Origin and clonal diversity of the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis rodecki* (Squamata: Teiidae): chromosomal evidence // Phylomedusa. V. 11 № 1. P. 29–36.
- Marta A., Tichopád T., Bartoš O., Klíma J., Shah M.A., Bohlen V.Š., et al., 2023. Genetic and karyotype divergence between parents affect clonality and sterility in hybrids // Elife. V. 6. № 12. P. RP88366.
- Matsubara K., Kumazawa Y., Ota H., Nishida C., Matsuda Y., 2019. Karyotype analysis of four blind snake species (Reptilia: Squamata: Scolecophidia) and karyotypic changes in serpentes // Cytogenet. Genome Res. V. 157. № 1–2. P. 98–106.
- Maynard Smith J., 1978. The Evolution of Sex. Cambridge: Cambridge University Press.
- McMahan C.D., Zug G.R., 2007. Burmese *Hemidactylus* (Reptilia, Squamata, Gekkonidae): geographic variation in the morphology of *Hemidactylus bowringii* in Myanmar and Yunnan // Proceedings of the California Academy of Sciences. V. 58. № 24. P. 485–509.
- Moreira M.O., Fonseca C., Rojas D., 2021. Parthenogenesis is self-destructive for scaled reptiles // Biological Letters. V. 17. № 5. P. 20210006.
- Moritz C., 1983. Parthenogenesis in the endemic Australian lizard *Heteronotia binoei* (Gekkonidae) // Science. V. 220. P. 735–737.
- Moritz C., 1984. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae) // Chromosoma. V. 89. P. 151–162.
- Moritz C., 1987. Parthenogenesis in the tropical gekkonid lizard, *Nactus arnouxii* (Sauria: gekkonidae) // Evolution. V. 41. № 6. P. 1252.
- Moritz C.C., Wright J.W., Brown W.M., 1989. Mitochondrial-DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). III. *C. velox* and *C. exsanguis* // Evolution. V. 43. № 5. P. 958–968.
- Moritz C., 1991. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): Evidence for recent and localized origins of widespread clones // Genetics. V. 129. № 1. P. 211–219.
- Moritz C., McCallum H., Donnellan S., Roberts J., 1991. Parasite loads in parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia binoei*): Support for the Red Queen hypothesis // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 244. P. 145–149.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I.S., et al., 1992. The material ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // Genetica. V. 87. P. 53–62.
- Muller H.J., 1932. Some genetic aspects of sex // American Naturalist. V. 66. № 703. P. 118–138.
- Murphy R.W., Fu J., MacCulloch R.D., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 130. № 4. P. 527–549.
- Neaves W.B., Gerald P.S., 1968. Lactate dehydrogenase isozymes in parthenogenetic teiid lizards (*Cnemidophorus*) // Science. V. 160. P. 1004–1005.
- Neaves W.B., 1969. Adenosine deaminase phenotypes among sexual and parthenogenetic lizards in the genus *Cnemidophorus* (Teiidae) // Journal of Experimental Zoolology. V. 171. P. 175–184.
- Neaves W.B., Gerald P.S., 1969. Gene dosage at the lactate dehydrogenase b locus in triploid and diploid teiid lizards // Science. V. 164. № 3879. P. 557–559.
- Neaves W.B., 1971. Tetraploidy in a hybrid lizard of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae) // Breviora. V. 381. P. 1–25.
- Newton A.A., Schnittker R.R., Yu Z., Munday S.S., Baumann D.P., Neaves W.B., et al., 2016. Widespread failure to complete meiosis does not impair fecundity in parthenogenetic whiptail lizards // Development. V. 143. № 23. P. 4486–4494.
- Ohe M., Kawamura Y., Ueno H., Inoue D., Kanemori Y., Seeno C., et al., 2010. Emi2 inhibition of the anaphase-promoting complex/cyclosome absolutely requires

