

УДК 599.322.2; 574.38; К 576.316:598.1

## ГИБРИДОГЕННОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ОДНОПОЛЫХ ВИДОВ И ГИБРИДНЫХ ФОРМ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*: КРАТКИЙ ОБЗОР РАБОТ И.С. ДАРЕВСКОГО И СОВРЕМЕННЫХ ДАННЫХ

© 2024 г. Л. А. Куприянова\*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

\* e-mail: larissakup@zin.ru

Поступила в редакцию 01.09.2024 г.

После доработки 10.09.2024 г.

Принята к публикации 12.09.2024 г.

В обзоре кратко рассмотрены результаты многолетних комплексных исследований партеногенетических и обоеполых (родительских) видов ящериц преимущественно рода *Darevskia*. Обобщены данные аллозимного, цитогенетического и молекулярно-цитогенетического анализов, а также анализов митохондриальной и ядерной ДНК, в том числе из зоны симпатрии этих видов. Главным результатом является развитие и подтверждение концепции гибридогенного видообразования у позвоночных животных, которая выдвинута в 1980 г. и состоит в выяснении взаимосвязи таких явлений, как гибридизация, партеногенез (гино- и гибридогенез) и полиплоидия. Показаны филогенетические ограничения (избирательность) успешной гибридизации и значение видоспецифических характеристик генома и половых хромосом. Современные исследования позволили дать новую оценку генетического разнообразия возникших однополых видов, улучшили понимание эволюции гибридных геномов, их пластичности и модификации мейоза, подчеркнули значение стрессовых факторов в период возникновения однополых видов и определили дальнейшие направления изучения особенностей и закономерностей гибридогенного видообразования позвоночных животных.

**Ключевые слова:** видообразование, гибридизация, изменчивость, модификация мейоза, партеногенез

**DOI:** 10.31857/S0044513424120025, **EDN:** thcygk

Однополые виды среди беспозвоночных животных — хорошо известный факт. Обзоры, посвященные вопросам происхождения и значения партеногенеза в разных группах беспозвоночных, были опубликованы общепризнанными в этой области специалистами (Астауров, 1977; Suomalainen et al., 1987; White, Cotreras, 1982). Открытие И.С. Даревским нескольких однополых видов среди кавказских скальных ящериц в роде *Darevskia* Arribas 1999 (прежде — *Lacerta* Linnaeus 1758) поставило ряд серьезных общебиологических вопросов, связанных, в первую очередь, с происхождением видов, их эволюционной стабильностью, генетическим разнообразием, механизмами воспроизводства (Даревский, 1958; Darevsky, 1966). К настоящему моменту описано семь партеногенетических видов этого рода [примерно 15% описанных видов рода (www.lacerta.de)].

Данные аллозимного анализа партеногенетических и обоеполых видов рода *Darevskia* (Uzzell, Darevsky, 1975) и экспериментальные данные,

связанные с пересадкой кожи в этой группе ящериц (Даревский, Даниелян, 1979), подтвердили предположение И.С. Даревского (Даревский, 1958; Darevsky, 1966) о гибридном происхождении таких видов. Кариологический анализ трех партеногенетических видов этого рода показал их диплоидную природу ( $2n = 38$  А, А — акроцентрические) и отсутствие гетероморфных по морфологии пар хромосом (Куприянова, 1969); современные методы сравнительной молекулярной цитогенетики позволили визуализировать два родительских набора хромосом в гибридных геномах партеногенетических видов этого семейства (Spangenberg et al., 2020).

В 1968 г. среди ящериц Северной Америки рода *Aspidoscelis* Fitzinger 1843 (прежде — *Cnemidophorus* Wagner, 1830) сем. Teiidae были обнаружены новые однополые виды (Low, Write, 1968). Кариологический анализ открытых однополых видов обнаружил у них диплоидные и триплоидные кариотипы и гетероморфные по морфологии пары и “триплеты”

хромосом. Эти кариологические данные позволили авторам высказать предположение о том, что однополые виды этого семейства возникли путем гибридизации разных обоеполюх видов (Low, Write, 1968). Тем не менее Куеллер (Cuellar, 1971) придерживался другого мнения по поводу возникновения однополых видов, конкретно — гипотезы спонтанного происхождения, благодаря быстрому переходу к однополости размножению. После открытия однополых видов ящериц в семействах Lacertidae и Teiidae партеногенетические виды были обнаружены и в других семействах, всего 0.4% от общего числа видов ящериц (Fujita et al., 2020).

Оказалось, что большинство открытых партеногенетических видов также имеют диплоидную или триплоидную, иногда тетраплоидную природу и все — гибридное происхождение [за исключением двух видов, для которых пока нет полного подтверждения гибридной природы — *Lepidophyma flavimaculatum* A. Duméril, 1851, сем. Xantusiidae (Bezy, Sites, 1987) и *Leposoma percarinatum* (Méller, 1923), сем. Gymnophthalmidae (Pellegrino et al., 2003)]. К тому же, у первого вида обнаружен факультативный партеногенез, т.е. самка может репродуцироваться как сексуальным, так и асексуальным способом (Kratochvíl et al., 2020).

Стало очевидным, что возникновение однополости — сложный процесс, в большинстве случаев включающий два этапа — межвидовую гибридизацию и возвратное скрещивание (бекросс), приводящие к появлению полиплоидного потомства. Известно, что межвидовая гибридизация, как правило, приводит межвидовые гибриды к гибели или стерильности. Однако некоторые межвидовые гибриды, например зеленые лягушки *Pelophylax esculentus*, способны выживать и формировать фертильные гаметы благодаря изменениям своего гаметогенеза.

Способы восстановления числа хромосом в гаметогенезе однополых видов ящериц довольно ограничены и сначала наиболее детально были изучены у видов сем. Teiidae (Cuellar, 1971; Lutes et al., 2010; Newton et al., 2016). По мере проведения аллозимного и хромосомного анализов и накопления сведений об обнаруженных однополых видах ящериц (и практически одновременно — рыб и амфибий) была разработана концепция происхождения однополых и полиплоидных видов, получившая название гибридогенного (сетчатого, ретикулярного) видообразования (Боркин, Даревский, 1980; Васильев, 1985; Darevsky et al., 1985). Основные положения гипотезы состояли во взаимосвязи таких явлений, как гибридизация, партеногенез (гиногенез и гибридогенез) и полиплоидия, но многие характеристики генома и кариотипа однополых видов, в особенности механизмы сетчатой эволюции,

оставались долгое время и остаются до сих пор не выясненными.

В настоящем кратком обзоре, как и в обзоре 2014 г. (Куприянова, 2014), наибольшее внимание будет уделено открытому И.С. Даревским комплексу партеногенетических-обоеполюх скальных ящериц рода *Darevskia* с привлечением новых полученных данных.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА *DAREVSKIA*

В последнее десятилетие XX в. и в начале XXI в., помимо аллозимного и цитогенетического анализов обоеполюх и однополюх видов рода *Darevskia*, были проведены интенсивные исследования митохондриальной (мт) и ядерной (я) ДНК, а также использованы методы ДНК-фингерпринтинга, RAPD-PCR, микросателлитного генотипирования, иммуно-цитохимического и флуоресцентного окрашивания хромосом, элементов синаптомных комплексов (СК), флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) и др.