- Emi2 binding via the C-terminal RL tail // Molecular Biology of the Cell. V. 21. № 6. 905–913.
- Orr-Weaver T.L., 2015. When bigger is better: The role of polyploidy in organogenesis // Trends in Genetics. V. 31. P. 307–315.
- Osipov F.A., Vergun A.A., Arakelyan M.S., Petrosyan R.K., Dergunova N.N., et al., 2021. Genetic variability and the potential range of *Darevskia rostombekowi* in Transcaucasia // Biological Bulletin of the Russian Academy of Sciences. V. 48. P. 681–692.
- Ota H., Hikida T., Lue K.Y., 1989. Polyclony in a triploid gecko, *Hemidactylus stejnegeri*, from Taiwan, with notes on its bearing on the chromosomal diversity of the *H. garnotii-vietnamensis* complex (Sauria: Gekkonidae) // Genetica. V. 79. P. 183–189.
- Ota H., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Hikida T., Lue K.-Y., Chen S.-H., Hayashi T., 1993. Geographic variation in the parthenogenetic lizard, *Hemidactylus stejnegeri* Ota & Hikida 1989 (Gekkonidae Reptilia), with comments on recently discovered male phenotypes // Tropical Zoology. V. 6. № 1. P. 125–142.
- Ota H., Hikida T., Matsui M., Chan-Ard T., Nabhitabha J., 1996. Discovery of a diploid population of the *Hemidactylus garnotii-vietnamensis* complex (Reptilia: Gekkonidae) // Genetica. V. 97. P. 81–85.
- Parker E.D., Selander R.K. Jr., 1976. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tesselatus* // Genetics. V. 84. P. 791–805.
- Parker E.D., Walker J.M., Paulissen M.A., 1989. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. In: Dawley R.M., Bogart J.P., eds. Evolution and ecology of unisexual vertebrates. New York: The New York State Museum. V. 466. P. 72–86.
- Pennock L.A., 1965. Triploid in parthenogenetic species of the teiid lizard, genus *Cnemidophorus* // Science. V. 149. № 3683. P. 539–540.
- Peters G., 1971. Die intragenerischen Gruppen und die Phylogene der Schmetterlingsagamen (Agamidae: Leiolepis) // Zoologische Jahrbücher. V. 98. P. 130.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., et al., 2019. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling // Salamandra. V. 55. № 3. P. 173–190.
- Petrosyan V.G., Osipov F.A., Bobrov V.V., Dergunova N.N., Kropachev I.I., Danielyan F.D., 2020. New records and geographic distribution of the sympatric zones of unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia and adjacent territories // Biodiversity Data Journal. V. 8. P. e56030.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., et al., 2020a. Species distribution models and niche partitioning among unisexual *Darevskia dahli* and its parental bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) rock lizards in the Caucasus // Mathematics. V. 8. № 8. P. 1329.
- Pinho C., Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Harris D.J., Ferrand N., 2009. Genetic admixture between the Iberian endemic lizards *Podarcis bocagei* and *Podarcis carbonelli*: evidence for limited natural hybridization and a bimodal hybrid zone // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 47. P. 368–377.
- Radtkey R.R., Donnellan S.C., Fisher R.N., Moritz C., Hanley K.A., Case T.J., 1995. When species collide: the origin and spread of an asexual species of gecko // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 259. P. 145–152.
- Röll B., von Düring M.U.G., 2008. Sexual characteristics and spermatogenesis in males of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris* (Reptilia, Gekkonidae) // Zoology. V. 111. № 5. P. 385–400.
- Ross L., Normark B.B., 2015. Evolutionary problems in centrosome and centriole biology // Journal of Evolutionary Biology. V. 28. № 5. P. 995–1004.
- Rotelli M.D., Policastro R.A., Bolling A.M., Killion A.W., Weinberg A.J., et al., 2019. A Cyclin A–Myb–MuvB–Aurora B network regulates the choice between mitotic cycles and polyploid endoreplication cycles // PLoS Genetics. V. 15. P. e1008253.
- Saint Girons H., Ineich I., 1992. Histology of the reproductive tract of hybrids between gonochoristic males and parthenogenetic females of *Lepidodactylus lugubris* in French Polynesia (Reptilia, Gekkonidae) // Journal of Morphology. V. 212. № 1. P. 55–64.
- Schuett G.W., Fernandez P.J., Gergits W.F., Casna N.J., Chiszar D., et al., 1997. Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes // Herpetological Natural History. V. 5. № 1. P. 1–10.
- Shimizu Y., Shibata N., Sakaizumi M., Yamashita M., 2000. Production of diploid eggs through premeiotic endomitosis in the hybrid medaka between *Oryzias latipes* and *O. curvinotus* // Zoological Sciences. V. 17. P. 951–958.
- Sidharthan C., Roy P., Narayanan S., Karanth K.P., 2023. A widespread commensal loses its identity: Suggested taxonomic revision for *Indotyphlops braminus* (Scolecophidia: Typhlopidae) based on molecular data // Organisms Diversity & Evolution. V. 23. P. 169–183.
- Sinclair E.A., Pramuk J.B., Bezy R.L., Crandall K.A., Sites J.W., 2010. DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates // Evolution. V. 64. P. 1346–1357.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Matveevsky S., Petrosyan R., Bogdanov Y., et al., 2017. Reticulate evolution of the rock lizards: Meiotic chromosome dynamics and spermatogenesis in diploid and triploid males of the genus *Darevskia* // Genes. V. 24. № 8. P. 149.