Предпринятые всесторонние исследования ящериц рода *Darevskia* позволили открыть некоторые закономерности, особенности возникновения и становления этих партеногенетических видов, уточнить уровень аллозимного полиморфизма и дать оценку изменчивости мтДНК и яДНК.

Партеногенетические виды ящериц рода *Darevskia* в филогенетическом плане являются молодыми (Darevsky 1966; Darevsky et al., 1985) и возникли на Кавказе в период четвертичных оледенений, резких изменений климата и географического распространения обоеполюх видов в последние 5–10 тыс. лет. Согласно данным мтДНК, возраст этих партеногенетических видов оценивали приблизительно в 5800 тыс. лет (Moritz et al., 1992). Современные молекулярные исследования генетической структуры их половых хромосом позволили предполагать более раннее возникновение этих гибридных партеногенетических видов — от 0.5 до 1 млн лет назад (Yanchukov et al., 2022).

Аллозимный анализ многих белковых локусов четко продемонстрировал, что однополые виды рода *Darevskia* характеризуются генетической однородностью, фиксированной гетерозиготностью, невысоким уровнем аллозимного полиморфизма и сходным между собой уровнем гетерозиготности. Изменения произошли в результате гибридизации нескольких (четырёх) обоеполюх видов: *D. raddei*, *D. mixta*, *D. valentini*, *D. portschinskii* (Uzzell, Darevsky, 1975; Darevsky et al., 1985; MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1996, 2000). Оказалось, что эти виды относятся к разным филогенетическим кладам

рода, именно к кладе "rudis" — *D. valentini* (Boettger, 1892) и *D. portschinskii* (Kessler, 1878), а также к кладе "caucasica" — *D. mixta* и *D. raddei*. Сейчас к родительским видам относят еще таксон *D. r. vanensis*, т.к. *D. raddei* рассматривают как комплекс (*D. r. nairensis*, *D. r. vanensis*) (Freitas et al., 2016); кроме того, уточнены две филогенетические линии *D. valentini*.

Новый этап в исследовании генетической изменчивости партеновидов *Darevskia* был связан с использованием более эффективных маркеров — анализом последовательностей мтДНК, анализом и клонированием микросателлитов содержащих локусов яДНК, анализом молекулярно-цитогенетических данных. У партеновидов *Darevskia* был показан невысокий уровень аллозимного полиморфизма и изменчивости мтДНК. При этом природа полиморфизма оставалась неясной. Было сделано предположение, что генетическое разнообразие клональных видов зависит от числа успешных актов межвидовой гибридизации, мутаций, а также возраста вида, ареала его распространения и экологических условий обитания (Moritz et al., 1992; MacCulloch et al., 1995; Куприянова, 1999; Vergun et al., 2014, 2020).

Анализ последовательностей мтДНК и мсДНК партеновидов и их двуполых родительских видов рода *Darevskia* позволил также уточнить материнский и отцовский таксоны: первые (*D. raddei* и *D. mixta*) принадлежат к кладе "caucasica", тогда как последние (*D. valentini* и *D. portschinskii*) всегда относятся к кладе "rudis" (Moritz et al., 1992; Fu et al., 1997; Freitas et al., 2019). Помимо этого, исходя из анализа локусов мсДНК, было предположено, что вид *D. armeniaca* мог появиться в результате возвратного скрещивания партеногенетического вида *D. dahli* и самца *D. valentini* (Tarkhnishvili et al., 2020).

Сравнительный цитогенетический анализ партеногенетических видов *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis* и четырех обоеполых родительских видов *D. mixta*, *D. raddei*, *D. valentini*, *D. portschinskii* показал, что виды характеризуются диплоидным кариотипом ( $2n = 38$ ) и самки партеногенетических видов имеют в кариотипе продвинутый тип половой хромосомы (тип w, микрохромосома), полученной ими от материнского вида (клада "caucasica") (Darevsky, Kupriyanova, 1982; Kupriyanova, 1989, 1990, 1992; Куприянова, 1997; Куприянова и др., 2021; Dedukh et al., 2024; Spangenberg et al., 2024). Полученные данные позволили высказать предположение, что одна из возможных причин ограничений возникновения партеногенетического размножения у кавказских ящериц может быть связана с системой половых хромосом (Kupriyanova, 1989; Куприянова, 1997; и 1999; Murphy et al., 2000; Куприянова, Даревский, 2008).

5. Цитогенетические сведения показали также хорошее совпадение с результатами изучения филогении рода, основанными на аллозимном анализе и анализе последовательностей митохондриального гена цитохрома b (MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1996, 2000). Эти данные также подчеркивали избирательность гибридизации, потому что виды только двух указанных клад участвовали в успешной гибридизации и в возникновении партеновидов рода (Murphy et al., 2000).

6. Аллозимный анализ продемонстрировал, что партеногенетические кавказские ящерицы имеют моно- и поликлональную генетическую структуру. Один из клонов, как правило, обладает широким ареалом и характеризуется наибольшей генетической вариабельностью.

7. Аллозимный анализ впервые показал существование нескольких редких генетических клонов в пределах трех партеногенетических видов (*D. armeniaca*, *D. dahli* и *D. unisexualis*) (MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1996; Fu et al., 1998) и новых аллелей, которые не были найдены ни у одного из родительских видов. Появление новых вариантов аллелей, "de novo", было объяснено авторами высокой генетической изменчивостью гибридных партеногенетических видов (Murphy et al., 1996).

8. На основе аллель-специфических маркеров микросателлитных локусов яДНК партеногенетических видов рода (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis*, *D. rostombekowi*) были также найдены широко распространенные и редкие клональные линии партеновидов рода. Установлены клоны, возникшие в результате актов межвидовой гибридизации, и клоны, возникшие в результате микросателлитных мутаций исходного гибридного клона (с новыми вариантами аллелей "de novo") (Vergun et al., 2014, 2020; Ryskov et al., 2017; Girnyk et al., 2018). Было показано, что генетический полиморфизм микросателлитных локусов изученных партеновидов связан со структурными вариациями микросателлитных кластеров и однонуклеотидными вариациями в прилежащих участках (Ryskov, 2008; Badaeva et al., 2008).

## БАЛАНСОВАЯ ГИПОТЕЗА И ГИПОТЕЗА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОГРАНИЧЕНИЙ

В результате комплексных исследований в 1989 г. была выдвинута так называемая "балансовая гипотеза", согласно которой появление у гибридных особей ооцитов с нередуцированным числом хромосом и переход к однополости способу размножения зависят от общего взаимодействия гибридных геномов, уровень общей гетерозиготности должен быть сбалансированным и не превышать определенных пределов (Moritz et al., 1989,



1992a). Другие авторы подчеркивали, что переход к однополному способу размножения у межвидовых гибридов (т.е. изменение у них типа мейоза) — это взаимосвязанные и взаимозависимые события, зависящие также и от адаптивной ценности возникающего гибрида, что все вместе создает базу для отбора гибридов (Kupriyanova, 1992; Куприянова, 1997, 1999). Факты свидетельствовали не просто об общей гетерозиготности особей, а в пользу выбранных локусов (Куприянова, 1999, С. 1045).

Успешный переход к партеногенезу сложен и происходит редко. Например, у представителей рода *Darevskia* переход к партеногенезу ограничен и связан с филогенетическими и генетическими факторами (Даревский и др., 1973; Darevskii, Kupriyanova, 1982; Darevsky et al., 1985; Kupriyanova, 1989, 1992; Куприянова, 1997; Murphy et al., 2000). Согласно некоторым данным, предложенная “балансовая” гипотеза перехода гибрида к однополному способу размножения не учитывала все детали возникновения однополых ящериц, в частности, присутствие половых Zw хромосом и их роли в успешной гибридизации кавказских ящериц (Куприянова, 1997, 1999; Куприянова, Даревский, 2008; Murphy et al., 2000). Авторы (Murphy et al., 2000) высказали предположение, что постоянное присутствие половых хромосом у этих партеновидов связано с генетической структурой (“causative agents”) этих хромосом родительских материнских видов. Недавно другие исследователи (Freitas et al., 2022) высказали мнение о “специфичности свойств (видоспецифические характеристики генома) некоторых линий рода *Darevskia*, что облегчает переход (их гибридов) к однополному размножению”.

## МЕЙОЗ ОДНОПОЛЫХ ГИБРИДНЫХ ВИДОВ

Основные характеристики мейоза как типа деления половых клеток — редукция числа хромосом и рекомбинация генетического материала — обладают высокой степенью стабильности. Одной из актуальных проблем однополого размножения гибридных животных является способ восстановления числа хромосом в мейозе, что обеспечивает преодоление репродуктивных барьеров у межвидовых гибридов. Поэтому исследования событий, происходящих в раннем гаметогенезе однополых гибридных форм и видов, прохождение процесса мейоза в раннем гаметогенезе, в особенности ранних стадий профазы I мейоза, поведение и расхождение хромосом, представляют собой специальный интерес.

В связи с открытием новых партеногенетических гибридных форм и видов позвоночных животных, том числе ящериц, способы формирования у них жизнеспособных гамет детально изучались. Кроме того, учитывая сохранение уровня гетерозиготности,

а также ряда других особенностей генома однополых видов, можно было предположить несколько модификаций мейоза, а также специальные механизмы регуляции числа хромосом.

Генетические последствия разных модификаций мейоза различны, поэтому от механизмов восстановления соматического числа хромосом у гибридных особей зависят результаты мейоза и судьбы особей в целом. Известно, что изменения в ходе оогенеза и мейоза, приводящие у гибридных животных разных групп к формированию жизнеспособных гамет, часто связаны с одним из типов модификаций мейоза, а конкретно, с эндорепликацией генома и пропуском клеточного деления после стадии синтеза ДНК во время клеточного цикла (Uzzell, 1970).

## ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕЙОЗА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА TEIIDAE

Как отмечено ранее, такой механизм восстановления числа хромосом был подробно описан у теидных ящериц рода *Aspidoscelis* (Cuellar, 1971), у которых уровень пloidности в клетках сохранялся за счет дубликации хромосом перед мейозом. У гибридных диплоидных партеногенетических самок в мейоз входит тетраплоидная ( $4n$ ) клетка, и в ходе профазы I мейоза на стадиях пахитены—диплотены в ооците происходят спаривание сестринских хромосом и формирование диплоидного числа “псевдобивалентов” (Lutes et al., 2010). Очевидно, что этот механизм — подавление цитокинеза в последнем премейотическом митозе — позволяет сохранить и поддержать гетерозиготность гибридов. Более того, этот механизм дает возможность избежать многие трудности, связанные с синапсисом гомеологов гибрида и с расхождением таких “псевдобивалентов” в мейозе, в особенности у триплоидных форм. По-видимому, именно этими обстоятельствами объясняется распространение этого механизма у североамериканских партеногенетических гибридных диплоидных ( $2n$ ) и триплоидных ( $3n$ ) ящериц рода *Aspidoscelis* семейства Teiidae (Cuerllar, 1971; Lutes et al., 2010).

Однако следует напомнить, что, например, в мейозе гибридных гиногенетических триплоидных рыб *Carassius gibelio* такой механизм отсутствует (Черфас, 1969).

## ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕЙОЗА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА GEKKONIDAE

В семействе Gekkonidae в раннем мейозе (ранняя пахитена — диплотена профазы I) гибридных ди- и триплоидных партеногенетических самок

вида *Lepidodactylus lugubris* и триплоидных видов *Hemiphyllodactylus typus* и *Heteronotia binoei*, как и у теидных ящериц, были обнаружены редкие тетраплоидные ( $4n$ ) и гексаплоидные ( $6n$ ) ооциты (Dedukh et al., 2022). При этом авторы подчеркнули, что два раунда премейотической репликации имела только очень незначительная часть ооцитов (0–4, 9–15, 0.1–10, 0–11%), тогда как остальная, большая, часть ооцитов (99–85%) имела в геноме диплоидный ( $2n$ ) или триплоидный ( $3n$ ) набор хромосом (Dedukh et al., 2022). Таким образом, премейотическая эндорепликация хромосом происходила в небольшом количестве первичных ооцитов, в которых формировались биваленты из идентичных сестринских хромосом (это позволяло клетке сохранять исходную гетерозиготность генома). По мнению авторов, этот механизм необходим для формирования нередуцированного яйца с материнским генотипом (“клон”), он дает возможность полиплоидным ооцитам успешно пройти мейоз и дать начало полиплоидным партеногенетическим гибридным особям и видам в целом. Механизм возник независимо в трех указанных партеногенетических комплексах гибридных гекконов, поэтому его можно рассматривать в качестве преадаптации к возникновению полиплоидных партеногенетических видов от уже существующих диплоидных однополых видов. В ходе мейоза у самки образуются две группы клеток: 1) ооциты без эндорепликации генома составляют большинство (99–85%), 2) ооциты, в которых осуществляется эндорепликация генома, составляют меньшинство (0–15%). В ооцитах первой группы процесс мейоза останавливается на стадии пахитены профазы I мейоза и эти клетки вступают в апоптоз.

#### ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕЙОЗА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА LACERTIDAE

Партеногенетические виды рода *Darevskia* всегда характеризуются диплоидным числом хромосом ( $2n = 38$ ), но, как и другие однополые виды ящериц, имеют гибридное происхождение. Поэтому справедливо предполагали, что и у этих ящериц в мейозе осуществляется эндорепликация хромосом (Uzzell, 1970; Даревский и др., 1973; Darevsky et al., 1985). Однако у самок *D. armeniaca* в небольшом числе изученных ооцитов, находящихся на ранних стадиях профазы I мейоза, количество бивалентов было близко к гаплоидному числу (или равно гаплоидному), а не к диплоидному числу (Darevsky, Kulikova, 1961). Поэтому авторы предположили, что у лацертидных ящериц не происходит эндорепликации хромосом и другой механизм приводит к формированию диплоидных яйцеклеток, это так называемый “центральный механизм”

восстановления генома — слияние пронуклеуса с одним из потомков полярного тельца. В нескольких гониальных клетках *D. armeniaca*, находящихся на ранней стадии профазы I мейоза, число хромосом на стадии ламповых щеток также было близко к гаплоидному числу (Kupriyanova, 1992, 2010). Однако отмечалось, что биваленты в ооцитах были необычно тонкими, длинными и витыми, что затрудняло подсчет. В пяти ооцитах *D. armeniaca* на стадии пахитены—ранней диплотены хромосомы формировали гаплоидное число СК бивалентов ( $n = 19$ ) (Куприянова и др., 2021). Гаплоидное число бивалентов в мейотической профазе I было выявлено и у *D. unisexualis* (Spangenberg et al., 2020). Клетки, находящиеся на более ранних или на более поздних стадиях оогенеза, не были обнаружены, поэтому вопрос о способах восстановления числа хромосом у лацертидных ящериц оставался нерешенным.