- Spangenberg V., Arakelyan M., Cioffi M.d.B., Liehr T., et al.*, 2020. Cytogenetic mechanisms of unisexuality in rock lizards // *Scientific Reports*. V. 10. P. 8697.
- Spangenberg V., Kolomiets O., Stepanyan I., Galoyan E., de Bello Cioffi M., Martynova E., et al.*, 2020a. Evolution of the parthenogenetic rock lizard hybrid karyotype: Robertsonian translocation between two maternal chromosomes in *Darevskia rostombekowi* // *Chromosoma*. V. 129. № 3–4. P. 275–283.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Martirosyan I., Bogomazova A., Martynova E., et al.*, 2021. Meiotic synapsis of homeologous chromosomes and mismatch repair protein detection in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia unisexualis* // *Molecular Reproduction and Development*. V. 88. № 2. P. 119–127.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Simanovsky S., Khachaturyan E., Kolomiets O.*, 2024. Tendency towards clonality: Deviations of meiosis in parthenogenetic Caucasian rock lizards. Research Square. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3936576/v2> (препринт)
- Stamps J.A.*, 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. In: *Biology of the Reptilia*. V. 7. Academic Press. P. 265–334.
- Strasburg J.L., Kearney M., Moritz C., Templeton A.R.*, 2007. Combining phylogeography with distribution modeling: Multiple Pleistocene range expansions in a parthenogenetic gecko from the Australian arid zone // *PLoS ONE*. V. 2. № 8. e760.
- Stöck M., Dedukh D., Reifová R., Lamatsch D.K., Starostová Z., Janko K.*, 2021. Sex chromosomes in meiotic, hemiconal, clonal and polyploid hybrid vertebrates: along the ‘extended speciation continuum’ // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. V. 376. № 1832. P. 20200103.
- Tarkhnishvili D., Gavashelishvili A., Avaliani A., Murtskhvaladze M., Mumladze L.*, 2010. Unisexual rock lizard might be outcompeting its bisexual progenitors in the Caucasus // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 101. № 2. P. 447–460.
- Tarkhnishvili D., Murtskhvaladze D., Anderson C.L.*, 2017. Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 121. P. 365–378.
- Tarkhnishvili D., Yanchukov A., Şahin M.K., Gabelaia M., Murtskhvaladze M., Candan K. et al.*, 2020. Genotypic similarities among the parthenogenetic *Darevskia* rock lizards with different hybrid origins // *BMC Evolutionary Biology*. V. 20. P. 1–12.
- Taylor H.L., Cole C.J., Hardy L.M., Dessauer H.C., Townsend C.R., Walker J.M., Cordes J.E.*, 2001. Natural hybridization between the teiid lizards *Cnemidophorus tesselatus* (parthenogenetic) and *C. tigris marmoratus* (bisexual): Assessment of evolutionary alternatives // *American Museum Novitates*. V. 3345. P. 1–64.
- Taylor H.L., Walker J.M., Cole C.J., Dessauer H.C.*, 2015. Morphological divergence and genetic variation in the triploid parthenogenetic teiid lizard, *Aspidoscelis neotesselata* // *Journal of Herpetology*. V. 49. № 3. P. 491–501.
- Trifonov V.A., Paoletti A., Caputo B.V., Kalinina T., O'Brien P.C., Ferguson-Smith M.A., Giovannotti M.*, 2015. Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae) // *PLoS One*. V. 10. № 7. P. e0132380.
- Trivers R.L.*, 1972. Parental investment and sexual selection. In *B. Campbell* (Ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971*. Chicago: Aldine. P. 136–179.
- Uetz P., Freed P., Aguilar R., Hošek J.*, 2024. The Reptile Database [электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.reptile-database.org>. Дата обновления: 05.09.2024.
- Van Valen L.*, 1973. A new evolutionary law // *Evolutionary Theory*. V. 1. P. 1–30.
- Vasil'ev V.P., Akimova N.V., Emel'yanova N.G., Pavlov D.A., Vasil'eva E.D.*, 2003. Reproductive capacities in the polyploid males of spined loaches from the unisexual–bisexual complex, occurred in the Moscow River // *Folia Biologica (Krakow)*. V. 51. P. 67–73.
- Vergun A.A., Martirosyan I.A., Semyenova S.K., Omelchenko A.V., Petrosyan V.G., et al.*, 2014. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic Caucasian rock lizard *Darevskia dahli* // *PLoS ONE*. V. 9. № 3.
- Vergun A.A., Girnyk A.E., Korchagin V.I., Semyenova S.K., Arakelyan M.S., et al.*, 2020. Origin, clonal diversity, and evolution of the parthenogenetic lizard *Darevskia unisexualis* // *BMC Genomics*. V. 21. № 351.
- Volobouev V., Pasteur G., Ineich I., Dutrillaux B.*, 1993. Chromosomal evidence for a hybrid origin of diploid parthenogenetic females from the unisexual-bisexual *Lepidodactylus lugubris* complex (Reptilia, Gekkonidae) // *Cytogenetic and Genome Research*. V. 63. № 3. P. 194–199.
- Vrijenhoek R.C.*, 1989. Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates. In: *Dawley R.M., Bogart J.P.*, eds. *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York: The New York State Museum. V. 466. P. 24–31.
- Walker J.M., Abuhteba R.M., Cordes J.E.*, 1991. Morphological and experimental verification of hybridization between all-female *Cnemidophorus laredoensis* and gonochoristic *Cnemidophorus gularis* (Squamata: Teiidae) // *Herpetologica*. V. 47. P. 152–164.
- Wiley R.H.*, 1998. Sexual selection and mate choice. Tradeoffs for males and females // *Vertebrate mating systems* Proceedings of the 14th Course of the International School of Ethology World scientific, Singapore, New Jersey, London, Hong Kong. P. 9–45.