Вместе с тем следует подчеркнуть, что, в отличие от гекконовых ящериц (Dedukh et al., 2022), в диплоидных ооцитах *D. armeniaca* процесс мейоза не останавливается на стадии пахитены и ооциты не вступают в апоптоз. Более того, у редкой диплоидной мужской особи *D. armeniaca* наблюдали сперматогонию на более продвинутых стадиях профазы I мейоза — на стадии диакинеза с 19 бивалентами, контактом половых хромосом Zw и “деконденсацией” w (Darevskii, Kupriyanova, 1982). Контакт половых Zw хромосом был установлен и в некоторых диплоидных ооцитах *D. armeniaca*, находящихся на ранних стадиях профазы I мейоза (Spangenberg et al., 2024).

В 2024 г. в результате исследований многочисленных ооцитов *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis* (Dedukh et al., 2024) и ооцитов *D. armeniaca* (118 клеток) (Spangenberg et al., 2024) в мейозе этих особей на стадии пахитены профазы I были обнаружены малочисленные полиплоидные клетки (менее 10%), число хромосом в которых было равно 76 ( $4n$ ). Очевидно, что в случае успешного прохождения мейоза в этих тетраплоидных ооцитах могут формироваться 38 “псевдобивалентов” и затем — диплоидный ооцит. В то же время большинство изученных ооцитов (более 90%) оставались диплоидными ( $2n$ ) и на стадиях пахитены—диплотены мейотической профазы I хромосомы не могли сформировать истинные биваленты. Были обнаружены биваленты, уни- и триваленты, и на продвинутых стадиях мейоза отмечены нарушения в поведении хромосом. Авторы полагают, что, как и у гекконов, такие диплоидные ооциты входят в апоптоз и погибают (Dedukh et al., 2024). Более того, именно процесс апоптоза диплоидных клеток (более 90%) может индуцировать эндорепликацию генома в небольшой части клеток (менее

10%) (Dedukh et al., 2022, 2024). Однако следует напомнить, что, в отличие от партеногенетических видов гекконов, у *D. armeniaca* в диплоидных ооцитах было установлено прохождение раннего мейоза, преобразование хромосом, формирование СК бивалентов ( $n = 19$ ) (стадии пахитены–диплотены профазы I) и бивалентов на стадии диакинеза у редкого “самца” (Darevskii, Kupriyanova, 1982; Kupriyanova, 2010; Куприянова и др., 2021; Spangenberg et al., 2024). Поэтому вопрос о судьбе диплоидных ооцитов партеногенетических самок лацертид остается нерешенным и эти половые клетки требуют дальнейшего изучения. Вопрос о поддержании численности популяций таких гибридных видов также не вполне решен. В этой связи целесообразно подчеркнуть, что межвидовую гибридизацию и гетерозис некоторые авторы рассматривают как взаимосвязанные явления, приводящие к возникновению партеногенетического способа размножения у хорошо адаптивных индивидуумов и создает базу и необходимые условия для отбора в эволюции (Kupriyanova, 1992; Куприянова, 1997). Очевидно, что для решения этих вопросов необходимы комплексные исследования, с рассмотрением разных характеристик партеногенетических видов (в том числе и механизмов, обеспечивающих преодоление репродуктивных барьеров гибридных видов).

Таким образом, на сегодняшний день комплекс полученных сведений свидетельствует о том, что, как и у партеногенетических видов других семейств ящериц, у лацертидных ящериц в небольшой группе клеток (менее 10%) восстановление пloidности генома происходит за счет механизма эндорепликации генома, в результате чего возникают полиплоидные клетки, которые формируют диплоидные ооциты. Вторая, диплоидная, группа клеток, во всяком случае, часть этих клеток, тоже вступает в мейоз. У *D. armeniaca* и *D. unisexualis* наблюдали начальные стадии мейоза, синапсис гомеологичных хромосом на стадии пахитены–диплотены (Darevskii, Kupriyanova, 1982; Kupriyanova, 1992; Spangenberg et al., 2021) и нарушение синапсиса (Zw) половых хромосом (Spangenberg et al., 2024). В настоящее время судьба этих клеток остается неизвестной. Среди развивающихся ооцитов они составляют явное большинство (более 90%), чем и объясняется выявление в ранних работах именно этой многочисленной группы диплоидных клеток (Darevsky, Kulikova, 1961; Kupriyanova, 2010; Spangenberg et al., 2021).

#### ЗОНЫ СИМПАТРИИ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA*

Очевидно, что дополнительные стадии эндорепликации геномов у диплоидных гибридов могут

приводить к формированию диплоидных яйцеклеток и партеногенеза, а в случае оплодотворения партеногенетических самок самцами — дадут начало триплоидным гибридам. В настоящее время на Кавказе существует много вторичных зон контакта партеногенетических и обоеполюх родительских видов рода комплекса *D. saxicola* (Petrosyan et al., 2019, 2020), а среди партеновидов *Darevskia* известны находки самцов.

В этой связи следует напомнить еще раз о находке редкого самца партеногенетического вида *D. armeniaca* в зоне симпатрии с обоеполюх видом *D. portschinskii* (окрестности города Степанаван, Армения) (Darevskii, Kupriyanova, 1982). Кариологический анализ клеток крови и гонад показал их диплоидную природу ( $2n = 38A$ ). При этом в кариотипе диплоидных клеток присутствовали половые Zw хромосомы, а в сперматоцитах — на стадии поздней диплотены — диакинеза — гаплоидное число бивалентов хромосом ( $n = 19$ ), однако зрелые сперматозоиды не были обнаружены. Появление “самца” было объяснено гормональным переопределением пола у гибридного вида, что вызвано, по мнению авторов, нарушением функционирования половых хромосом в гибридном геноме этого вида (Darevskii, Kupriyanova, 1982). Учитывая современные данные о существовании температурного определения пола в семействе (Rovatsos et al., 2019), можно предположить, что смена пола особи могла быть вызвана и температурным фактором.

Триплоидные (аутотриплоидные) ( $3n = 57$ ) и мозаичные (диплоидные/триплоидные) ( $2n/3n = 38/57$ ) самцы и интерсексы были найдены в чистой популяции *D. unisexualis* (Kupriyanova, 1989). Особи появились в результате нарушения расхождения целого набора, а не отдельных хромосом, и в результате нарушения взаимодействия (инактивации) половых хромосом в гибридном геноме. Зрелые сперматозоиды не обнаружены и фертильность самцов не доказана (Kupriyanova, 1989). Отмечено, что геномная нестабильность гибридных геномов часто наблюдается при транспозиционных взрывах (Kupriyanova, 1989, 1992), и генетические эффекты мобильных генетических элементов (МГЭ) сходны в разных группах животных. Приспособительный смысл перемещений мобильных элементов, согласно гипотезе Гвоздева и Кайданова, заключается в регуляции экспрессии соседних генов (Кайданов, 1996). МГЭ могут усилить мутационный процесс и “перетасовать” гены, что может приводить к новым источникам генетического разнообразия (Куприянова, 1999). Редкие аутотриплоидные самцы были обнаружены также и среди особей партеногенетического гибридного вида *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae) ( $3n = 66$ ) (Trifonov et al., 2015).