- Wogan G.O.U., Yuan M.L., Mahler D.L., Wang I.J., 2023*
Hybridization and transgressive evolution generate diversity in an adaptive radiation of *Anolis* lizards // Systematic Biology. V. 72. № 4. P. 874–884.
- Woolley S.C., Sakata J.T., Crews D., 2004.* Tracing the evolution of brain and behavior using two related species of whiptail lizards: *Cnemidophorus uniparens* and *Cnemidophorus inornatus* // Institute for Laboratory Animal Research (ILAR) Journal. V. 45. № 1. P. 46–53.
- Wright J.W., Lowe C.H., 1968.* Weeds, polyploids, parthenogenesis, and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus* // Copeia. V. 1. P. 128–138.
- Wright J.W., Lowe C.H., 1976.* Evolution of the allotriploid parthenospecies *Cnemidophorus tesselatus* (Say) // Mammalian Chromosome Newsletter. V. 8. P. 95–96.
- Wright J.W., 1993.* Evolution of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). In J.W. Wright & L.J. Vitt (eds). Biology of Whiptail Lizard. Journal Month: Journal Year. P. 27–82.
- Wynne-Edwards V., 1962.* Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh: Oliver & Boyd. 660 p.
- Yamaguchi M., Lucas J.S., 1984.* Natural parthenogenesis, larval and juvenile development, and geographical distribution of the coral reef asteroid *Ophidiaster granifer* // Marine Biology. V. 83. P. 33–42.
- Yanchukov A., Tarkhnishvili D., Erdolu M., Şahin M.K., Candan K., Murtskhvaladze M., et al., 2022.* Precise paternal ancestry of hybrid unisexual ZW lizards (genus *Darevskia*: Lacertidae: Squamata) revealed by Z-linked genomic markers // Biological Journal of the Linnean Society. V. 136. № 2. P. 293–305.
- Zug G., 2010.* Speciation and dispersal in a low diversity taxon: The slender geckos *Hemiphyllodactylus* (Reptilia, Gekkonidae) // Smithsonian Contributions to Zoology. V. 631. P. 1–70.

STUDIES ON THE UNISEXUAL REPTILES BY AND SINCE I. S. DAREVSKY

**E. A. Galoyan^{1, 2, *}, I. I. Kropachev^{1, 3}, V. G. Petrosyan¹, D. V. Dedukh⁴,
F. A. Osipov¹, M. S. Arakelyan⁵**

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

²*Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 125009 Russia*

³*Tula Exotarium, Tula, 300002 Russia*

⁴*Laboratory on Non-Mendelian Evolution, Institute of Animal Physiology and Genetics, Liběchov, 27721 Czech Republic*

⁵*Research Institute of Biology, Yerevan State University, 1 Aleka Manukyan St., Yerevan, 0025 Armenia*

**e-mail: saxicola@mail.ru*

Reproduction without males is common among various animal taxa, however, it is rarely encountered in vertebrates. The discovery of obligate parthenogenesis, which does not require the participation of males for reproduction, by Ilya Sergeevich Darevsky, has contributed significantly to the development of evolutionary biology. In the middle of the last century, I.S. Darevsky and his colleagues defined the main directions of research on this phenomenon, thanks to which unisexual species of rock and whiptail lizards, geckos and skinks became the focus of attention for biologists studying the fundamental questions of species evolution. The pioneers of parthenogenesis in vertebrates have made significant progress in these studies, however, methodological approaches that have emerged in recent years allow to answer the questions related to the origin and evolution of unisexual vertebrates. In this review, we present the achievements and results in each direction of research conducted by I.S. Darevsky and his colleagues. In addition, we outline new ideas and mention the latest discoveries in the field of research on unisexual reptile species made after I.S. Darevsky had passed. In the concluding part of the work, we outline a range of tasks that require solutions in the future.

Keywords: origin of parthenogenesis, reticulate evolution