Кроме того, следует напомнить, что триплоидные гибридные особи часто появляются в результате оплодотворения партеногенетических диплоидных самок самцами родительского вида. Такой путь развития продемонстрирован, например, для партеногенетических триплоидных видов семейств Teiidae, Gekkonidae, Agamidae. Существование такого же способа возникновения нового полиплоидного вида можно предполагать и для ящериц рода *Darevskia*. Как отмечалось ранее, на Кавказе существует много вторичных зон контакта партеногенетических и обоеполюх родительских видов рода *Darevskia* (см. Petrosyan et al., 2019, 2020) и в зонах симпатрии этих видов найдены гибридные триплоидные самки ( $3n = 57$ ), образующиеся от скрещивания партеногенетических самок ( $2n = 38$ ) и обоеполюх самцов ( $n = 19$ ) (Гирных и др., 2023). Однако, как отмечалось и ранее (Darevsky, Kulikova, 1961; Даревский, Куликова, 1964; Darevsky et al., 1986; Kupriyanova, 1989; Danielyan et al., 2008), такие особи стерильны.

В 1973 среди 20 ящериц в изученной И.С. Даревским зоне симпатрии между партеногенетическим *D. rostombekowi* ( $2n = 38$ ) и обоеполюм *D. raddei* (отцовский вид) ( $2n = 38$ ) (окрестности села Севкар, северная Армения) был найден один половозрелый самец. Гибридное происхождение последнего было установлено по характерному в таких случаях промежуточному типу окраски и подтверждено затем кариологическим анализом, конкретно триплоидным числом хромосом ( $3n = 57$ ) в соматических клетках и гетероморфным триплетом хромосом в кариотипе. В гонадах самца были обнаружены сперматогонии, сперматоциты I и II порядка, единичные сперматозоиды, по-видимому, незрелые. Поэтому было трудно допустить участие гибридного самца в дальнейшей гибридизации. Одновременно, исходя из полученных цитологических данных и наличия в кариотипе гетероморфного триплета хромосом, авторы вернулись к обсуждению механизмов восстановления числа хромосом партеногенетических видов рода *Darevskia* и указали на необходимость дальнейшего изучения этих механизмов (Даревский и др., 1973).

В ходе повторных исследований И.С. Даревским с коллегами этой же зоны симпатрии были найдены и изучены хромосомы нескольких стерильных гибридных самок и характеристики кариотипов и мейоза еще 17 мужских гибридов *D. rostombekowi* x *D. raddei* (Darevsky et al., 1986). Среди последних девять особей оказались мозаиками ( $2n/3n$ ), две особи — близки к диплоидному уровню ( $2n$ ) и пять особей — близки к триплоидному уровню ( $3n$ ) и две из них — триплоидные ( $3n$ ). У последних пяти “мужских” особей были изучены гаметогенез и мейоз, зафиксированы

большие отклонения в ходе мейоза, приводящие к нарушению фертильности гибридов. На стадиях поздней пахитены—диплотены профазы I мейоза и диакинеза были обнаружены уни-, би-, триваленты ( $n = 19, 20, 32$ ), на стадии метафазы II число хромосом варьировало от 19 до 27–28. Авторы пришли к заключению, что у “мужских” гибридов *D. rostombekowi* x *D. raddei* в гонадах осуществляется мейоз (хотя и с нарушениями), в результате образуются сперматоциты II порядка с разным уровнем плоидности и сперматозоиды, но их фертильность не ясна. Кроме того, авторы обсудили развитие мужского пола у гибридов, что, по их мнению, может быть связано с взаимодействием трех геномов гибридных триплоидных особей и в итоге развитием мужской особи (Darevsky et al., 1986).

В ходе исследований еще одной зоны симпатрии двух партеногенетических *D. armeniaca*, *D. unisexualis* и двуполого вида *D. valentini* (северная Армения, окрестности пос. Кутчак) было обнаружено несколько природных гибридных особей *D. unisexualis* x *D. valentini*: триплоидные стерильные “самки” и триплоидные “самцы” с wZZ половыми хромосомами и с разной степенью развития гонад “мужского” типа. Кроме того, в процессе мейоза  $3n$  самца *D. unisexualis* x *D. valentini* были сформированы не только анеуплоидные, но и редкие гаплоидные ( $n = 19$ ) сперматоциты II порядка (Куприянова, 1999). Эти факты свидетельствовали не только (1) о нарушении взаимодействия половых хромосом и (2) возможном функциональном взаимодействии (импринтинг), но, что особенно важно, (3) о возможности успешного прохождения мейоза и формирования гаплоидных сперматозоидов триплоидными гибридами.

Комплекс всех полученных данных подтверждает присутствие общей константной гетерозиготности однополюх особей, что, как указывали исследователи (Астауров, Демин, 1972), имеет приспособительное значение для эволюционной ценности гетерозигот в популяции. Результаты позволяли допустить, что стабильность развития зависит не только от общей гетерозиготности, но и от выбранных локусов и высокой жизнеспособности природных гибридов, а партеногенетические виды “можно рассматривать как резерв эволюции при переходе к более высокому уровню плоидности и возможному возврату их к обоеполюх при последующих гибридизациях” (Куприянова, 1999).

В этой изученной зоне и в новой открытой зоне симпатрии в окрестностях города Апаран, (центральная Армения) на основании морфологического и кариологического анализов были найдены новые триплоидные гибридные самки и самцы, а также одна тетраплоидная ( $4n$ ) особь: *D. armeniaca* x *D. valentini* и *D. unisexualis* x *D. valentini*

и многочисленные особи *D. unisexualis* x *D. valentini* (Danielyan et al., 2008). Исходя из следов спаривания у самок, копуляция особей — частое событие, гибриды возникают, но фертильность природных гибридов оставалась (и остается) неясной. Триплоидный самец *D. unisexualis* x *D. valentini* был описан и другими авторами (Spangenberg et al., 2017), и в этом случае важно также отметить успешное прохождение мейоза и формирование у самца гаплоидных сперматозоидов.

Таким образом, как показано выше, в симпатрических популяциях, из-за низкой прекопулятивной и посткопулятивной изоляции, встречаются триплоидные и даже тетраплоидные гибриды. В ходе гаметогенеза гибридов половые клетки часто проходят все стадии мейоза и образуют гаплоидные и мозаичные сперматиды и сперматозоиды (Darevsky et al., 1986; Kupriyanova, 1989; Куприянова, 1999; Danielyan et al., 2008; Spangenberg et al., 2017). Очевидно, что некоторые гибриды преодолевают трудности в прохождении мейоза, в частности стадии пахитены—ранней диплотены, затем продвинутые стадии мейоза, и обеспечивают стандартное распределение хромосом в сперматозитах и ооцитах. Однако эти гибриды не образуют устойчивые партеногенетические виды, хотя в работах отмечалось, что гибридные партеногенетические виды имеют преимущества по нескольким биологическим характеристикам (Danielyan, 1971; Carretero et al., 2018).

Более того, недавно в Карвачар области Армении (in the Karvachar area) была изучена зона контакта (симпатрические популяции) обоеполых видов *D. raddei* и *D. portschinskii*, которые являются родительскими видами для однополого вида *D. rostombekowi* (Petrosyan et al., 2020). Эти бисексуальные виды сходны по многим биологическим, кариологическим и экологическим характеристикам, но, исходя из данных анализа мсДНК, не образуют межвидовые гибриды (Galoyan et al., 2020). Авторы рассматривают этот факт как свидетельство прекопулятивной изоляции видов (Petrosyan et al., 2020).

В период возникновения кавказских партеногенетических видов сильный экологический стресс в рефугиумах, возможные нарушения в соотношении полов и другие факторы могли ослабить репродуктивный барьер обоеполых родительских видов; кроме того, пластичность мейоза гибридных особей могла способствовать возникновению однополых видов *Darevskia* (Arakelyan et al., 2023).

Авторы отметили, что, например, у видов рода *Podarcis* при сильных изменениях окружающей среды наблюдается межвидовая гибридизация (Beninde et al., 2018). Отсутствие в настоящее время в симпатрических популяциях рода *Darevskia* вновь возникающих гибридных партеногенетических

видов рода *Darevskia* только подчеркивает, по мнению авторов, роль стрессовых факторов в период их возникновения в ледниковый период (Arakelyan et al., 2023).

Как указано выше, согласно современным исследованиям в 0.1–15.0% ооцитов гибридных партеновидов происходит изменение хода мейоза — эндорепликация генома, что свидетельствует о пластичности мейоза. Это позволяет особям преодолеть “контрольную” стадию пахитены профазы I мейоза и приводит к образованию диплоидных ооцитов. Вследствие эндорепликации генома в ооците происходит удвоение числа хромосом и формируются множественные половые хромосомы (ZZww) (Dedukh et al., 2024; Spangenberg et al., 2024). Хорошо известно, что половые хромосомы играют важную роль в эволюции разных групп животных, включая ящериц, и множественные половые хромосомы в геноме самок могут затруднять их равное распределение в мейозе, контакт, спаривание, взаимодействия и (или) успешное расхождение, в результате может произойти мейотический драйв (Kupriyanova, Safronova, 2023). Следует напомнить, что половые хромосомы партеновидов *Darevskia* могут служить одним из факторов, препятствующим переходу межвидовых гибридов к однополости способу воспроизводства (Куприянова, 1997; Murphy et al., 2000; Куприянова, Даревский, 2008). Очевидно, что половые хромосомы партеновидов *Darevskia*, наряду с другими характеристиками генома, требуют дальнейшего детального изучения.

В заключение важно отметить, что главными результатами многолетних комплексных исследований партеногенетических видов из разных семейств ящериц были развитие и подтверждение концепции гибридогенного видообразования у позвоночных животных, выдвинутой в 1980 (Боркин, Даревский, 1980). В результате гибридизации разных двуполовых видов ящериц возникают новые диплоидные однополые виды, которые при последующих гибридизациях могут образовать триплоидные однополые виды. Значение гибридизации при этом состоит в быстрой изменчивости гибридного генома (как базы для отбора), значение однополости заключается в сохранении родительских геномов, фиксации появляющихся новых генных сочетаний (“de novo”) в геноме и в возможном возврате таких полиплоидных видов ящериц к обоеполости при последующих гибридизациях. Подтверждены также редкость успешной гибридизации и наличие ограничений, связанных с половыми хромосомами и структурой генома. Результаты современных исследований позволили дать новую оценку генетического разнообразия возникших однополых видов, улучшить понимание эволюции и пластичности их гибридных геномов и модификаций мейоза,



подчеркнуть значение стрессовых факторов в период возникновения однополых видов и определить дальнейшие направления исследований особенностей и закономерностей гибридогенного видообразования позвоночных животных.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность рецензентам за ценные замечания и коллегам за помощь на разных этапах работы, А.П. Рыскову и И.Н. Голубовской за консультации и поддержку, оказанную при подготовке рукописи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках гостемы ZISP № 122031100282-2.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При составлении обзора автором использованы материалы работ, опубликованных ранее в официальной печати.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Конфликтов нет.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.П., 1977. Партеогенез, андрогенез, полиплоидия. М.: Наука. 251 с.
- Астауров Б., Демин Ю., 1972. Партеогенез у птиц // Онтогенез. Т. 3. № 2. С. 123–143.
- Боркин Л., Даревский И., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. Т. 41. № 4. С. 485–500.
- Васильев В.П., 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука. 300 с.
- Гирнык А., Вергун А., Рысков А., 2023. Идентификация гибридных особей скальных ящериц *Darevskia armeniaca* x *Darevskia valentini* на основе микросателлитного генотипирования // Генетика. Т. 59. № 6. С. 723–727.
- Даревский И., 1958. Естественный партеогенез у некоторых подвидов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann // ДАН СССР. Т. 122. № 4. С. 730–732.
- Даревский И., Аззел Т., Куприянова Л., Даниелян Ф., 1973. Гибридные триплоидные самцы в симпатрических популяциях партеогенетических обоеполых видов скальных ящериц рода *Lacerta* // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т. 78. № 1. С. 48–56.
- Даревский И., Даниелян Ф., 1979. Изучение степени генетической однородности однополого вида скальной ящерицы (*Lacerta unisexualis* Darevsky) методом приживления кожного трансплантата // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 89. С. 65–70.
- Даревский И., Куликова В., 1964. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских ящериц *Lacerta saxicola* Eversmann в результате гибридизации между двуполыми и партеогенетическими формами этого вида // ДАН СССР. Т. 136. № 1. С. 202–205.
- Кайданов Л.З., 1996. Генетика популяций. М.: Высшая школа. 320 с.
- Куприянова Л., 1969. Кариологический анализ ящериц подрода *Archaeolacerta* // Цитология. Т. 11. № 7. С. 801–814.
- Куприянова Л., 1997. Некоторые цитогенетические закономерности сетчатого видообразования однополых видов ящериц (Reptilia, Lacertilia) других групп позвоночных животных // Цитология. Т. 39. № 12. С. 1089–1108.
- Куприянова Л., 1999. Генетическое разнообразие гибридных однополых видов и форм рода *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia): его возможные цитогенетические механизмы, цитогенетика мейоза природных полиплоидных форм // Цитология. Т. 41. № 12. С. 1038–1047.
- Куприянова Л., 2014. Концепция гибридогенного видообразования у позвоночных животных: комплексные исследования однополых видов рептилий // Труды Зоологического института РАН. Т. 318. № 4. С. 382–390. ISSN0206–0477.
- Куприянова Л., Даревский И., 2008. Концепция гибридогенного видообразования у позвоночных животных // в кн.: Тезисы докладов Международной конференции памяти В.С. Кирпичникова “Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб”. Санкт-Петербург, 10–12 сентября 2008 г. Тезисы докладов. ГосНИОРХ, Санкт-Петербург. С. 37–38.
- Куприянова Л., Сафронова Л., Сычева В., Даниелян Ф., Петросян В., 2021. Оогенез (профаза I мейоза) и митотические хромосомы партеогенетического вида *Darevskia armeniaca* (семейство Lacertidae) // Известия РАН. Т. 26. № 3. С. 241–248. doi:0.1134/S1062359021030080
- Чефрас Н.Б., 1969. Основные итоги цитогенетического анализа однополых и двуполых форм серебряного карася // Генетика, селекция и гибридизация рыб. М.: Наука. С. 85–97.
- Arakelyan M., Spangenberg V., Petrosyan V., Ryskov A., Kolomiets O., Galoyan E., 2023. Evolution of parthenogenetic reproduction in Caucasian rock lizards: a review // Curr. Zool. V. 69. № 2. P. 128–135. <https://doi.org/10.1093/cz/zoac036>
- Badaeva T., Malysheva D., Korchagin V., Ryskov A., 2008. Genetic variation and de novo mutations in the

- parthenogenetic Caucasian rock lizard *Darevskia unisexualis* // PLoS ONE. V. 3.e2730.
- Beninde J., Feldmeier S., Veith M., Hochkirch A., 2018. Admixture of hybrid swarms of native and introduced lizards in cities is determined by the cityscape structure and invasion history // Proc. R. Soc. B., Biol. Sci. V. 285. e20180143.
- Bezy R., Sites J.W., 1987. A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family Xantusiidae // Herpetologica. V. 43. P. 280–292.
- Carretero M., García-Muñoz E., Argaña E., Freitas S., Corti C., Arakelyan M., et al., 2018. Parthenogenetic *Darevskia* lizards mate frequently if they have the chance: a quantitative analysis of copulation marks in a sympatric zone // Journal of Natural History. V. 52. № 7–8. P. 405–413.  
<https://doi.org/10.1080/00222933.2018.1435832>
- Cuellar O., 1971. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* // J. Morph. V. 133. № 2. P. 139–165. <http://doi.org/10.1002/jmor.1051330203>
- 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. № 4. P. 487–504.  
<https://doi.org/10.1163/156853808786230424>
- Darevsky I., 1966. Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann // Journal of the Ohio Herpetological Society. V. 5. № 4. P. 115–152.
- Darevsky I., Kulikova V., 1961. Natürliche parthenogenese in der polymorphen gruppe der Kaukasischen Felseidechse *Lacerta saxicola* Eversmann // Zool. Jb. Abt. Syst. Bd. 89. P. 119–176.
- Darevskii I., Kupriyanova L., 1982. Rare males in parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely // Vertebr. Hung. V. 21. P. 69–75.
- Darevsky I., Kupriyanova L., Uzzell T., 1985. Parthenogenesis in Reptiles // in: Biology of the Reptilia. Gans C., Billett F. (eds). New York: Wiley and Sons. V. 15. P. 412–526.
- Darevsky I., Kupriyanova L., Danielyan F., 1986. New evidence of hybrid males of parthenogenetic lizards // Studies in Herpetology. Roček Z. (ed), Prague. P. 207–212.
- Dedukh D., Altmanová M., Klíma J., Kratochvíl L., 2022. Premeiotic endoreplication is essential for obligate parthenogenesis in geckos // Development. V. 149. № 7. dev200345. 384  
<https://doi.org/10.1242/dev.200345>
- Dedukh D., Altmanová M., Petrosyan R., Arakelyan M., Galoyan E., Kratochvíl L., 2024. Premeiotic endoreplication is the mechanism of obligate parthenogenesis in rock lizards of the genus *Darevskia* // preprint: doi <https://doi.org/10.1101/2024.02.27.582286>
- Freitas S., Rocha S., Campos J., Ahmadzadeh F., Corti C., et al., 2016. Parthenogenesis through the ice ages: a biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*) // Mol. Phylogenet. V. 102. P. 117–127.
- Freitas S., Harris D., Sillero N., Arakelyan M., Butlin R., et al., 2019. The role of hybridization in the origin and evolutionary persistence of vertebrate parthenogens: a case study of *Darevskia* lizards // Heredity. (Edinb.). V. 123. P. 795–808.  
<https://doi.org/10.1038/s41437-019-0256-5>
- Freitas S., Westram A., Schwander T., Arakelyan M., Ilgaz C., Kumlutas Y., 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.  
doi:10.1111/evo.14462
- Fu J., Murphy R., Darevsky I., 1997. Toward the phylogeny of caucasian rock lizards: implications from mitochondrial DNA gene sequences (Reptilia: Lacertidae) // Zool. J. Linn. Soc. V. 120. P. 463–477.
- Fu J., MacCulloch R., Murphy R., Darevsky I., Kupriyanova L., et al., 1998. The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: an example of limited genetic polymorphism // J. Mol. Evol. V. 46. P. 127–130.
- Fujita M., Singhal S., Btunes T., Maldonado J., 2020. Evolutionary dynamics and consequences of parthenogenesis in vertebrates // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 51. P. 191–214.
- Galoyan E., Moskalenko V., Gabelaia M., Tarkhnishvili D., Spangenberg V. et al., 2020. Syntopy of two species of rock lizards (*Darevskia raddei* and *Darevskia portschinskii*) may not lead to hybridization between them // Zool. Anz. V. 288. P. 43–52.
- Girnyk A., Vergun A., Semyenova S., Guliaev A., Arakelyan M., Danielyan F., et al., 2018. Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* // BMC Genomics. V. 19. P. 979.  
doi.org/10.1186/s12864-018-5359-5
- Kratochvíl L., Vukić J., Červenka J., Kubička L., Johnson Pokorná M., Kukačková D., et al., 2020. Mixed-sex offspring produced via cryptic parthenogenesis in a lizard // Mol. Ecol. V. 29. № 21. P. 4118–4127.  
<https://doi.org/10.1111/mec.15617>
- Kupriyanova L., 1989. Cytogenetic evidence for genome interaction in lacertid hybrid species // in: Evolution and Ecology in Unisexual Vertebrate. Bull. NY State Museum, Albany. N.Y., USA. V. 466. P. 236–239.
- Kupriyanova L., 1990. Cytogenetic studies in lacertid lizards // in: E. Olmo (ed). Cytogenetics of Amphibian and Reptiles. Advances Life Sciences. Basel: Birkhauser Verlag. P. 241–245. ISBN3-7643-2358-2
- Kupriyanova L., 1992. Diversity in parthenogenetic lacertid lizards: cytogenetic studies // Proc. 6<sup>th</sup> Ord. Gen. Meet SHE. 19–23 August 1991. Budapest, Hungary. P. 273–279.

- Kupriyanova L., 2010. Cytogenetic and genetic trends in the evolution of unisexual lizards // Cytogen. Gen. Res. V. 127. № 2–4. P. 273–279.  
https://doi.org/10.1159/000303325
- Kupriyanova L., Safronova L., 2023. A brief review of meiotic chromosomes in early spermatogenesis and oogenesis and mitotic chromosomes in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) with Multiple Sex Chromosome // Animals. V. 13. № 19. P. 1–10.  
https://doi.org/10.3390/ani13010019
- Lowe C., Wright J., 1968. Chromosomes and karyotypes of *Cnemidophorus* teiid lizards // Mammalian Chromosomes Newsletter. № 22. P. 199–200.
- Lutes A., Neaves W., Baumann D., Wiegrabe W., Baumann P., 2010. Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards // Nature. V. 11. № 464. P. 283–286.  
doi:10.1038/nature08818
- MacCulloch R., Murphy R., Kupriyanova L., Darevsky I., Danielyan F., 1995. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca* // Genome. V. 38. P. 1057–1060.
- Moritz C., Brown W., Densmore L., Wright J., Vyas D., Donnellan S., et al., 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae) // Bulletin of the New York State Museum. Albany. V. 466. P. 87–112.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I., Kupriyanova L., et al., 1992. The material ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // Genetica. V. 87. P. 53–62.
- Moritz C., Wright J.W., Brown C., 1992a. Mitochondrial DNA analysis and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: phylogenetic constraints on hybrid origins // Evolution. V. 46. P. 184–192.
- Murphy R., Darevsky I., MacCulloch R., Fu J., Kupriyanova L., 1996. Evolution of the bisexual species of Caucasian rock lizards: a phylogenetic evaluation of allozyme data // Russ. J. Herpetol. V. 3. № 1. P. 18–31.
- Murphy R., Darevsky I., Kupriyanova L., MacCulloch R., Fu J., 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // Zool. J. Linn. Soc. V. 130. № 4. P. 527–549.  
https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb02200.x
- Newton A., Schnittker R., Yu Z., Munday S., Baumann D., Neaves W., et al., 2016. Widespread failure to complete meiosis does not impair fecundity in parthenogenetic whiptail lizards // Development. V. 143. № 3. P. 4486–4494.  
https://doi.org/10.1242/dev.141283
- Pellegrino K., Rodrigues M., Yonenaga-Yassuda Y., 2003. Triploid karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) // Journal of Herpetology. V. 37. P. 197–199.
- 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. P. 173–190.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Kropachev I., Danielyan F., et al., 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 // Biodivers Data J.V. 8. P. 1–46. e56030.
- Rovatsos M., Vukic' J., Mrugala A., Suwala C., Lymberakis P., Kratochvil L., 2019. Little evidence for switches to environmental sex determination and turnover of sex chromosomes in lacertid lizards // Sci. Reports. V. 9. P. 7832.  
https://doi.org/10.1038/s41598-019-44192-5
- Ryskov A., 2008. Genetically unstable microsatellite containing loci and genome diversity in clonally reproduced unisexual vertebrates // in: K.W. Jeon (ed). International Review of Cell and Molecular Biology. USA: Academic Press. V. 270. P. 319–349.
- Ryskov A., Osipov F., Omelchenko A., Semenova S., Girnyk A., Korchagin A., et al., 2017. The origin of multiple clones in the parthenogenetic lizard species *Darevskia rosbekowi* // PLoS ONE. T. 12. № 9. e0185161
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Matveevsky S., Petrosyan R., 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. 8. P. 149.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Cioffi M. d. B., Liehr T., Al-Rikabi A., Martynova E., et al., 2020. Cytogenetic mechanisms of unisexuality in rock lizards // Sci. Rep. V. 10. P. 8697.  
doi:10.1038/s41598-020-65686-7
- 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* // Mol. Reprod. Dev. V. 88. P. 119–127.  
doi:10.1002/mrd.23450
- Spangenberg V., Arakelyan M., Simanovsky S., Dombrovskaya Y., Khachtryan E., Kolomiets O., 2024. Tendency towards clonality: deviations of meiosis in parthenogenetic Caucasian rock lizards // PREPRINT (Version 2) available at Research Square.  
https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3936576/v2
- Suomalainen E., Saura A., Lokki J., 1987. Cytology and Evolution in Parthenogenesis. Florida: Boca Raton, CRC Press, Inc. 93 p.
- Tarkhnishvili D., Yanchukov A., Şahin M., Gabelaia M., Murtskhvaladze M., Candan K., et al., 2020. Genotypic



- similarities among the parthenogenetic *Darevskia* rock lizards with different hybrid origins // BMC Evol. Biol. V. 20. P. 122.  
<https://doi.org/10.1186/s12862-020-01690-9>
- Trifonov V., Paolett A., Caputo Barucchi V., Kalinina T., O'Brien P.C.M., Ferguson-Smith M., Giovannotti M., 2015. Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae) // PLoS One. V. 10. P. 1–13.  
[doi:10.1371/journal.pone.0132380](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132380)
- Uzzell T., 1970. Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates // Am. Nat. V. 104. № 938. P. 433–445.
- Uzzell T., Darevsky I., 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications // Copeia. V. 2. P. 204–222.
- Vergun A., Martirosyan I., Semyenova S., Omelchenko A., Petrosyan V., Lazebny O., et al., 2014. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic caucasian rock lizard *Darevskia dahlia* // PLoS ONE. e91674. P. 1–9.  
[doi:10.1371/journal.pone.0091674](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091674)
- Vergun A., Girnyk A., Korchagin V., Semyenova S., Arakelyan M., Danielyan F., et al., 2020. Origin, clonal diversity, and evolution of the parthenogenetic lizard *Darevskia unisexualis* // BMC Genom. V. 21. P. 351.  
<https://doi.org/10.1186/s12864-020-6759-x>
- White J., Cotreras N., 1982. Cytogenetics of parthenogenetic grasshopper *Warranaba virgo* and its bisexual relatives. VIII. Karyotypes and C-banding patterns in the clones of *W. virgo* // Cytogenetics Cell Genetics. V. 34. P. 168–177.
- Yanchukov A., Tarkhnishvili D., Erdolu M., Şahin M., Candan K., et al., 2022. Precise paternal ancestry of hybrid unisexual ZW lizards (genus *Darevskia*: Lacertidae: Squamata) revealed by Z-linked genomic markers // Biol. J. Linn. Soc. V. 20. P. 1–13. 136. Iss. 2. P. 293–305.  
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/black023>

## HYBRIDOGENEOUS SPECIATION OF UNISEXUAL SPECIES AND HYBRID FORMS OF LIZARDS OF THE GENUS *DAREVSKIA*: A BRIEF REVIEW OF DAREVSKY'S PAPERS AND MODERN DATA

L. A. Kupriyanova\*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

\*e-mail: larissakup@zin.ru

Results of complex studies on unisexual and bisexual (parental) species, mainly of the genus *Darevskia*, have been generalized, including allozyme, mitochondrial (mt) DNA, nuclear microsatellite (ms) DNA analyses, combined with different molecular cytogenetic techniques, as well as in combination with environmental factors. Present complex research has confirmed the concept of hybridogeneous speciation of unisexual species of lizards elaborated in 1980 and based on three interrelated phenomena such as hybridization-unisexuality-polyploidy. At the same time, the selectivity (constraints) and rarity of successful hybridization are emphasized at present, these studies have confirmed 'paternal' and 'maternal' species of hybrid unisexual species, some phylogenetic constraints of successful hybridization, and the roles played by "specific genome properties" and sex chromosomes. The data obtained have extended our knowledge of the genetic diversity of hybrid unisexual species and the understanding of the evolutionary plasticity of hybrid genomes and meiosis modifications, emphasizing the roles played by suboptimal environmental factors during the origin of such species. Further experiments may provide promising information concerning regular trends in the hybridogeneous speciation of unisexual species from different groups of vertebrate animals.

**Keywords:** diversity, hybridization, modification of meiosis, speciation, unisexuality